

平成 30 年 9 月 22 日

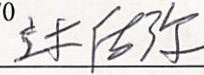
海外特別研究員最終報告書

独立行政法人 日本学術振興会 理事長 殿

採用年度 29

受付番号 370

氏 名



(氏名は必ず自署すること)

海外特別研究員としての派遣期間を終了しましたので、下記のとおり報告いたします。

なお、下記及び別紙記載の内容については相違ありません。

記

1. 用務地 (派遣先国名) 用務地: シェフィールド大学 (国名: 英国)2. 研究課題名 (和文) ※研究課題名は申請時のものと変わらないように記載すること。植物の空間的配置を考慮した生活史戦略の理論研究3. 派遣期間: 平成 29 年 8 月 21 日 ~ 平成 30 年 9 月 22 日

4. 受入機関名及び部局名

Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield5. 所期の目的の遂行状況及び成果…書式任意 **書式任意 (A4 判相当 3 ページ以上、英語で記入也可)**

(研究・調査実施状況及びその成果の発表・関係学会への参加状況等)

(注)「6. 研究発表」以降については様式 10-別紙 1~4 に記入の上、併せて提出すること。

研究・調査実施状況

多くの動物と同じく、植物も周囲の状況を把握しそれに応じて異なる振る舞いを示すことが知られてきた。つまり、周囲環境の認知機構とそれに対する応答が存在する。また、これを上手く利用する手段として、植物は、地上部では揮発性物質を放出し、地下部では水溶性物質を放出することで、周囲にシグナルを発信し、それを受けた他の植物が応答するというコミュニケーションを発達させている。普通、植物は移動性に乏しく、垂直に生長するのみであると考えられがちであるが、温帯域に分布する植物全体の約 70 パーセントは何らかのクローン性を持つといわれており、地下茎や匍匐枝、その他の無性生殖機構を使って、同一の遺伝子を持つ半自律的な植物体を水平方向に分布拡大させる。水平方向へ発展することは、動物にとっての移動することに類比している。発芽したその場所とは異なる環境を経験すること、それに応じて光合成や生命活動維持の効率が変化することが考えられ、個体として適した環境を探索することに繋がる。よって、植物も動物と同じく、周囲環境を認知し、それに応じて振る舞いを変化させることの適応的意義が存在することになる。植物が水平方向に展開しないというパラダイムのもとでは、周辺環境の認知は、いわば Make best of a bad job とも言うべき、状況依存的な最適応答を行うための必要条件として理解される。一方で、クローン性を持ち、移動することが可能であるというパラダイムのもとでは、自身にとってより良い環境を探索することが可能であるということを意味する。また、自身の移動性だけではなく、周囲の環境が異質であるのか、それとも均質的であるのかに応じて周囲環境を把握することの必要性(適応的意義)は変化しうる。

一般に生物の周囲環境は生物環境と無生物環境に分けることができる。植物生態学における古典的研究では、周囲の無生物環境、例えば、光環境、水環境、PH などの土壌特性や N, P, K に代表される土壌中の栄養塩量に応じた植物のパフォーマンスの変化に注目が集まり、観察されてきた。その結果植物の成長に関するリービッヒ最小律など、農学的、生態学的に重要な知見として集約されてきた。しかしながら、より精緻な実験系により、植物は与えられた環境において、最適に振る舞うように表現型を変化させることが知られるようになってきた。例えば多くの植物は被陰されている場合には、直射日光が当たる場合に比べて葉を薄くする傾向がある。葉の形態を柔軟に変化させることで、光が当たる面積に対する光合成活性による利益と資源投資や食害リスクなどのコストをス

ケールしていると考えられている。このような表現型可塑性と呼ばれる一連の応答の変化は、自然淘汰の結果獲得した適応的ふるまいであると解釈され、現在まで、それを支持する多数の報告が存在する。

一方、生物環境、ないしは生物が存在することによって変化する物理環境特性に対する応答については、近年知見が蓄積されてきたところである。生物環境に対する応答は生活史の様々な状況に現れる。例えば、同種他個体が開花している際に、同調して開花することが知られてきた。分子生物学的詳細は未解明であるが、これは開花個体から分泌される何らかの物質が滲出液中に存在し、未開花個体は、これを根から認識することで、栄養成長から繁殖成長への切り替えが引き起こされるものであると実験的に示されている。また、葉に食害を受けた個体が分泌する揮発性物質を受け取った個体は誘導防御を発現することで植物食者が自身を食害するリスクに備えることが示されている。また、近傍に他個体が存在することを根により認識することで、他個体に対して被陰するように、地上部への資源投資を増加させ、徒長や葉の形態変化が起こることが知られてきた。その結果、自身の最適成長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。その他、つる植物は、巻きひげやつるの先端部で、巻き付く相手の情報を得ていることが示されており、周囲の様々な生物環境の階層に応じて、巻きつく確率が変化する。つる植物を用いた一連の研究では、巻き付く相手が：「生物か無生物か」、「どのような生物種か」、「同種か異種か」、「同一個体か他個体か」、「天敵となる害虫が存在するか否か」といった場合分けに応じて統計有意に巻きつく確率が異なることが示されている。これは、つる先端部において化学物質を認知しそれに対する応答により実現している。

これら一連の植物に関する生物および非生物環境応答に関わる研究成果は植物に対する古典的な認識を変化させた。つまり、植物は、静的で発芽した環境に耐えているという認識から、環境を認知し、動的にうまくふるまっているという認識へと変化したのである。しかしながら、これらの研究はいくつかの生態学研究の階層において、理論的整備がなされていないために、現時点では個々のケーススタディの蓄積がなされているに留まっており、その一般的な理解には結びついていない。特に以下の点について生態学的理解が進んでいない。

1. 個体間相互作用の個体群への波及効果とその適応性
2. 個体群動態を介して群集に与える影響の解析

まず第一に植物が示す応答が適応的なのかどうかに関しては、進化プロセスを考慮した上での議論が不可欠である。しかしながら、これまでの研究において、その適応度指標（生存率、繁殖成功度、およびこれらの積）を算出している研究は非常に少なく、ほとんどの研究は植物の応答条件の記載と直感的な解釈に基づく考察によりこれらが適応的ふるまいの一つであると論を締めている。これは循環論法に陥る危険性がある。つまり、適者生存の論理において、適応的なものが最終的に存在するがゆえに、それが観察されるならば適応的なのであろう。という前提に立って論理展開がなされている。進化のプロセスは、とある遺伝子（または表現型）が集団に蔓延する過程であるため、個体間の相互作用を記載するだけでなく、その集団および、相互作用網の空間的広がり記載が必要があるが、植物の認識機構に関して、個体間相互作用を空間的に記載した研究は現時点で限られている。

そこで本研究では、空間明示的な数理モデルを構築することにより、コンピュータ・シミュレーションによって個体間相互作用への応答が個体群に波及する効果について解析を行い、遺伝的に決定された異なる戦略が個体群内に存在する際にその表現型が個体群で増加し、個体群に固定することが可能か否かを調べた。数理モデリングの詳細については、報告者が最初のモデルを構築したのちに、受入研究者と相談を行い改変した。また、実験計画および解析事項についてはコンピュータ・シミュレーションモデル完成後に相談を行い、決定した。

申請内容に従い、報告者が筆頭著者として既に論文出版済みであるタケ・ササ類の生活史を反映させた空間明示的な数理モデルを改変することにより、多年生一回繁殖型クローナル植物の生活史を数理モデル化した。格子モデルを採用し、各格子にひとつの「ラメット（半自律的植物体）」が定着するとした。同一種子からクローン成長により生産されたラメットは地下茎もしくは匍匐枝によって互いに接続しており、これらをまとめて一つの「ジェネット」と呼ぶ。一連の解析に至るにあたり、まず最初の段階として、同一ジェネット内で互いに資源をやり取りする「生理的統合、および分業」に関する仮定を設けず、互いのラメットが独立であるという仮定を設けた。これはクローナル植物のモデリングにおいてもっとも単純な仮定である。

本研究の目的は、空間的配置特性に着目し、植物がどのような空間分布戦略を採用することが適応的なのか、その条件分岐を理論的に解析することである。そこで、空間的な不均質性を設けた。環境の質を2値（バイナリ）に分けた。空間は格子状に区切られているので、複数の格子をひとまと

めにして、空間自己相関の程度を定量的に条件分けした。この場合には空間自己相関は2パラメータで分類できることが提案されている。これに加えて、好適環境と不適環境のコントラストの大きさを規定するパラメータの合計3パラメータで空間不均質性を定義した。もっとも単純な場合として、一種類の資源についてのみ不均質性を考えた。本来、上述のとおり無生物環境は多次元であるが、異なる資源の空間分布が相関せず、独立に空間に分布していると考えer場合には、資源の次元(種類)を増やすと、パラメータが3つずつ大きくなっていくため、あまりに多くの資源を考えると問題が複雑化しすぎる。このため、まずは一次元だけを考慮することにした。

この条件のもとで、どのような空間的な不均質性の条件下でどのような空間配置の戦略が適応的になるのかを進化ゲーム理論の枠組みで調べた。具体的な生物学的な課題解決としては、タケササ類で見られる地下茎構造の違いに焦点を当てた。タケササ類は種によって地下茎の構造が異なることが知られている。さらにその違いに地理的な傾向があり、熱帯の種は地下茎が短く、一つのジェネットが排他的に叢生する。一方、温帯の種は、水平に長い地下茎を展開し、ジェネットは空間的に散在する。その結果、ジェネットが空間的に混在する構造を取る。この違いが生まれた進化生態学的理由については未だ仮説が提案されていない。報告者らは、この違いが生まれる要因を、「空間的な不均質性に起因する」という仮説を設け、これを理論的に検証した。クローナル植物の空間分布に関する戦略は、分散戦略の進化として捉えることができる。そこで、これまでの種子散布に関する理論研究で提案されている仮説から空間不均質性が進化的帰結となる地下茎形態を予測しシミュレーション結果と比較した。種子分散戦略の理論によると、近親者間競争(kin-competition)により、遠くへ種子散布を行うインセンティブが働き、分散のコストが大きい場合には、近くに種子散布を行うインセンティブが働くとされていた。時空間的な不均質性の存在は、状況により、分散距離を長くするという報告と、短くするという報告が混在しており、システムティックにまとめられていなかった。クローナル成長の場合にも種子散布と同様のロジックが成立すると考えられた。しかも、生産される子孫株は近親者どころか、遺伝的に同一視できるラメットであるために、近親者間競争の効果は強く働く。そのため、均質な空間においては、極端にコストが高まらない限り、基本的には、遠くへ子孫を生産することが有利になる。つまり、タケササ類の文脈では、温帯の種のように長い地下茎をもつタイプが基本的に有利になることが考えられた。そこで、熱帯の種のような短い地下茎をもつタイプが進化的に有利になる状況が空間不均質性の条件によって出現するのかに注目して解析を進めた。

その結果、空間的不均質性が強い状況で短い地下茎、つまり、近い距離に子孫株を生やすことが有利になることがわかった。ここで不均質性が強いとは、質の良い空間の面積が小さく、かつ、固まって(高い空間自己相関で)存在する場合を指す。また、好適地と不敵地のコントラストが十分に大きい場合のみ短い地下茎が有利となった。これ以外の状況では、長い地下茎が常に有利になった。基本的には近親者間競争を避け、広い空間に効率的に展開できる長い地下茎タイプが有利なのであるが、ごく限られた場所だけが良好な環境であり、それ以外の環境が悪い場合には、長い地下茎はむしろ、良好な環境を逸脱する可能性が高くなってしまい不利であった。この環境では短い地下茎をもち、自身が既に専有している狭いが良好な環境を保持し続けることが有利になるため、この条件でのみ、短い地下茎が適応的であったと考えられる。この結果が意味することは、熱帯林で観察される、叢生するタイプのタケ類は、ごく限られた良好な空間を専有することに特化した形態であるということである。

ここまでの成果では、

1. 空間的不均質性を少ないパラメータ数で数理モデリングした
2. 不均質空間におけるクローナル植物の個体群動態モデルを構築した
3. 具体的システムとしてタケササ類の地下茎構造の地理的傾向が創出される進化生態学的機構に関する新たな仮説を提案した

上記1,2はこの後に続く、環境認識による「生理的統合と分業」および、生物的環境条件に応じた可塑的な応答機構の進化生態学研究を進める上で不可欠である「空間明示的個体ベースシミュレーションモデル」をクローナル植物をモデルにして構築することを達成したといえる。一年1ヶ月間で中断することになったため、当初予定より短期間となったが、この派遣期間の成果としては期待通りであると自己評価できる。また、数理モデルを構築しただけにとどまらず、タケササ類の進化生態学研究の文脈で数理モデルを解釈し、論文執筆を行っている点は、研究計画の遂行上望ましいといえる。今後、本研究をさらに継続することにより、当初の課題を解決する見通しが立った。

また、これに加えて、タケササ類に特化した数理モデルを構築することで本研究申請以前に報告者が研究してきたタケササ類の開花戦略との関係性も見えてきた。上述の通り、タケササ類には熱帯産の種ほど温帯産の種にくらべて地下茎が短いという地理的傾向が見出されているが、これに相

関する地理的傾向として、発芽から開花までの待ち時間にも地理的な傾向があることがしめされてきた。タケササ類は生涯に一度しか花を咲かせず、種子結実後に枯死してしまう多年生一回繁殖型の植物であるが、熱帯産の種は開花までの待ち時間が短く温帯へと分布を北上するに従い開花までの待ち時間が長くなる。地下茎構造との関係を見ると、熱帯産の種は地下茎も開花までの時間も短く、温帯産の種はこれらが共に長い。

そこで、開花枯死までの時間を変化させて上述の地下茎形態進化シミュレーションを行い、開花時間がこれらの競争に与える影響について調べた。その結果、開花までの待ち時間が長い場合には、同一の環境不均質性であったとしても長い地下茎が有利となり、逆に開花時間が短い場合には、短い地下茎が有利となった。この結果は、野外で観察される開花時間と地下茎形態の地理的傾向によく合っている。報告者がこれまでに構築した開花時間の理論研究では、地下茎形態が開花時間の進化に与える影響について議論してきた。その結果では、地下茎が長いほど、開花時間が長く進化するという結果を得ていた。つまり、長い地下茎は、開花時間を延長させる淘汰圧として作用し、逆に長い開花周期は地下茎を長く進化させる淘汰圧として作用するフィードバックの存在を示唆している。もしかするとこのフィードバックが120年に一度と言われる温帯性タケササ類(具体的に120年生が提案されているのは、マダケやスズタケなど)の極めて珍しい超長周期開花枯死現象の駆動力になっているかもしれない。このアイデアについては、今後開花時間と地下茎構造のjoint-evolutionモデルを構築することで検証が可能になると考えている。現状では地下茎のみのいわば一次元の進化を考えて解析してきたが、本研究成果は地下茎の長さとお花時間という二次元の進化を取り扱うためより複雑になるが、十分に興味深い。

現在上記の研究成果に関する学術論文を執筆中である。派遣期間期間短縮に伴い、未解決のまま残された課題に関しては今後継続的に受入研究者と連絡をとりながら遂行し、解決していく。

研究成果の発表状況・学会への参加など

本派遣期間に一編の論文が出版された(様式6別紙1に記載)。本研究課題で解析を続けてきた研究内容に関しては、論文執筆中である。派遣期間短縮に伴い、本最終報告の時点での学術雑誌への投稿を目標に執筆作業を進めていたが、これに間に合わなかったため、今後も引き続き受入研究者と連携をとりながら執筆を進める。

研究成果の一部に関しては、2017年12月にアント(ベルギー)で開催された欧州の生態学会の合同大会(Ecology Across Borders)にて報告を行い欧州の多くの生態学者からコメントを受けた。特に分散戦略の進化解析に関する結果に関しては、サンゴ礁帯になわばりを維持する一部の魚類が示す応答との類比が見て取れるとの提案を受けた。学会終了後に文献調査を行った結果、論理的に類比できる現象であることを確認した。このことは、クローナル植物の分布拡大戦略を一般化した際に「近くに留まるのか、それとも遠くへ分散するのか」という戦略の進化を議論することにほかならず、これまで提案されてきた、「近親者間競争緩和のために遠くへの分散することの利益」、「分散のコスト」のバランスおよび、より複雑な空間異質性の効果をすべて考慮した移動分散戦略の進化として、本研究を位置づけることが可能であることを示している。その中でも、タケササ類が示す地下茎形態の種間変異は、遺伝的な効果が大きく、空間分布特性が種によって規定されていることから、一般論として移動分散戦略を捉える際のよいモデル生物である可能性が考えられる。その他、これまでの空間における最適採餌戦略との違いを明確化する事が望ましいとコメントを受けた。これまでの最適採餌戦略を考える際の理論モデルでは、他個体との競争的状況はほとんど考えられておらず、空間に不均質に分布する資源をどのように効率的に回収するのかという観点で議論されてきた。一方、本研究により構築されたモデルは、他個体と常に競争が存在する。この場合には、良い空間を占有できた個体はその空間から逸脱せずに留まることが有益になる状況が存在した。タケササの文脈で言い換えるならば、短い地下茎をもってクランプを形成した場合には、クランプの中央付近で空き空間ができた場合にはほとんどその個体のクローンがその空間を占めることになる。このように短い地下茎を持つことは、良い空間を占拠して他個体が自身が占める空間に侵入することを排除する戦略として機能しうる。このことから、空間に不均質に分散する資源を効率よく回収するという従来の採餌戦略理論とは異なり、狭い空間を保持し続ける戦略が他個体との競争という観点から導ける。種内および種間の競争が弱い状況では、従来の最適採餌戦略の可能性が考えられるが、林床に密生する特徴があるタケササ類、および熱帯や温帯の森林生態系においては、むしろ本研究により構築された数理モデルが前提としている状況が適切ではないかと考えられる。このように、欧州の生態学者との交流により、本研究をより広い文脈で捉えることができ、非常に有益であった。

また、2018年7月には、シドニー(オーストラリア)で開催された、日米の数理生物学会合同大会、および、リスボン(ポルトガル)で開催された、欧州の数理生物学会に参加し、本研究の成果について

て報告を行った。シドニーでは、植物の開花様式に関するシンポジウムにて講演を行い、植物の生活史、特に繁殖生態学に関する実証と理論の融合研究を行う研究者グループと密にコミュニケーションを取ることができた。特に東アジア地域の、熱帯から温帯にかけての空間的不均質性の遷移過程について、物理環境とくに大規模な攪乱環境の違いが相観に影響を与え、空間不均質性を生み出すものであるという観点から説明を行ったが、その他の可能性として、相観の違い、つまり生物多様性の違いそれ自体が、環境不均質性として機能しうる可能性についてコメントを受け、この点に関して文献調査を進めている。リスボンでは、生物学系の応用数学者が特に多く集まっていたため、数学的観点からのコメントを特に多く得た。特に重要なコメントとしては、本研究で実施した、空間明示的な格子モデルの解析結果に対して、偏微分方程式系、特に、反応拡散方程式による、分散戦略の研究においても、空間不均質性と、拡散係数(分散速度に一致する)の最適値問題についての古典的研究事例が存在するという紹介を得た。その内容は、本シミュレーションの結果と内容の整合性が高く、反応拡散系を用いて決定論的に記述され、解析的に結果が示された研究内容と一致するという事は、本研究の論理的信憑性が高いことを示しており、研究内容をより一層信頼性の高いものにすることができると思われた。

これらの国際学会への参加を通じて、本研究課題遂行に関する有益なコメントを受けたことはもちろんのこと、いくつかの国際的パイプラインの構築をすることができた。特にシドニーの学会では、共同研究の可能性についても議論することができ、今後の研究活動をより一層国際的に発展させることが期待できる。