

京都大学生態学研究センター共同利用事業・研究集会

表現型可塑性がもたらす間接相互作用  
—異なる系の比較とその群集生態学的意義—

2007年11月10日(土)～11日(日)

大阪府立大学 学術交流会館 多目的ホール

企画者

石原道博(大阪府大院・理)

大串隆之・山内 淳(京大・生態研センター)

## プログラム

11月10日(土)

- 13:00-13:30 趣旨説明と用語説明  
石原道博(大阪府大院・理)
- 13:30-14:10 ダイナミックな生物間相互作用：可塑性・進化・学習による改変  
吉田丈人(東大院・広域システム)
- 14:10-14:50 表現型可塑性間のトレードオフ  
ーエゾサンショウウオ幼生の捕食者誘導型形質と被食者誘導型形質ー  
道前洋文(北里大・薬)
- 14:50-15:05 休憩
- 15:05-15:45 表現型可塑性が相互作用を変える  
ーエゾサンショウウオ幼生とエゾアカガエル幼生の捕食-被食関係ー  
岸田 治(京大・生態研センター)
- 15:45-16:25 被食者の捕食回避行動が食物連鎖の安定性に及ぼす影響  
難波利幸(大阪府大院・理)
- 16:25-17:05 魚類の栄養多型と生態系安定性ー試論ー  
奥田 昇(京大・生態研センター)
- 18:00- 懇親会

11月11日(日)

- 9:30-10:10 Indirect plant-mediated effects can regulate the population dynamics of herbivorous insects  
Craig, T.P. (ミネソタ大学)
- 10:10-10:50 ヤナギの上の節足動物群集と植食性昆虫の進化：  
食害が誘導する植物の再生長が持つ基盤的機能  
内海俊介(京大・生態研センター)
- 10:50-11:30 植食者の寄主選好性と植物の直接及び間接防御の多種間比較  
米谷衣代(京大・生態研センター)
- 11:30-13:00 休憩
- 13:00-13:40 食害のタイミングが決まっている場合の最適誘導防御スケジュール  
山内 淳(京大・生態研センター)
- 13:40-14:20 群集レベルの形質変化：植物群集と土壤微生物群集のフィードバックモデル  
三木 健(京大・生態研センター)
- 14:20-15:00 開花タイミングにおける表現型可塑性の分子生態学  
工藤 洋(神戸大・理)
- 15:00-15:15 休憩
- 15:15-16:30 総合討論  
コメンテーター：大串隆之(京大・生態研センター)  
増田直紀(東大院・情報理工)

## 趣旨説明

表現型可塑性と間接相互作用はそれぞれ進化生態学と群集生態学における重要なトピックとして、近年、活発な研究が展開され、多くの新しい知見が得られている。しかし、両分野間の連携はきわめて不十分といわざるを得ない。ところが、最近の群集生態学では、表現型可塑性によってもたらされる形質介在型の間接相互作用の普遍性とその生態系機能としての重要性について、注目され始めた。このため、間接相互作用の研究においては、群集生態学的観点だけでなく、進化生態学的観点からの研究が要求されている。同時に、表現型可塑性の進化の理解にも、群集生態学的観点が必要である。この研究集会では、形質介在型の間接相互作用をテーマに、群集生態学者と進化生態学者が一同に会し、話題提供と議論を行うことで、新たな発展の方向性を探ることを目的とする。また、様々な生物の系を扱う研究者が一同に会することは、植食者-捕食者相互作用と植物-植食者相互作用、あるいは水域と陸域といった異なる系の形質介在型の間接相互作用を比較する良い機会でもある。それにより、形質介在型の間接相互作用がもつ機能の違いを見いだすことができるだろう。以上の目的からも、この研究集会が、形質介在型の間接相互作用の研究に、新たなブレークスルーを起こすことを期待したい。

## ダイナミックな生物間相互作用：可塑性・進化・学習による改変

吉田丈人（東京大・総合文化・広域システム）

email: cty@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

消費や競争などの種間相互作用の強さは、例えば A 種と B 種の間相互作用より A 種と C 種の相互作用は強いとか弱いなどよく議論されてきたが、あるペア（例えば A 種と B 種）の相互作用がダイナミックに変化する可能性は、従来の群集生態学では活発に議論されてこなかった。それは、一つには、そのような仮定を置かなくても、生態学的な現象（例えば競争の結果や消費による個体数の変化）がうまく説明できてきたからだろう。

しかし、個体群に注目する進化生態学者などは、生物が、環境や他の生物の影響をうけて種々の形質を変化させることを古くから指摘してきたし、その形質変化が生物の適応度を増加させるように起こることも示唆している。生物の形質のダイナミックな変化は、当然、種間相互作用の強さに影響する重要な形質にも起こるはずだし、逆に、種間相互作用が自然選択をもたらす力である時は、その種間相互作用に影響する形質こそが、選択を受けて大きく変化するだろうと予想される。「形質変化」によって引き起こされる「種間相互作用の変化」は、個体数の変化や群集の構造など、生態学的な現象やパターンにも波及するはずである。今回の講演では、（1）どのようなメカニズムによって形質や種間相互作用が変化を受けるか、（2）そのような種間相互作用の変化が、生物群集の振る舞いにどんな影響を与えるか、について議論したい。

種間相互作用といっても種々あるので、今回は、主に消費の関係に限って議論する。捕食者と餌生物の関係において、餌生物は捕食による被害を回避するような様々な戦略を見せるし、捕食者はそのような餌生物の防衛に対抗する手段として形質変化を見せる。その結果として、捕食者と餌生物の相互作用はダイナミックに変化し、これらの生物の個体群動態に影響を与える。このような形質-相互作用-個体群動態の相互関係を数理モデルによって解析した理論的研究は少なくないが、現実の生物における実証的研究はわずかである。自分や他の研究者による研究事例を紹介し、今後どんな研究展開が期待されるかについて議論したい。

## 表現型可塑性間のトレードオフ

### －エゾサンショウウオ幼生の捕食者誘導型形質と被食者誘導型形質－

道前洋史

北海道に生息するエゾサンショウウオの幼生には、以前から通常の形態である標準型とエゾアカガエル幼生の存在によって誘導される可塑的形態「頭でっかち型」が知られていた。エゾサンショウウオ幼生が生息する水たまりや池には餌となるエゾアカガエル幼生も棲んでおり、エゾサンショウウオ幼生はこのエゾアカガエル幼生を捕食している。この頭でっかち型は標準型と比較して顎の幅がひろがっており、エゾアカガエル幼生のような大きな餌を食べるのに有利な形態である。

近年、この被食者誘導型の可塑性である頭でっかち型の例に加えて、エゾサンショウウオ幼生に捕食者（ヤゴ）誘導型の表現型可塑性が見つかった。この捕食者誘導型の表現型可塑性は、多くの無尾両生類（カエル）の幼生が捕食者（ヤゴ）に対して示すのと同じで、体長に対して相対的に尾高（尻尾の高さ）が高くなる反応である。他の無尾両生類の研究例で報告されているように、この捕食者誘導型の可塑的反応はエゾサンショウウオ幼生においても、捕食者存在下での生存率の向上に有利に働いていると考えられている。

更に、実験室の環境下ではあるが、エゾサンショウウオ幼生の被食者誘導型形態と捕食者誘導型形態の間にトレードオフの関係までも見つかった。つまり、標準型のエゾサンショウウオ幼生は捕食者であるヤゴに対して尾高を高くすることが出来た。ところが、頭でっかち型のエゾサンショウウオ幼生は標準型のエゾサンショウウオ幼生ほどヤゴに対して尾高を高くすることが出来なかった。この結果は、大型餌種の存在下で有利な頭でっかち型が捕食者の存在下では逆に不利になることを示している。もっと言えば、2種間の食う食われるの関係で有利な可塑性が、3種間の食う食われるの関係になると、必ずしも有利になるとは限らないのである。

エゾサンショウウオ幼生、エゾアカガエル幼生、そしてヤゴの3種が同じ生息地で見つかることも珍しくない。ヤゴはエゾサンショウウオ幼生とエゾアカガエル幼生の捕食者であり、エゾアカガエル幼生にとってはヤゴとエゾサンショウウオ幼生の2種の捕食者がいる。エゾサンショウウオ幼生はヤゴに対しては被食者であるが、エゾアカガエル幼生に対しては捕食者である。現在、1) エゾサンショウウオ幼生のエゾアカガエル幼生への捕食圧がヤゴを加えた後でどのように変化するのか、2) この時、標準型と頭でっかち型の構成比はどのように変化するのか、また3) エゾサンショウウオ幼生、エゾアカガエル幼生、ヤゴの3種を同時に共存させたとき、エゾサンショウウオ幼生は被食者誘導型形態と捕食者誘導型形態へ資源をどのように配分するのか、これらの研究課題について野外実験を中心に進めている。

## 表現型可塑性が相互作用を変える —エゾサンショウウオ幼生とエゾアカガエル幼生の捕食-被食関係—

○岸田治(京大大学生態学研究センター)・Geoffrey C. Trussell (Northeastern University)・西村欣也(北海道大学大学院水産科学研究院)・大串隆之(京大大学生態学研究センター)

捕食の危険を察知した動物が被食を回避するために住み場所を変えることにより、この動物にそれまで捕食されていた餌種が危険から開放され、新たな住み場所では別の種が餌として利用されることがある。このように、食物連鎖の中間種による被食回避の行動が、その行動を誘発した上位の捕食者種と下位の餌種とを間接的に結びつける現象は、陸域と水域を問わず、様々な群集において普遍的にみられる。また、このような行動を介在する間接効果は、実際に中間種が捕食されることによって生じる密度を介在する間接効果よりも、群集構成種の個体数に対して大きな影響をもつことがあり、捕食-被食関係に基づいて群集の動態を解明しようとする研究者たちが注目する生態学的事象の一つである。しかし、動物たちは捕食-被食関係のなかで行動のみを変えているわけではない。近年、進化生態学者は、捕食者と被食者の双方が相互作用の強さに応じて形態や生活史を可塑的に変化させているという事例を数多く発見し、それらがもつ適応的な意味を次々と明らかにしてきた。行動と同じく形態や生活史の可塑性にも、個体数を左右するような、重要な生態学的な意味があるのではないだろうか？ 多くの生態学者は、形態や生活史の変化が個体群動態に果たす役割を、明らかにすることの必要性を認識し始めた。

私たちは、北海道の池の生物群集を構成するエゾサンショウウオ幼生とエゾアカガエルのオタマジャクシの捕食-被食関係を対象とし、複数の形質にみられる可塑性の生態学的意義を解明するための研究を展開している。2種の幼生は、行動・形態・生活史において多様かつ明瞭な可塑性を示す。たとえば、オタマジャクシはサンショウウオ幼生の接触を受けると、頭胴部を大きく膨らませることで、サンショウウオ幼生に丸呑みされるのを防ぐ。一方で、サンショウウオ幼生は、同種やオタマジャクシの密度が高いときには、一部の個体が成長に伴って大きな口顎をもつように変化する。彼らはやがて変態により池の外へと出ていくが、そのタイミングは成長に依存した可塑性を示す。特にサンショウウオ幼生は、孵化した年のうちに変態することなく池の中で冬を越し、翌春も幼生として池に留まることもある。本講演では今年行った2つの研究の成果を報告し、この系の個体数の動態に個体の形質変化が強く関与している可能性を指摘したい。まず、防御形態を介した間接相互作用の実証例として、サンショウウオ幼生が誘導したオタマジャクシの防御形態が、サンショウウオ幼生間の共食いを強めることを示唆した実験研究を紹介する。次に、池の中で越冬し大型化したサンショウウオ幼生が、翌年に加入する2種の幼生の表現型可塑性に影響し、それがサンショウウオ幼生の個体数を定めることを示した研究を紹介する。

# 被食者の捕食回避行動が食物連鎖の安定性に及ぼす影響

難波利幸 (大阪府大院・理)

四方あかり・原田智子 (大阪女子大・理)

捕食者は、被食者に致死的影响を与えるだけではなく、被食者の捕食回避行動を誘発することによって、被食者個体群に間接効果を及ぼす。捕食者に対する警戒や隠れ家を探すなどの捕食回避行動は、捕食者の個体数が多いほど活発になるので、捕食者と被食者の遭遇率は捕食者密度の減少関数であると考えられる。安全ではあるが資源に乏しい場所で多くの時間を過ごす消費者(被食者)は、採餌効率を犠牲にすることになり、消費者の採餌率も捕食者密度の減少関数となるだろう。ここでは、このような形質の変化を介した間接効果が、捕食者、被食者、資源からなる3栄養段階の食物連鎖の安定性に及ぼす影響を数理モデルを使って調べる。

資源はロジスティック成長し、被食者と資源、捕食者と資源の間の相互作用は、HollingのII型の機能の反応を示すと仮定する。採餌率と遭遇率についてのある仮定の下で、モデルは以下のようになる。

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \left\{ r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{a_1 y}{1 + a_1 h_1 x + g_1 z} \right\} x, \\ \frac{dy}{dt} &= \left( -m_1 + b_1 \frac{a_1 x}{1 + a_1 h_1 x + g_1 z} - \frac{a_2 z}{1 + a_2 h_2 y + g_2 z} \right) y, \\ \frac{dz}{dt} &= \left( -m_2 + b_2 \frac{a_2 y}{1 + a_2 h_2 y + g_2 z} \right) z.\end{aligned}\tag{1}$$

捕食者  $z$  の被食者  $y$  に対する機能の反応は、捕食者間の干渉により採餌効率が低下することを仮定して得られる Beddington-DeAngelis モデルと同じものになる。

2つの処理時間のうち的一方が無視できる極端な場合を数値的な分岐解析によって調べることにより、被食者の捕食回避行動によって捕食者の個体数は減るものの、食物連鎖は形質を媒介する間接効果によって安定化する傾向があることなどを示す。

## 参考文献

Beddington, J. R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.* **51**, 331-340.

DeAngelis, D. L., R. A. Goldstein, and R. V. O'Neill. 1975. A model for trophic interaction. *Ecology* **56**, 881-892.

## 「魚類の栄養多型と生態系安定性 一試論一」

奥田昇（京都大学生態学研究センター）

湖沼生態系の高次消費者となる魚類では、栄養多型（Trophic polymorphism）と呼ばれる摂餌形態の多型現象がしばしば観察される。これらの魚種の集団内には、沿岸環境に適応した「ベントス食型」と沖合環境に適応した「プランクトン食型」という共通した形態的分化パターンが地域や分類群を問わず認められる。このような進化的定向性をもたらす栄養多型の内因的機構の解明はミクロ生物学の興味深いテーマであり、マクロ生物学者は多型の維持機構や適応的意義の解明に精力的に取り組んできた。そして、生物多様性科学の新たなムーブメントとして、種内多型の存在が生物群集や生態系に及ぼす影響を実証する挑戦的な試みが芽吹きつつある。しかし、このようなアプローチも、現状では、極度に単純化された生物群集を用いた実験的研究の域を出ていない。無論、単純な仕組みの中から生物界の普遍原理を見出すことは肝要であるが、はたして、単純な系において見られる表現型多型の効果はより複雑な系においても効力を発揮するのだろうか？この問いに答えるべく、演者は琵琶湖をモデルシステムとして、野外の生物群集を内包した中規模スケールの人工生態系（メソコスム）を再現し、魚類集団内の栄養多型頻度を操作することによって、群集動態ひいては生態系機能・安定性に及ぼす影響を実験的に検証する研究デザインを提案する。

本研究では、コイ科魚類のモロコ類に見られる栄養多型に焦点を当てる。タモロコは日本中西部の河川沼池に分布する普通種で、その姉妹種のホンモロコは琵琶湖にのみ生息する固有種である。タモロコは生息環境に応じて摂餌形態の顕著な変異を示すことが知られているが、ホンモロコは琵琶湖の沖合環境に適応した動物プランクトン専食者であり、表現型変異に乏しいのが特徴である。とりわけ、両種が共存する琵琶湖において、摂餌形態の二極化（タモロコ：ベントス食型、ホンモロコ：プランクトン食型）が著しいことから形質置換を示唆する事例としても大変興味深い。両種は稔性のある雑種を形成することから、これらを別種とする立場に異議を唱える見解もある。そこで、本研究では、両者を緩やかな隔たりのある2つの交配集団とみなし、表現型変異の大きい群（タモロコ）と小さい群（ホンモロコ）と位置づけて実験に使用する。本研究では、1）両群のクローン系統を用いて、摂餌形態の遺伝的基盤を明らかにすること、2）環境変化に対する各群のクローン系統の反応基準を比較すること、3）これらの単型集団、混生集団、あるいは、表現型可塑性の高いクローン系統と低いクローン系統をメソコスム生態系に投入し、各実験区食物網と生態系機能を時系列解析することにより、魚類の栄養多型及び可塑性が湖沼生態系の生物群集構造や機能の安定化に果たす役割の解明を目指す。

Indirect plant-mediated effects can regulate the population dynamics of herbivorous insects

Tim Craig *Center for Ecological Research, JSPS Research Fellow, and University of Minnesota Duluth*

Herbivorous insect feeding alters plant traits in numerous ways that can affect the population density of subsequent generations of herbivores on a specific host plant. Both positive and negative feedback loops may be set up in which herbivory alters resources in such away that it increases or decreases densities of subsequent herbivore generations. The galls formed by the sawfly *Euura lasiolepis* on the willow *Salix lasiolepis* initiates a positive feedback loop: damage by galls induced the production of rapidly-growing juvenile shoots in subsequent years that are the preferred resource for the sawfly. The lacebug *Corythuca marmorata* was introduced to Japan in 2004 and it feeds on the goldenrod, *Solidago altissima*, which was introduced to Japan about 100 years ago. In Shiga, Japan it has multiple overlapping generations, and feeding produces a negative feedback loop where high lacebug densities in one generation inhibit attack in later generations. Heavy feeding by lacebug nymphs has complex impacts on plant traits: it decreases leaf nitrogen and water content, increases leaf carbon, causes the yellowing of leaves and it can increase or decrease the production of new leaves depending on the extent of lacebug damage. If given a choice females show preference for ovipositing on tall plants with low levels of previous lacebug damage, and in no-choice test did not oviposit on plants with heavy feeding damage. Females oviposit and nymphs feed on the lowest, previously undamaged leaves, on a plant and move upwards as they feed. Females oviposit on undamaged green leaves above where nymphs feed, and so they do not directly interact with the previous generation indicating that they are responding to plant traits. Oviposition preferences are altered continuously in response to previous densities on the plant so that indirect-plant-mediated effects determine the population density and distribution of lacebugs among plants.

## ヤナギの上の節足動物群集と植食性昆虫の進化：食害が誘導する植物の再成長が持つ基盤的機能

内海 俊介（京大生態学研究センター）

木本植物は、昆虫にくらべてはるかに大きな体サイズと長い寿命を持ち、さまざまな昆虫の生活史の大部分を支えている。その量的・質的な変動は、植食性昆虫の個体群動態に対して大きな影響を与える。植物資源の質的な変異をもたらす要因の一つとして、90年代以降大きな注目を集めているのが、植食性昆虫による食害に対する植物の形質変化（表現型可塑性）である。ある植食性昆虫による食害は、植物資源の栄養や防衛形質のレベルの変化を誘導し、それを通して別の植食者の密度や生存・繁殖に大きな影響を与える。このような相互作用は、「植物の形質変化を介した間接効果」と呼ばれ、現在では陸域生態系において広く存在する現象として知られるようになっている。

食害によって誘導される植物の形質変化は、節足動物の群集構造や進化にどのような影響を及ぼすだろうか？我々はヤナギ科植物をモデル植物として、それらの実態を解明するための研究を行った。ヤナギ科植物は、さまざまな植食性昆虫の食害に対して新たな枝を再成長させる反応を示すことが多い。このとき再成長する枝は活発な伸長を示し、質の良い新葉を多く生産する。すなわち、再成長反応が誘導されることによって、基盤となる植物資源の質的な空間分布の様態が変化するのである。

まず、本講演の前半部では、再成長によって増加する植物個体内の質の不均一性と節足動物の群集構造の関係について調べるために行った野外実験の結果を紹介する。この実験では、形質変化によるヤナギ個体の平均的な質の向上だけでなく、個体内で部分的に形質変化が生じることによる不均一性の増加が、植食者の種数と個体数を増加させることが明らかになった。また、植物個体内で再成長が生じるレベルの違いによって、異なる群集構造が形成されることが明らかになった。

次に後半部では、再成長の生じるレベルの違いによって、ヤナギルリハムシという植食性昆虫の摂食選好性が進化的に異なることを示した研究について紹介する。ヤナギルリハムシの成虫は、ヤナギの新葉を強く選好して摂食すると言われているが、我々は新葉に対する摂食選好性の強さに地理個体群間で違いがあることを見出した。ハビタットの河川の洪水強度が強いほど、個体群は新葉に対する強い選好性を示した。洪水強度が強い場所ほど、ヤナギにおける食害に対する再成長反応のレベルが高く新葉生産が活発であった。また、新葉選好性の強さには有意な遺伝率が認められ、個体群内の強い新葉選好性の維持・発達には、ヤナギの再成長による季節を通じた新葉の提供が重要であることが室内での選択実験により明らかになった。したがって、環境要因（洪水強度）は食害が誘導するヤナギの再成長のレベルに影響し、個体群の新葉選好性の強さを左右すると考えられる。すなわち、ヤナギの再成長がハムシの摂食選好性の進化に対して重要な役割を果たしていることが示唆された。

最後にこれらの結果を踏まえて、ヤナギにおける食害が誘導する再成長反応について、群集生態学的な意義と進化生態学的な意義を総合的に議論したい。

## 植食者の寄主選好性と植物の直接及び間接防御の多種間比較

米谷衣代（京大・生態研センター）

植物の防御戦略において、植食者に直接働き食害を抑える直接防御と、植食者の天敵を誘引し植食者を排除してもらう間接防御がある。間接防御の中には花外蜜線やフードボディを提供し、アリなどの捕食者を呼ぶものと、植食者の食害によって誘導された揮発性物質によって捕食者を誘引する間接防御とがある。揮発性物質による捕食者の誘引では、資源を与える他の間接防御と違い、植物が捕食者に与える生産物自体に資源としての価値はなく、植食者がいるということが捕食者を誘引できる要因となる。つまり、捕食者の餌となる植食者が誘導した匂いという植物の形質変化を介した間接防御であるため、この防御は、植物-植食者-天敵の3者がそろって初めて機能する。また、1種の植食者は複数の近縁種を利用することがよくあり、植食者ヤナギルリハムシ *Plagiodera versicolora* も同所的に生息するヤナギ属の植物を利用する。そこで、ヤナギルリハムシ幼虫の捕食者であるカメノコテントウ *Aiolocaria hexaspilot* は複数種の植物の匂いを利用することになる。また、植物も周りの植物がどんな匂いを放出するかで、捕食者を誘引できるかどうかが変わってくる可能性がある。このような匂いを利用した間接防御にかかる制限から、私たちは以下の2つの仮説を考えた。1つ目は、天敵は利用できる植物の匂いの中から、植食者がより利用する植物の匂いを利用しているのではないかと考えた。さらに、植物も植食者に良く食べられる植物ほど天敵を呼ぶために食害特異的な匂いを多く出しているのではないかと考えた。2つ目は、その植食者に対しての直接防御レベルが高い植物はあえて食害を受けたときに特異性の高い揮発性物質を放出していないのではないかと考えた。しかし、これらの仮説を検証する方法論はこれまでに確立していない。そこで、本研究では、物質質量に基づく評価ではなく、ある群集内における相対的な植物の被害レベルと天敵の誘引性によってそれぞれ直接・間接防御レベルを評価する新しい方法論を用いてこれらの仮説の検証を試みた。そして、天敵の誘引性と植食者の選好性に正の相関関係が見られ、ヤナギ各種のヤナギルリハムシに対する直接防御レベルが高いほど天敵の誘引性が低いという関係も見られた。次に、間接防御レベルや植物の直接防御レベルと植物揮発性物質の放出パターンとの関係を調べるために、7種ヤナギの健全株及び、食害株におけるヘッドスペース揮発性物質を捕集、分析、解析した結果、7種ヤナギはそれぞれ特異的な組成の揮発性物質を放出していること、全てのヤナギにおいて、健全株に比べて食害株のほうが多くの種類の成分を放出していることがわかった。

# 食害のタイミングが決まっている場合の最適誘導防御スケジュール

山内 淳・高橋大輔（京大・生態研センター）

植物が食害を受けた際の誘導的な防御形質の発現、すなわち誘導防御は、様々な植物で広く観察される。こうした誘導防御では、当初は存在しなかった食害がある時に突然降り掛かってくるという、あるタイミングでの植物をとりまく状態の変化が前提となる。こうした状態の変化のタイミングを考えた場合、食害の開始時期がシーズン全体にわたって広く分布する場合もあるだろうが、その時期がほぼ固定されている場合も少なくない。例えば、昆虫類の植食性の幼虫によってもたらされる食害では、食害を受ける時期はその昆虫の発生スケジュールに沿ってほぼ決まっている。このように食害のタイミングが決まっている状況において、植物の防御形質の発現スケジュールがどのように決定されているのかという問題を動的最適化法を用いて理論的に解析した。

本解析では、シーズン全般にわたって一定の食害を受ける場合の防御スケジュールを解析した Yamamura and Tsuji (1995) の手法を発展させ、シーズンを食害開始前と食害開始後に分割して、食害を受ける確率も考慮しながら最適防御スケジュールを求めた。この解析でポイントとなるのは、食害開始前には植物は自分の運命（将来、食害を受けるか否か）が分からないまま戦略を決めなければならないのに対し、食害開始後には明らかにされた運命の下で最適戦略を決定することができるという点である。本解析においてはポントリヤーギンの最大原理を用いるが、これらの2つのシーズンを補助変数の平均化により結びつけることでシーズン全体にわたる最適スケジュールを数値的に決定する。

現時点ではまだ解析が十分に進んではいないが、現在までの解析により明らかになった予備的な結果について報告する。

## 参考文献

Yamamura, N. and N. Tsuji. 1995. Optimal strategy of plant antiherbivore defense: Implications for apparency and resource-availability theories. *Ecological Research*, 10:19-30.

**群集レベルの形質変化：  
植物群集と土壤微生物群集のフィードバックモデル**

三木 健

京大大学生態学研究センター

陸上生態系において植物群集は有機物の生産過程を担い、土壤微生物群集（細菌および真菌）は有機物の無機化過程を担っている。植物の生産する有機物の質は環境に影響を受けるとともに種特異的である。したがって、土壤の栄養塩条件に依存して植物群集の組成が変われば、植物群集全体で生産する有機物の質は変化する。この有機物の質の変化という、植物の“群集レベル”の形質変化は、有機物の無機化速度を改変し、土壤栄養塩状態に影響する。このような植物群集と栄養塩循環の間のフィードバックは、生物が持つ環境を改変する作用の一例として注目されてきた。近年ではさらに、植物の有機物の質の変化が有機物の無機化速度の変化を引き起こして栄養塩循環にフィードバックするまでの具体的な機構として、土壤微生物群集の組成変化にも注目が集まっている。微生物の生産する基特異的な分解酵素は多様でありその組成もまた種特異的である。有機物の無機化速度の変化が微生物群集全体での分解特性の変化にともなって生じているのである。このように複数の機能群（生産者および分解者）の群集レベルでの形質変化が組み合わさって、生態系内の群集構造とその機能が形作られているのである。そこで、植物の形質変化のみに注目した植物群集—栄養塩循環のフィードバックモデル（Miki & Kondoh 2002）を発展させて、微生物群集の動態を明示的に組み込んだモデルを構築した。このモデルの解析により、植物の侵入可能性、共存条件そして遷移の順序が、植物および微生物の種特異的な形質に依存してどのように決定されているかについて予測する。また、植物や微生物が栄養塩循環に与える影響と、外生的な環境条件（たとえば気候条件）が持つ影響の相対的な重要性についても議論したい。

# 開花タイミングにおける表現型可塑性の分子生態学

工藤 洋

神戸大学 理学研究科 生物学専攻

開花タイミングは植物の生活形質の中でも重要な適応度形質の一つとみなされている。ポリネーターや食害昆虫の出現時期との一致・不一致を決定することを介して、植物とそれを利用する動物との関係にも影響を与える。また、開花タイミングは、植物の分子発生学においてその調節メカニズムが最もよく研究されている表現型形質である。関与する遺伝子群のリストだけでなく、それらの遺伝子間の相互作用についても研究が進み、調節経路の全体像が明らかになりつつある。

今や、開花タイミングの調節メカニズムに関する分子的な情報を野外研究に用いることができるようになった。特定の遺伝因子の発現を野外条件下で測定することを介して、適応に重要な表現型変異をうみだす調節経路を特定することができる。とくに重要な2つの課題は、1. 野外条件において、いつ、どのように調節経路が機能するか？ 2. 調節経路の反応が適応度にどのような結果をもたらすのか？に答えることである。

本発表では、シロイヌナズナ属の多年草ハクサンハタザオにおける開花の季節調節についての研究成果を紹介する。着目した遺伝子は、バーナリゼーション応答を司る主要な開花抑制因子 *FLC* (*Flowering Locus C*) である。一年草であるシロイヌナズナの多くの野外系統では、低温を経験する前には *FLC* の発現レベルが高いために、ロゼット成長が維持される。冬季の低温を経験することにより、*FLC* の発現が抑制される。この発現抑制は、クロマチン構造の変化を伴うために春の温度上昇後の体細胞分裂を通じても維持され続け、春の開花成長への移行を促す‘エピジェネティックな冬の記憶’として機能している。

ハクサンハタザオは多年草であり、シロイヌナズナのような栄養成長から繁殖への移行が一回で終わらず、毎年繁殖から栄養成長への再移行がおこなわれる。また、野外条件での温度は、複雑なパターンで変化しながらの季節的変動を示す。多年草の開花調節の季節変動パターンを野外条件で測定することにより、

1. 野外の変動環境の中で、*FLC* はどのように転写調節されているのか？
2. 多年草の生活史において繁殖から栄養成長への再移行はどのように調節されているのか？
3. もう一つの開花促進経路である日長経路とどのように関係していると考えられるのか？

といったことを検討した。