

第3回

植物は食べられるだけなのか？

- 植物の防衛形質の進化
- 植物のさまざまな防衛手段
- 植物の防衛戦略の特徴

自然選択による形質進化の条件

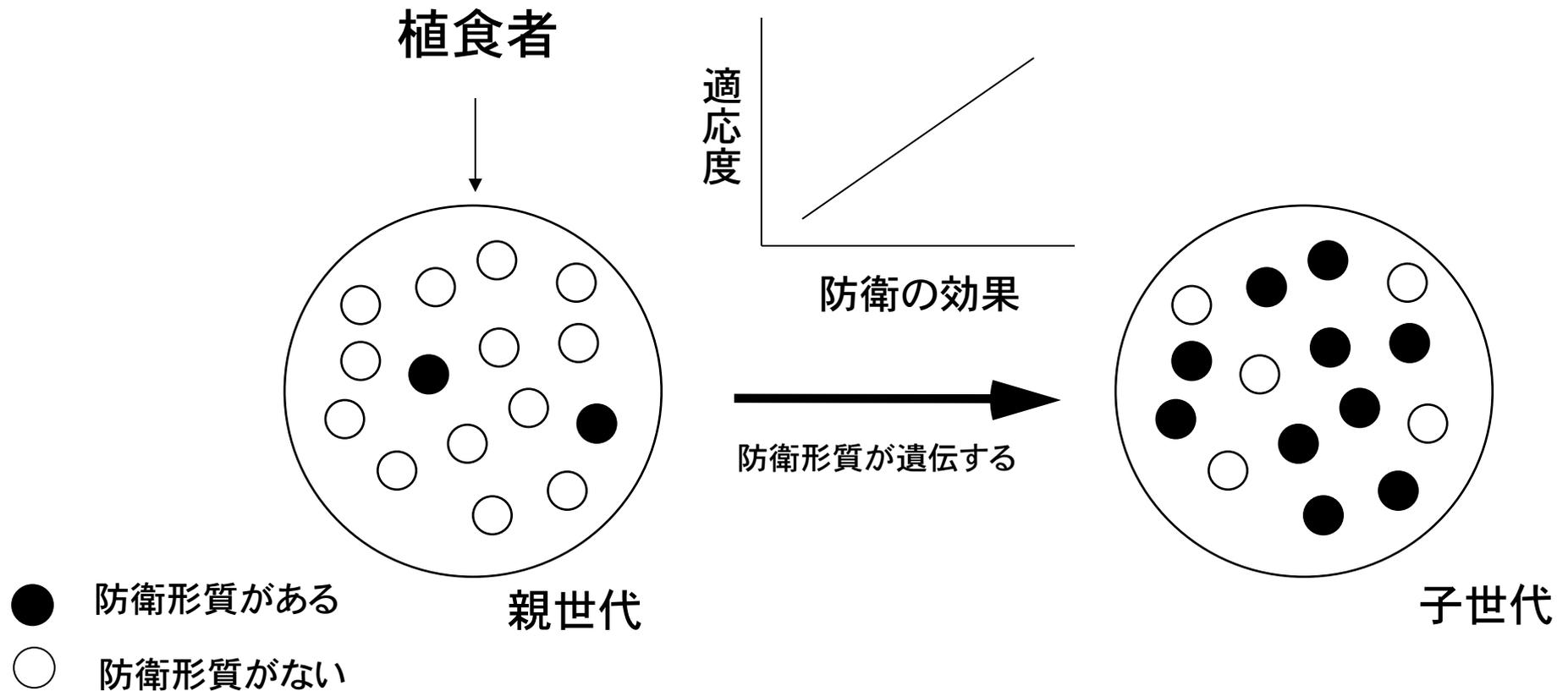
- (1) 形質に変異がある
- (2) 適応度に違いがある

表現型選択

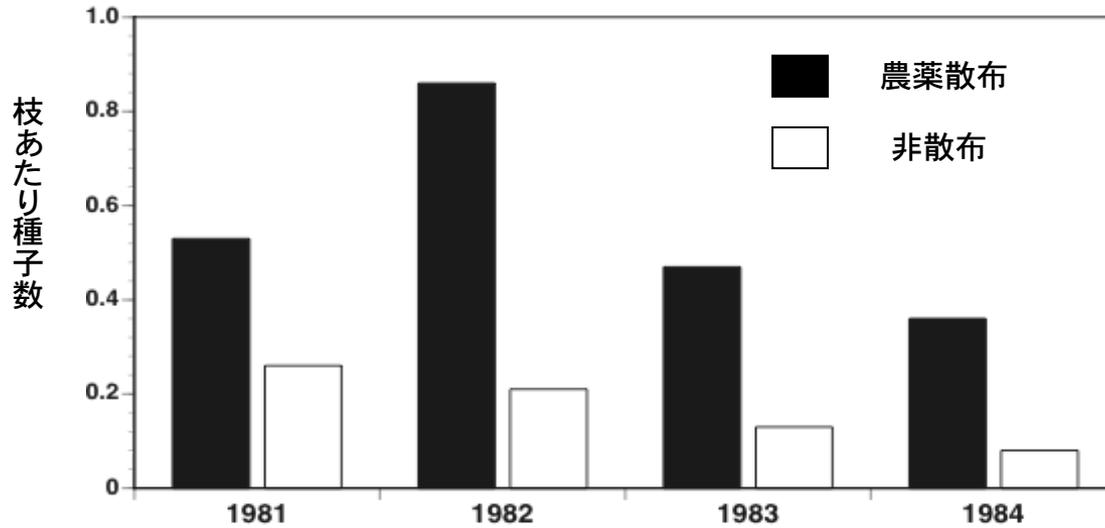
- (3) 形質が遺伝する

遺伝的反応

植物の防衛形質はなぜ進化するのか？

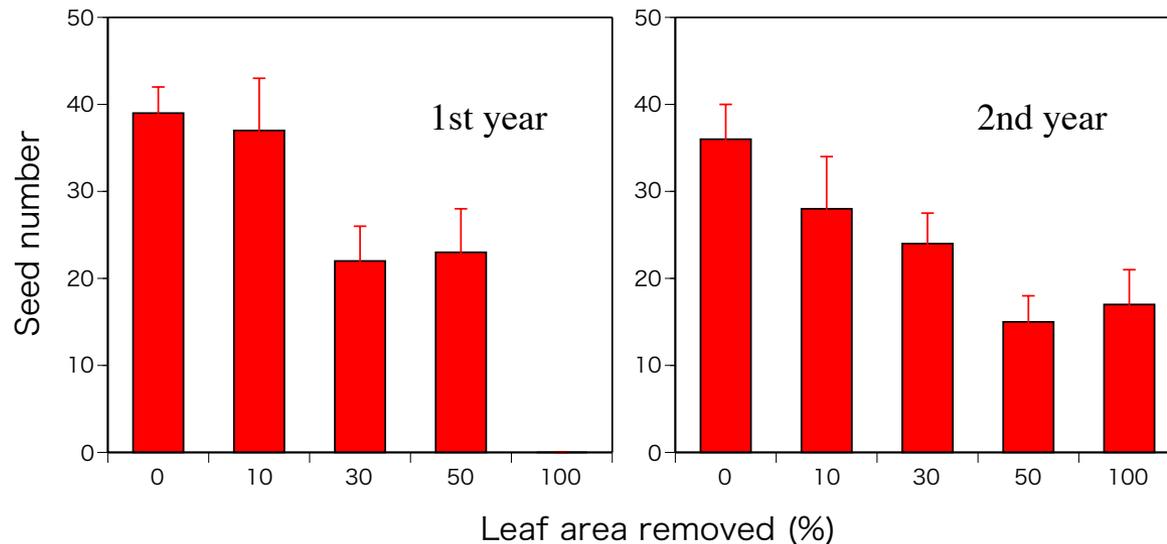


植物の適応度に対する被食の影響



Quercus robur

(Crawley, 1985)



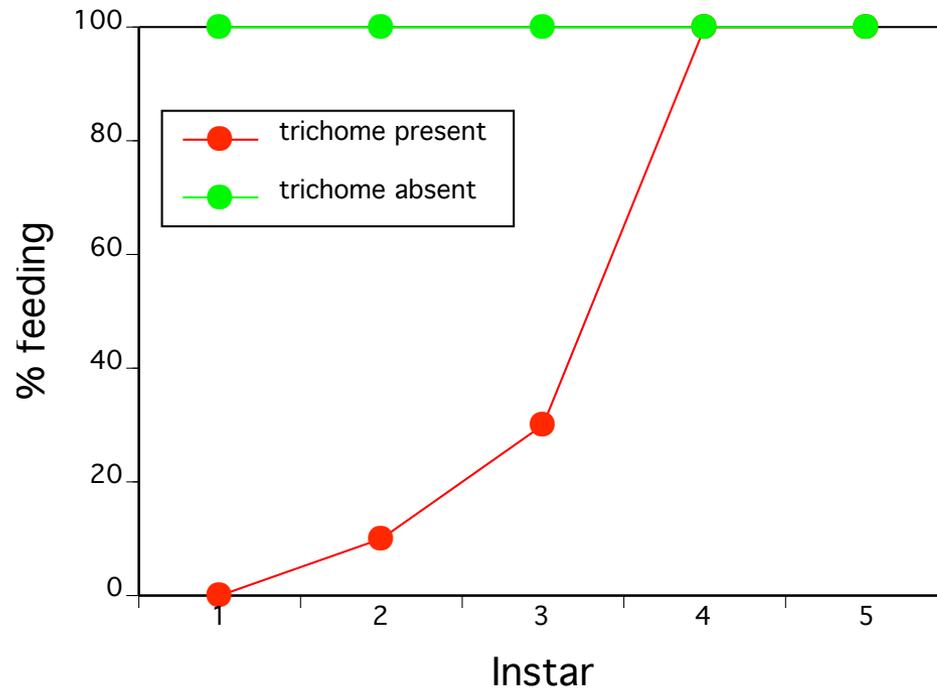
Piper arieianum

(Marquis, 1984)

植食者に対する防衛戦略

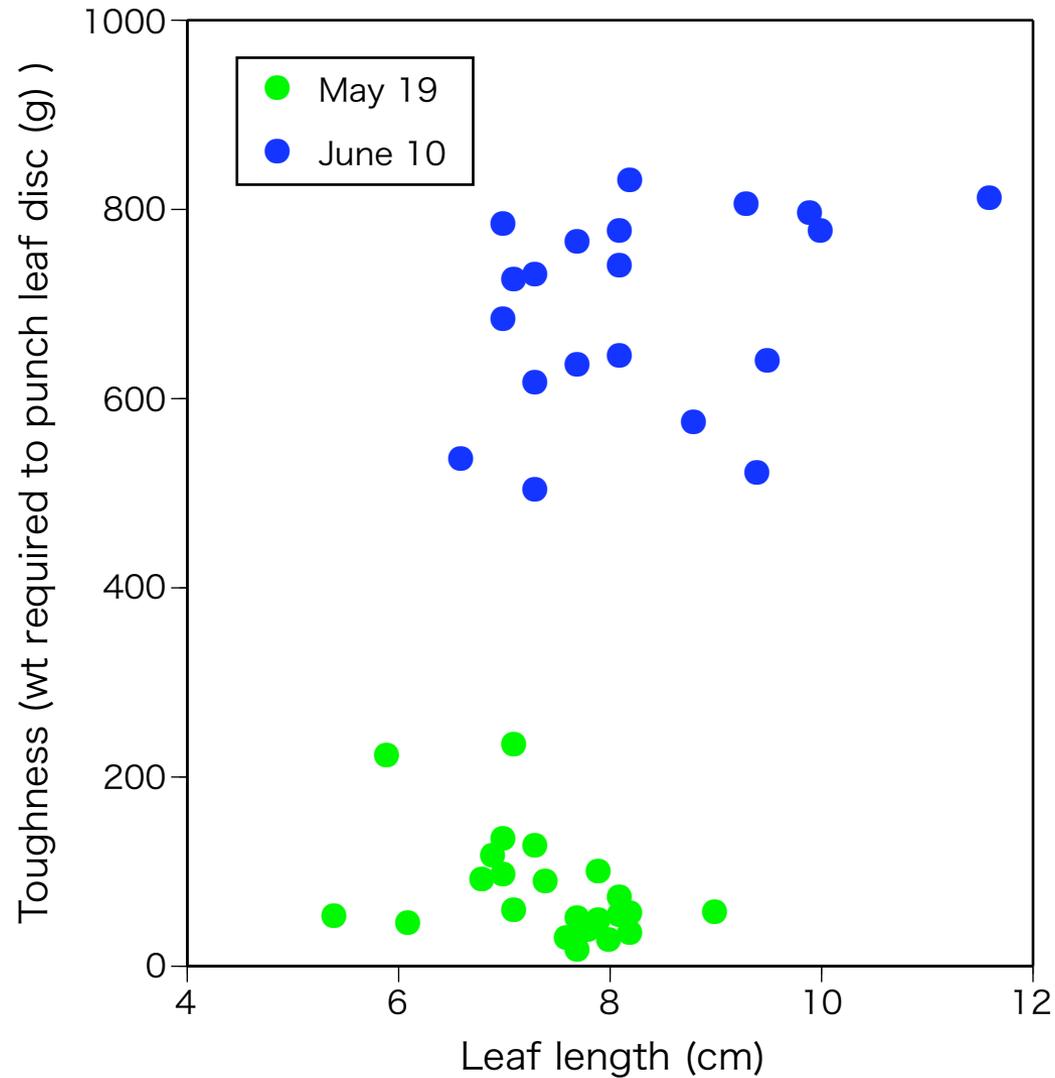
- 植物自身による防衛(直接防衛)
 - ◆ 抵抗性(Resistance)
 - ✦ 物理的手段
 - 刺、トリコーム(微毛)、硬い葉
 - ✦ 化学的手段
 - 二次代謝物質(アルカロイド、タンニン)
 - ◆ 耐性(Tolerance)
 - ✦ 補償作用(再成長)
- 他者を利用する防衛(間接防衛)
 - ◆ 内生菌・捕食(寄生者)・アリ

物理的防衛(1)



(Hoffman and McEvoy, 1985)

物理的防衛(2)



Quercus robur

(Feeny, 1970)

耐性: 補償作用



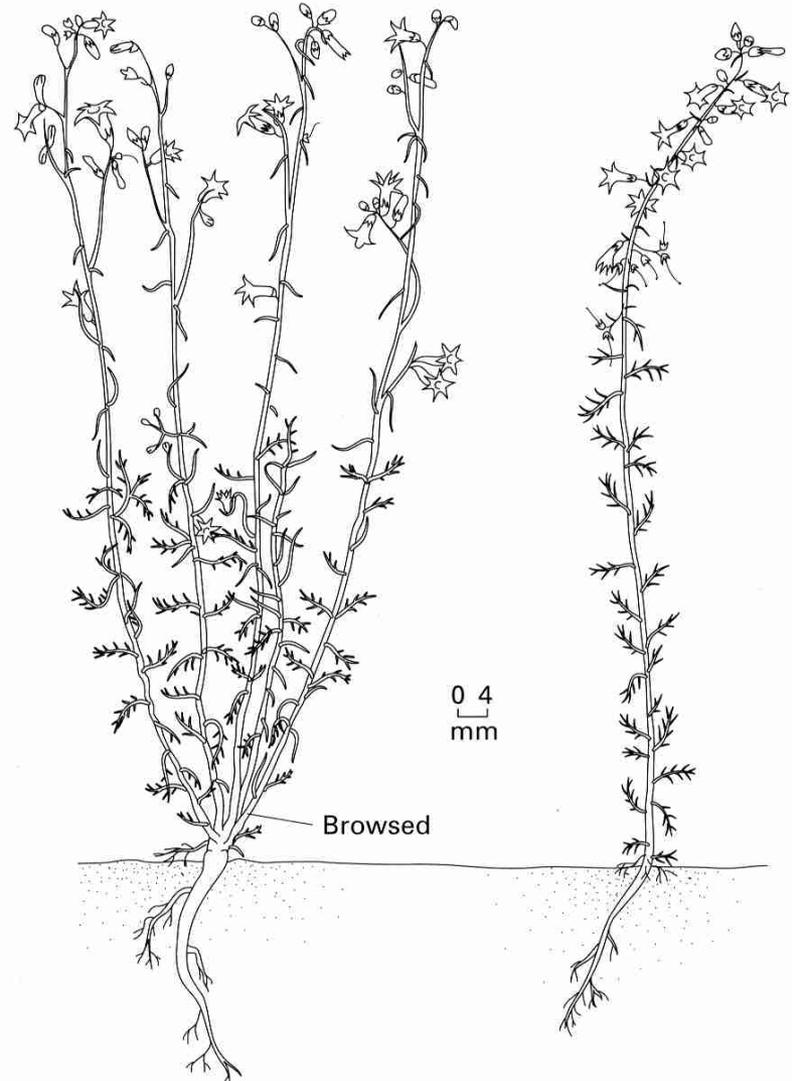
Ipomopsis aggregata



Odocoileus hemionus

Natural herbivory

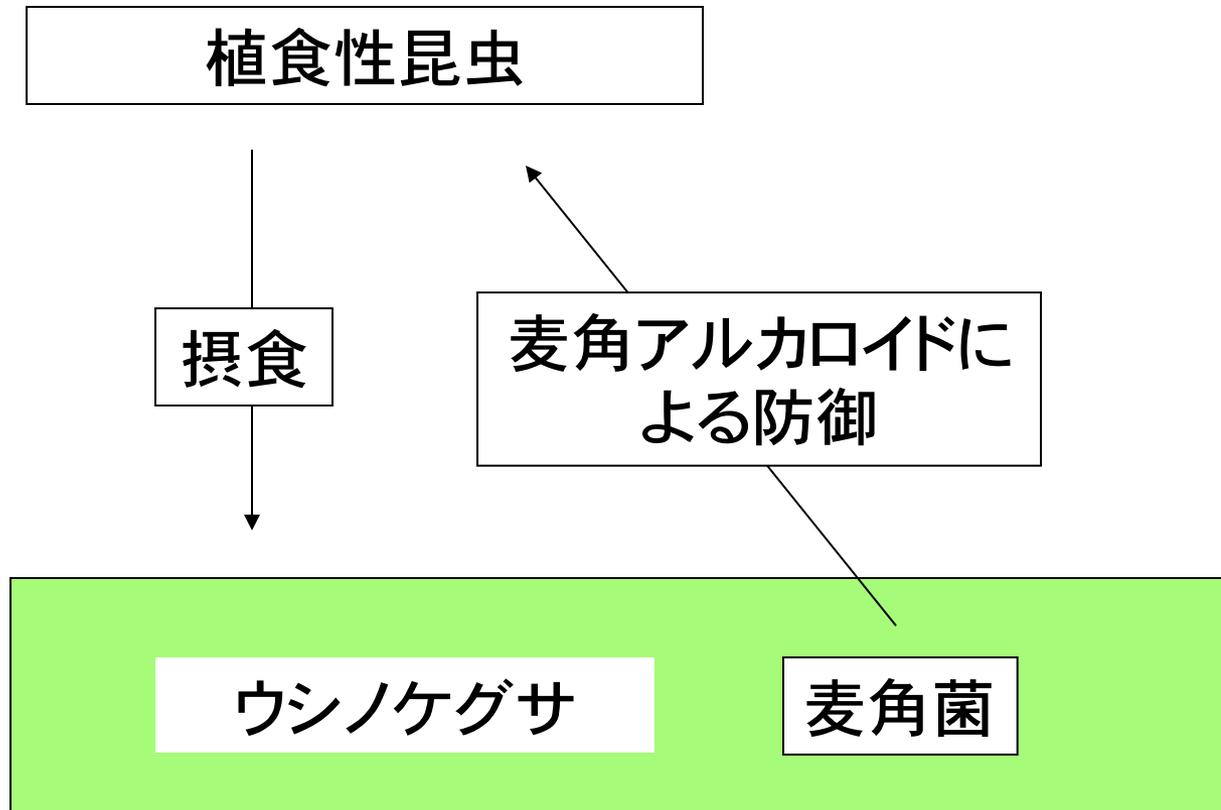
Uneaten control



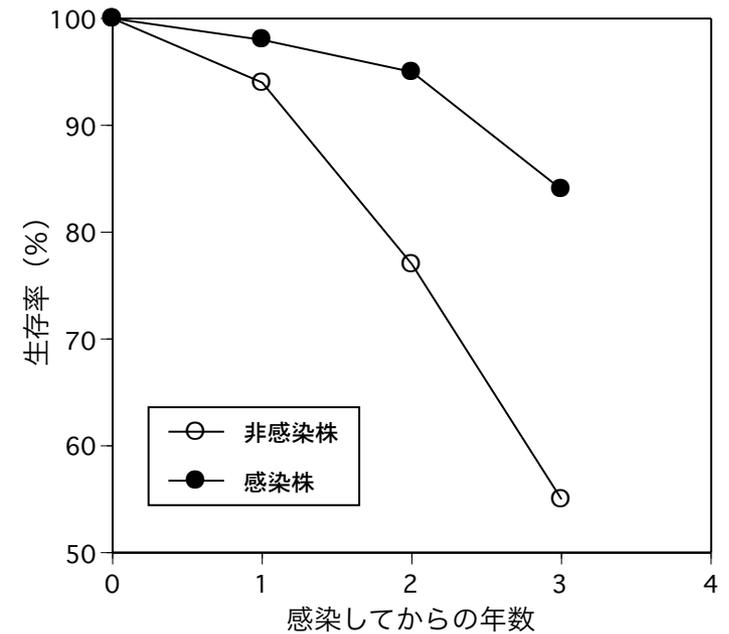
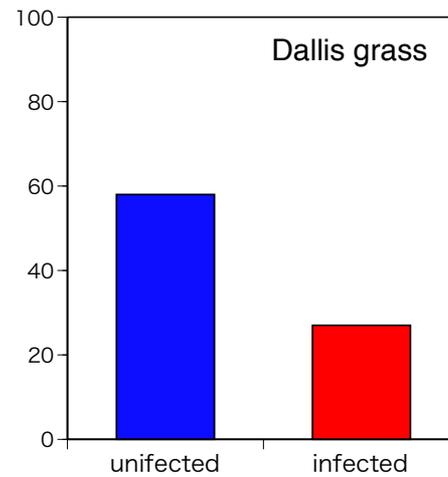
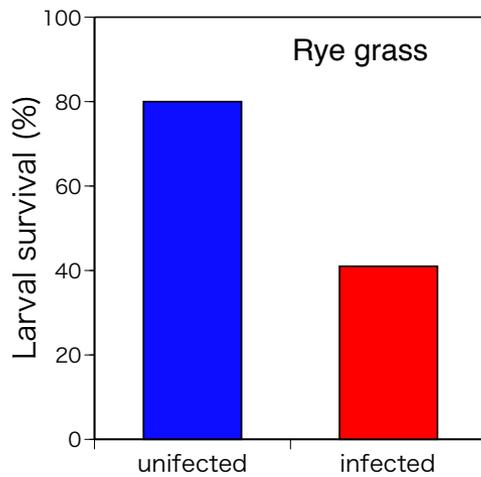
補償反応の種類

- 増加
 - ◆ 光合成効率
 - ◆ 地上部成長率
 - ◆ 分枝、分穂
 - ◆ 結実率
 - ◆ 根の炭素貯蔵
 - ◆ 根から枝への資源の転流
- 減少
 - ◆ 葉の寿命
- 遅れ
 - ◆ 開花時期

他者を用いる防衛: 内生菌

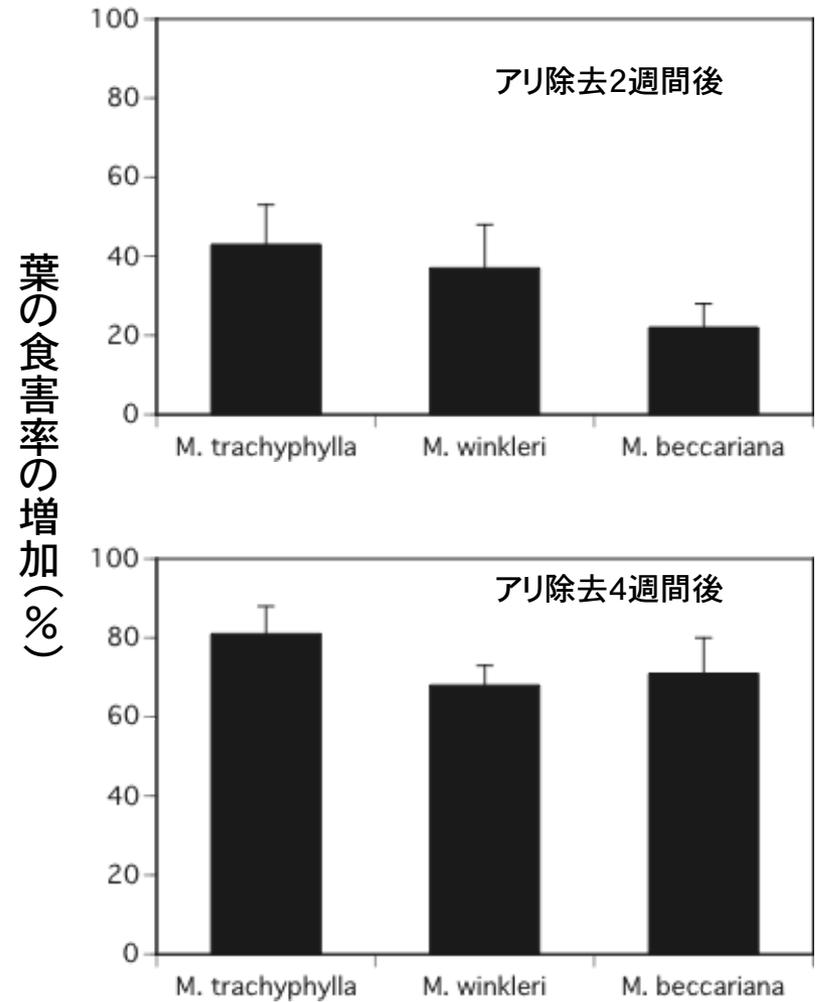


内生菌による防衛



(Clay et al., 1986)

アリによる防衛



化学的防衛戦略

- 植物の代表的な防衛手段
- 二次代謝物質を用いた防衛
- 多様な化学物質を用いる

Table 1 Major classes of secondary compounds

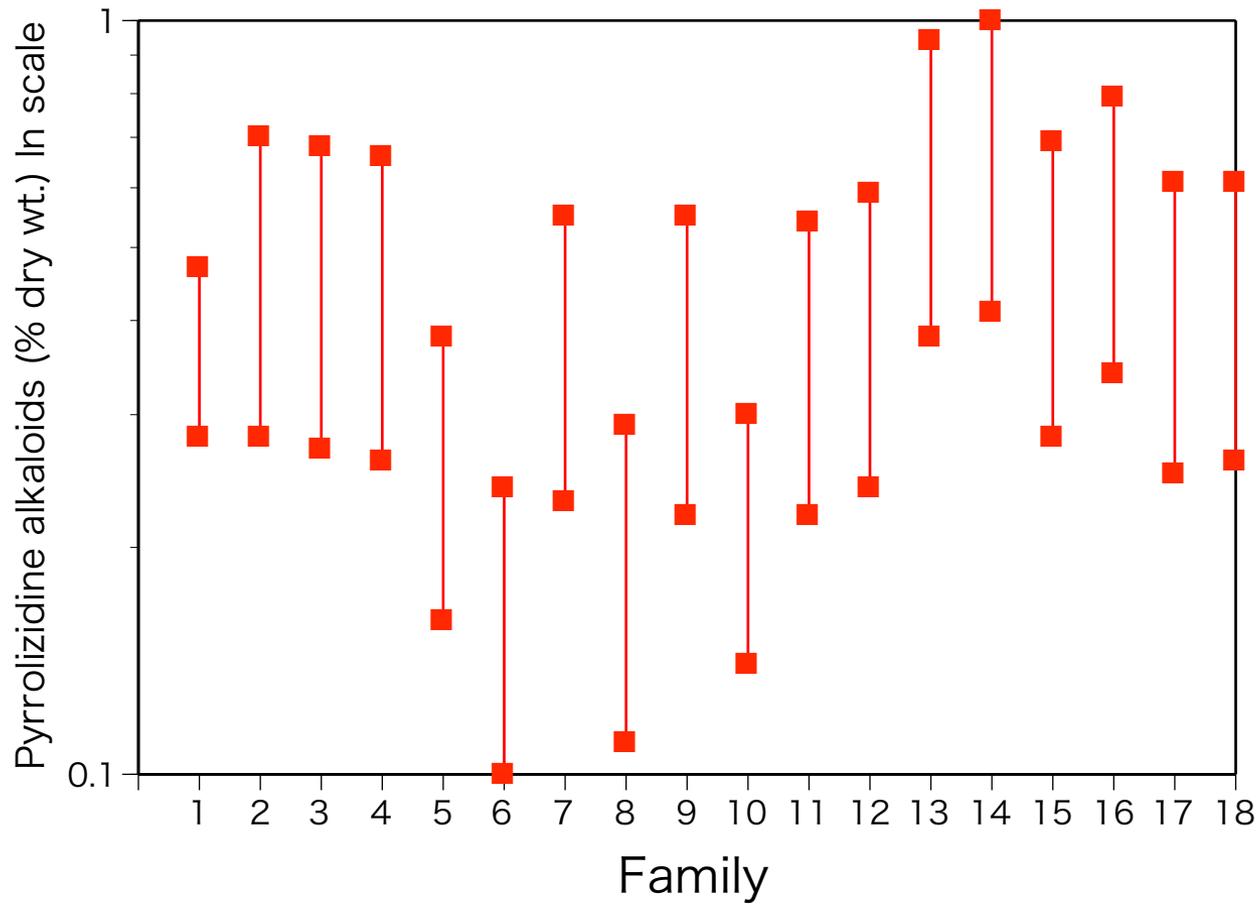
Class	Number of structures	Distribution	Activity
<i>Nitrogen compounds</i>			
Alkaloids	10 000	Widely in angiosperms – roots, leaves, fruit	Toxic and bitter
Amines	100	Widely in angiosperms – especially flowers	Repellent, hallucinogenic
Nonprotein amino acids	600	Especially seeds of legumes	Toxic
Cyanogenic glycosides	60	Sporadic, in fruit and leaves	Toxic
Glucosinolates	100	Mainly Cruciferae	Acrid and bitter
<i>Terpenoids</i>			
Monoterpenoids	20 000		
	1000	Widely, notably in conifers	Strong smelling, repellent
Sesquiterpene lactones	3500	Mainly Asteraceae	Bitter, toxic and allergenic
Other sesquiterpenoids	3000	Widespread	Some toxic
Diterpenoids	3000	Widely, especially in latex and resins	Some toxic
<i>Triterpenoids</i>			
Saponins	1200	In over 70 plant families	Haemolyse blood cells
Liminoids	300	Mainly Rutaceae	Bitter
Cardenolides	150	Common in three plant families	Toxic and bitter
Caretenoids	500	Universal, often in flowers and fruits	Coloured
Other triterpenoids	1500	Widespread	
<i>Phenolics</i>			
Simple phenols	8000		
	1000	Universal	Antimicrobial, toxic
Flavanoids	4000	Universal	Often coloured, some toxic
Quinones	800	Widely, especially Rhamnaceae	Coloured
Condensed tannins	150	Widespread, including ferns and conifers	Precipitate proteins
Hydrolysable tannins	Unknown	Widespread, but only in angiosperms	Precipitate proteins
<i>Other</i>			
Polyacetylenes	650	Mainly in Compositae and Umbelliferae	Some toxic
Coumarins	800	Widespread	Toxic, repellent

Source: Modified from Harborne JB (1982) *Introduction to Ecological Biochemistry*. London: Academic Press.

化学防衛の強さの変異

- 植物の形質
 - ◆ 個体、器官、葉齡、季節
- 環境要因
 - ◆ 光、土壤栄養

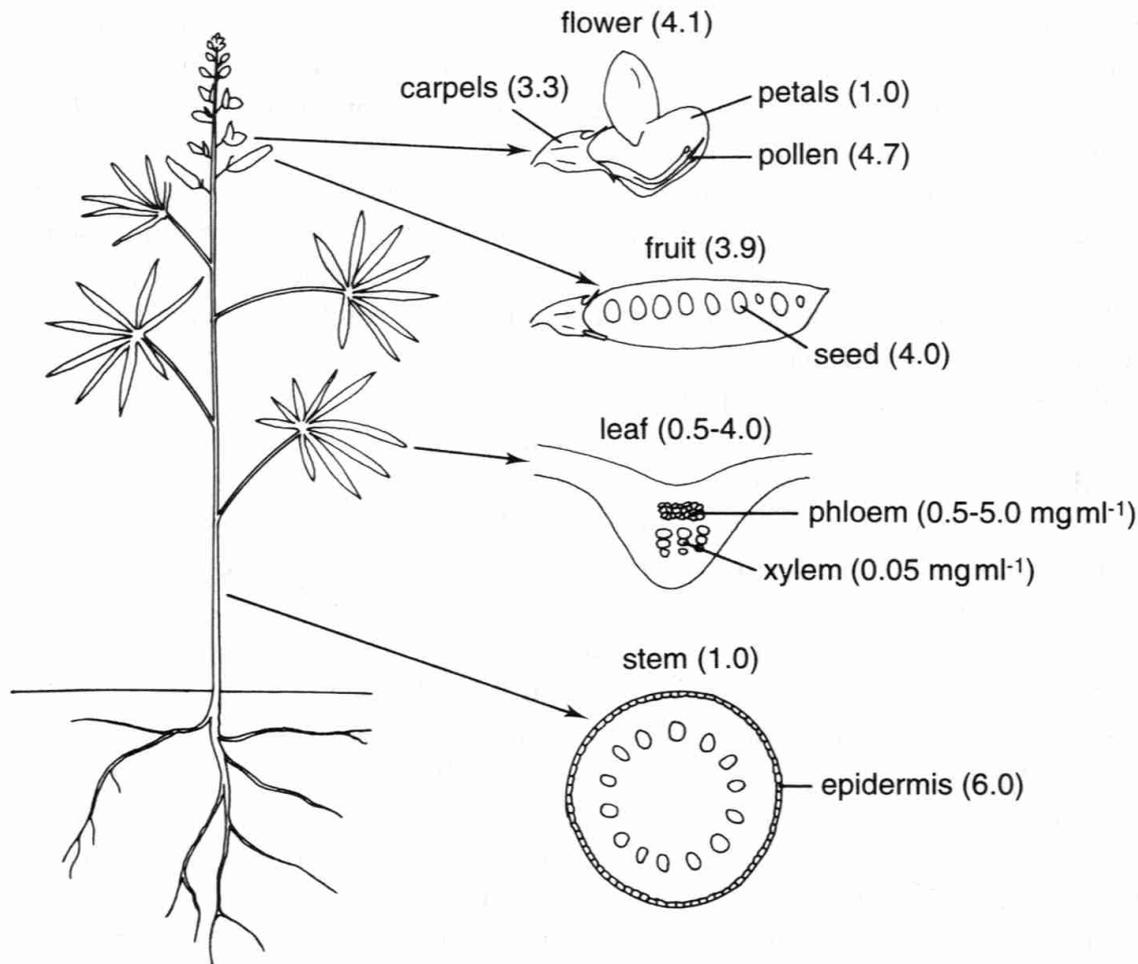
遺伝子型による変異



Senecio jacobaea

(Vrieling, 1990)

植物器官による変異

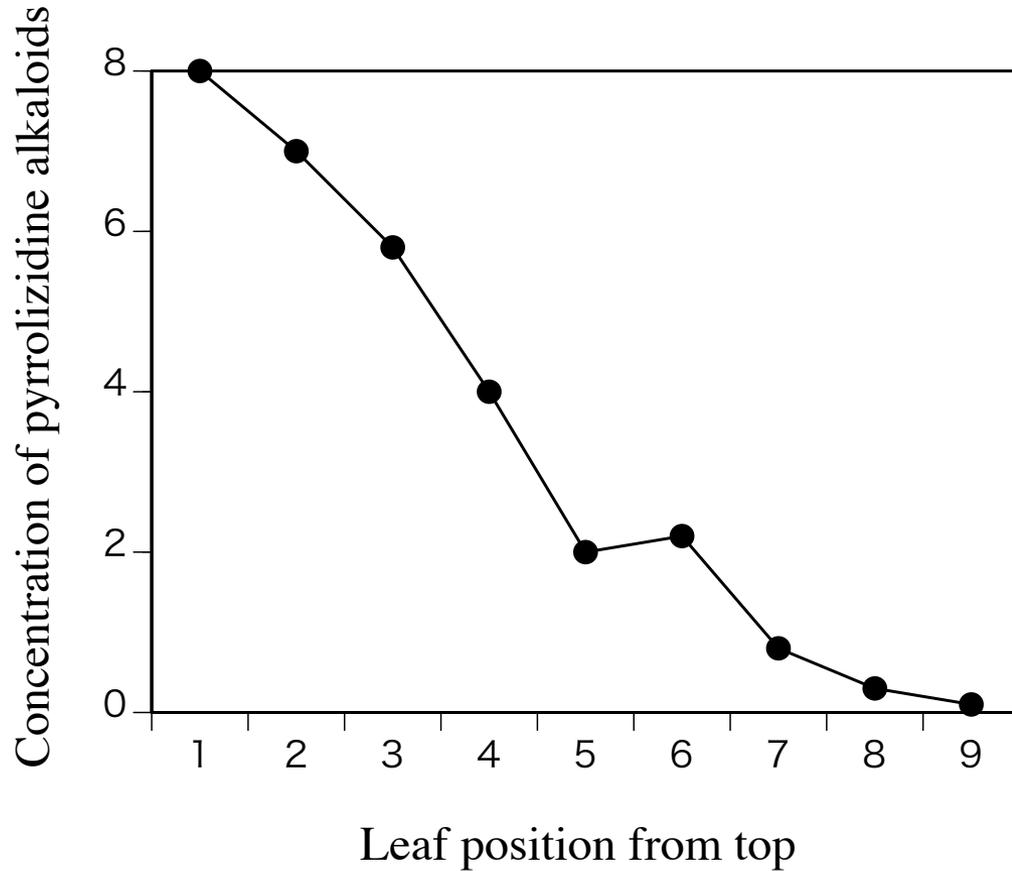


Lupinus sp.

Figure 2.12. Concentrations of quinolizidine alkaloids in different parts of a generalized lupine plant expressed as a percent of dry weight for solid tissues and mg ml⁻¹ for xylem and phloem (after Wink, 1992, and references therein).

(Wink, 1992)

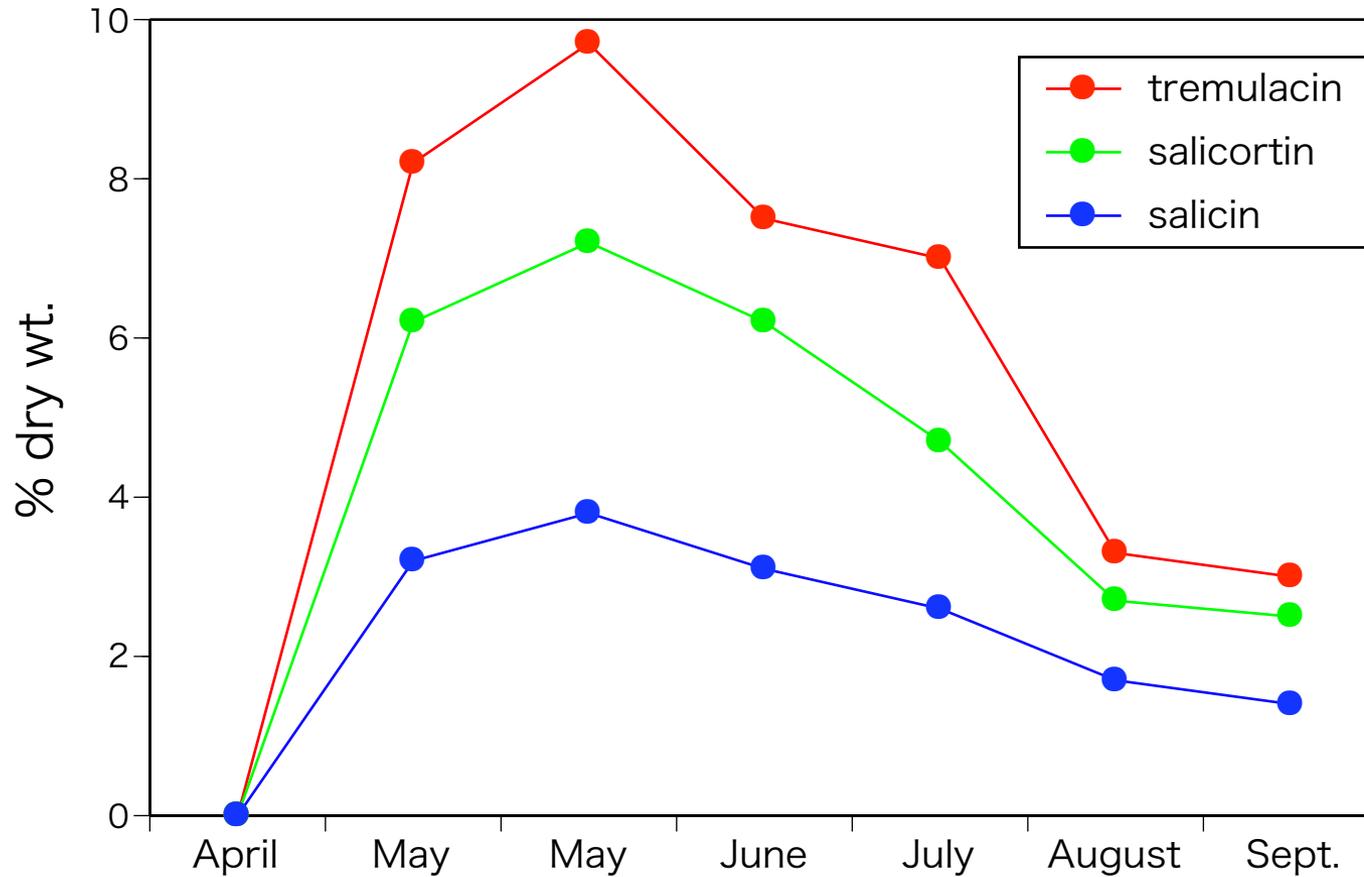
葉齡による変異



Cynoglossum officinale

ムラサキ科

季節による変異



Populus trichocarpa

(Thieme and Benecke, 1971)

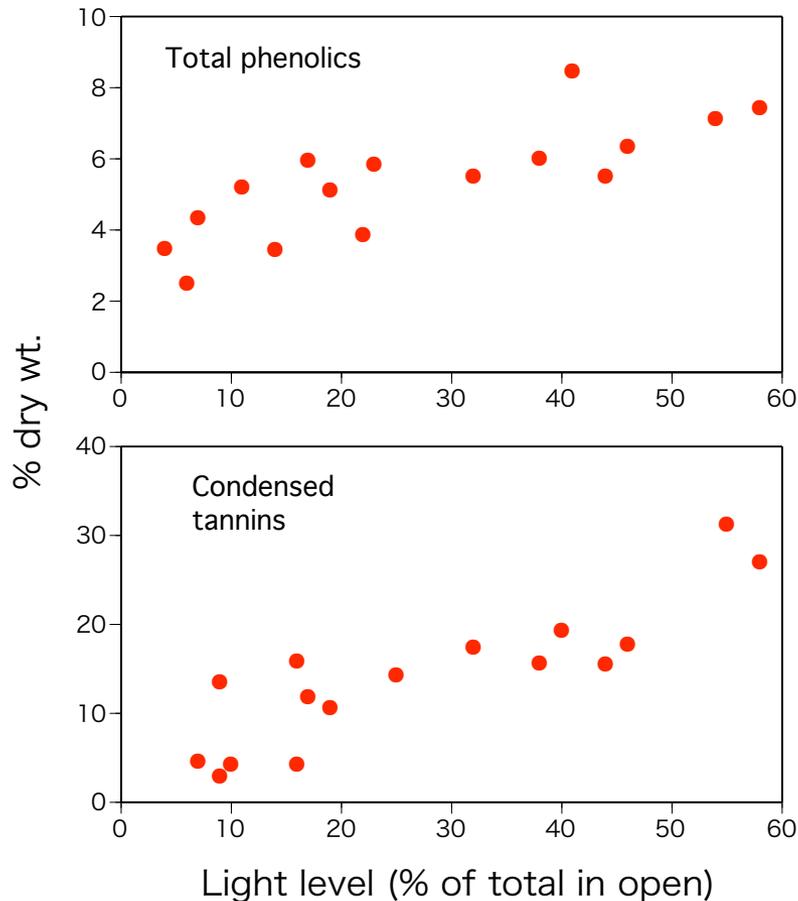
防衛物質に対する環境要因の影響



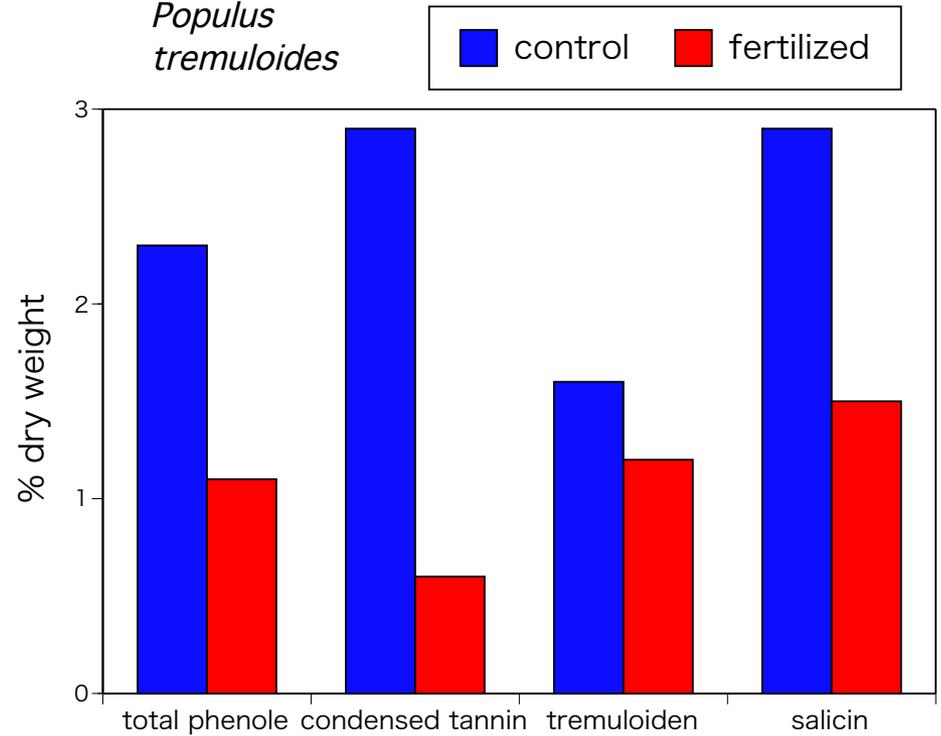
Acacia sp.



Populus tremuloides



(Waterman and Mole, 1989)



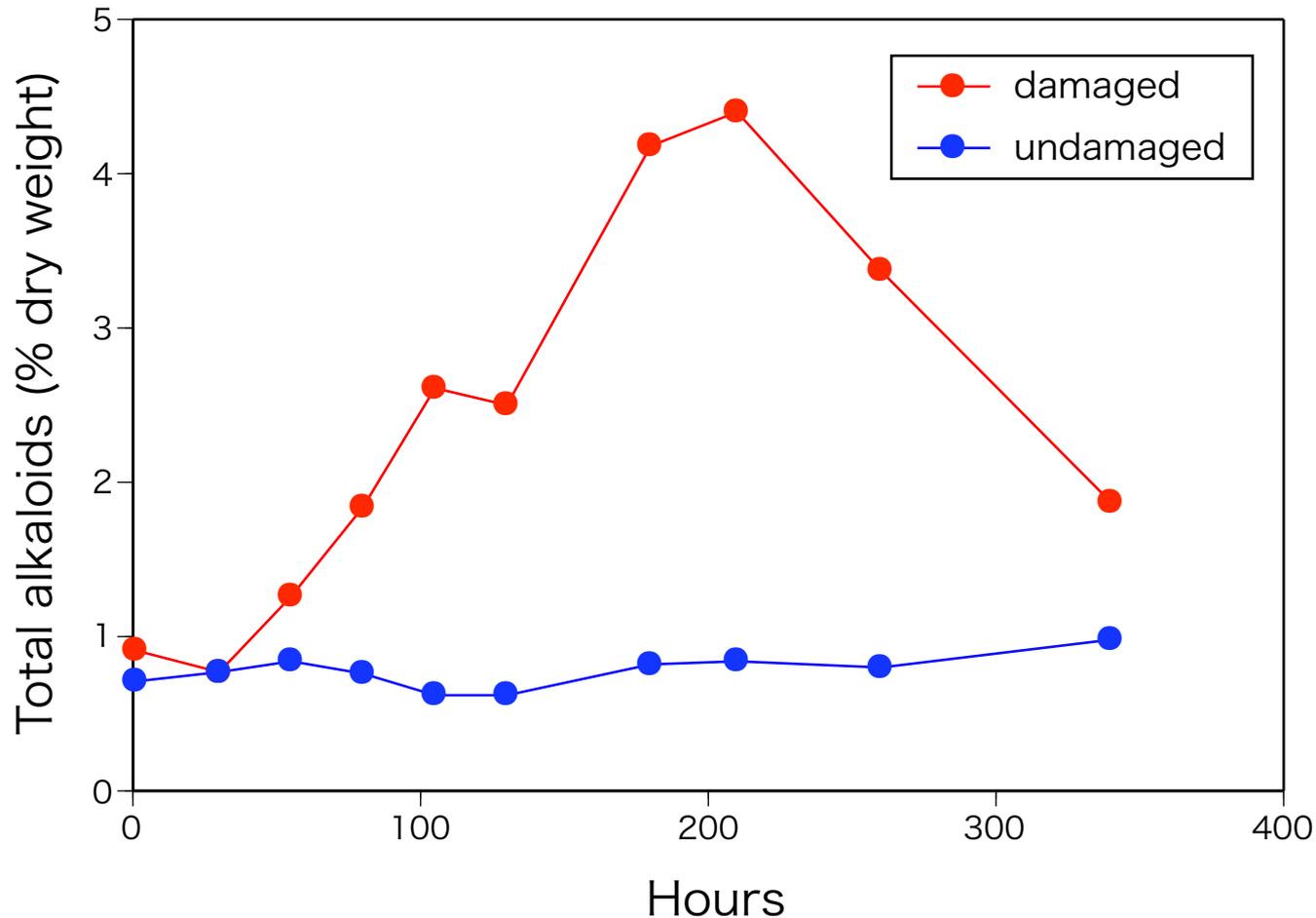
(Bryant et al., 1987)

化学防衛の特徴：

(1) 質的物質と量的物質

項目	質的防衛物質	量的防衛物質
物質名	アルカロイド、テルペン、 カラシ油配糖体	セルロース、リグニン、 フェノール、タンニン
特徴	毒性低分子化合物	消化阻害高分子化合物
量	2%以下	8.5%以上
植物組織	新葉、芽、果実	旧葉、木部
植物種	1年生草本、希少種、 遷移初期種	木本、寿命の長い種、 遷移後期種
系統	高等被子植物	シダ、裸子植物、被子植物

化学防衛の特徴： (2) 誘導反応



Nicotiana tabacum

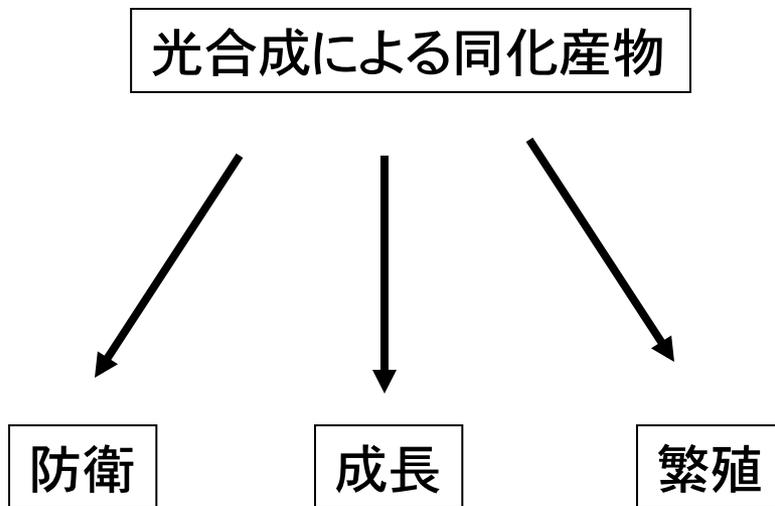


(*Heliothis virescens*)

(Baldwin, 1989)

化学防衛のコスト

成長および繁殖とのトレードオフ



一次代謝物質

炭水化物	1.07
有機酸	0.73
脂質	3.10
核酸	1.59
アミノ酸	2.09

二次代謝物質

テルペン	3.18
フェノール	2.11
アルカロイド	3.24
チッソ化合物	2.27

物質(g)当たりのグルコース量(g)
Gershenzon (1994)

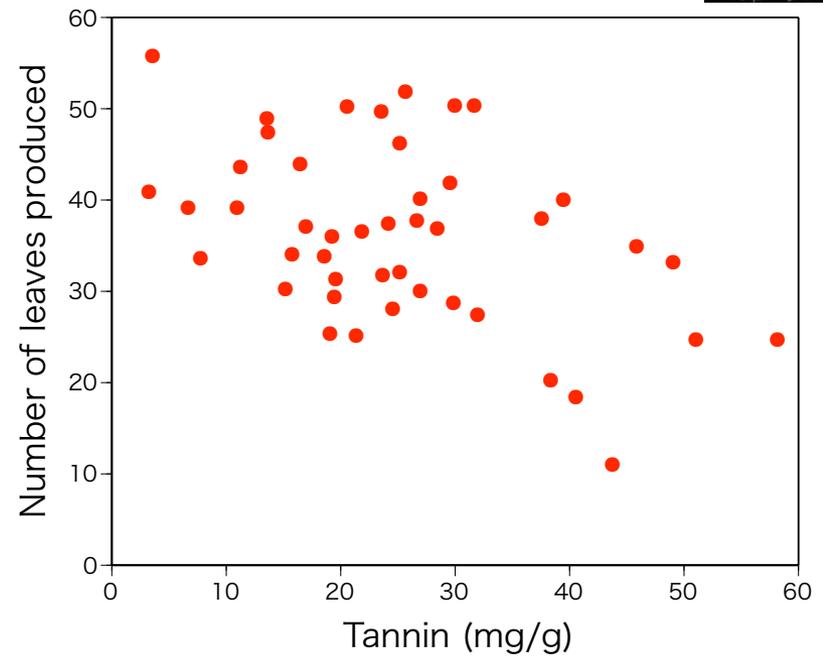
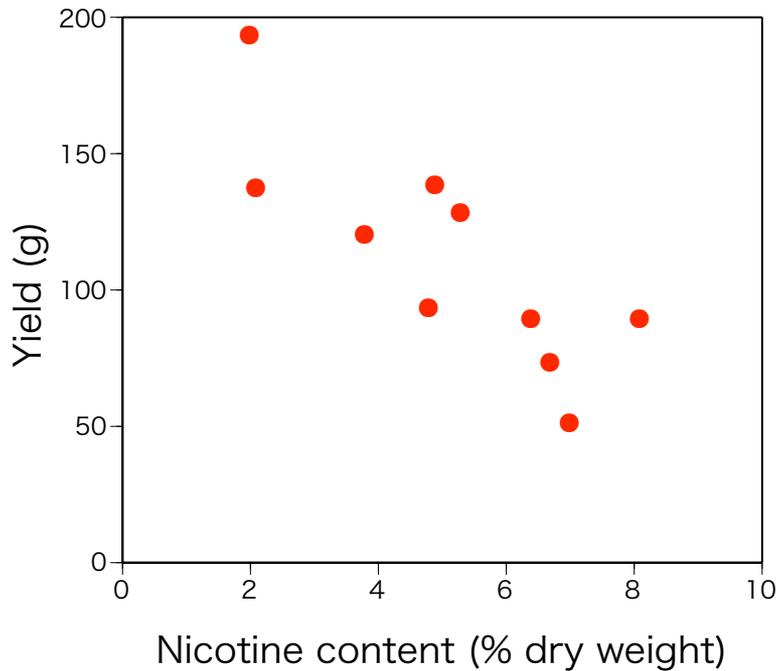
防衛と成長のトレードオフ



Nicotiana tabacum



Cecropia sp.



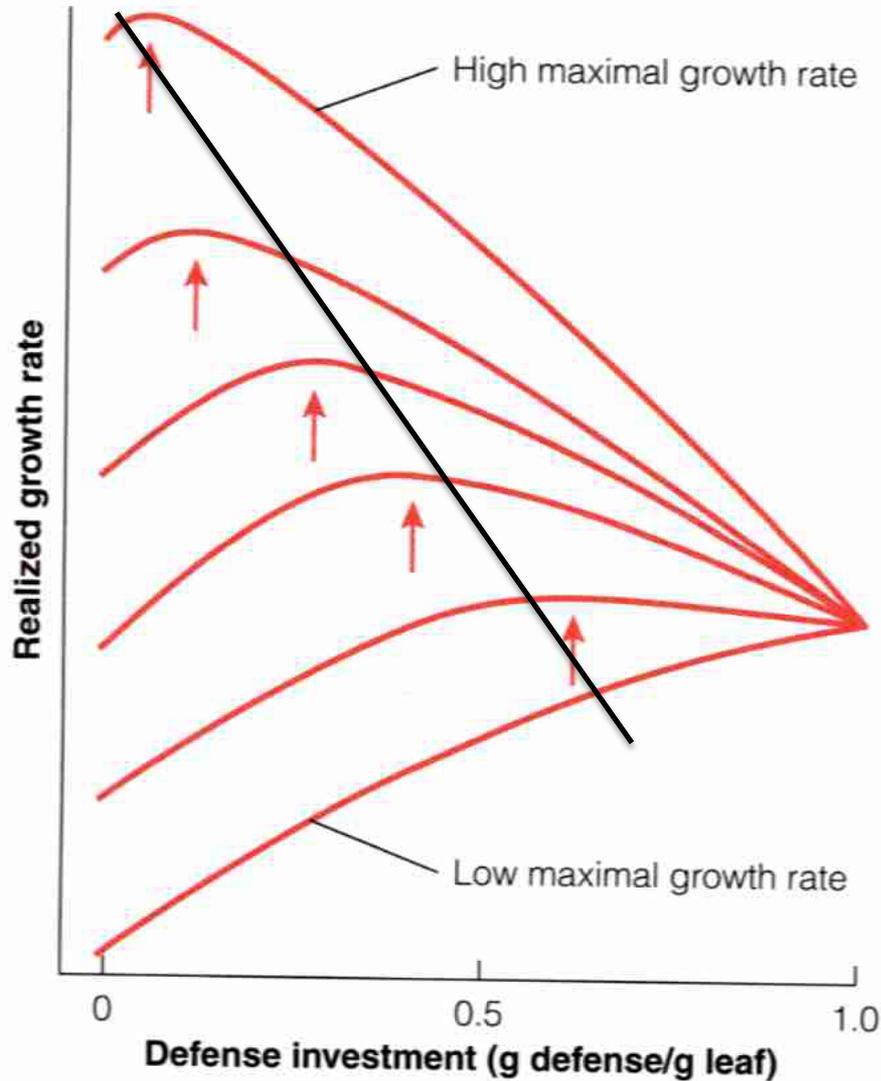
(Vandenberg and Matzinger, 1970)

(Coley, 1986)

植物の資源利用と防衛特性： 資源利用仮説

成長	早い種	遅い種
最大成長率	高い	低い
最大光合成率	高い	低い
葉のタンパク質含量	多い	少ない
葉の硬さ	軟らかい	硬い
葉の寿命	短い	長い
再成長能力	高い	低い
遷移段階	初期	後期
防衛への投資	低い	高い
防衛のタイプ	質的物質	量的物質
被食率	高い	低い

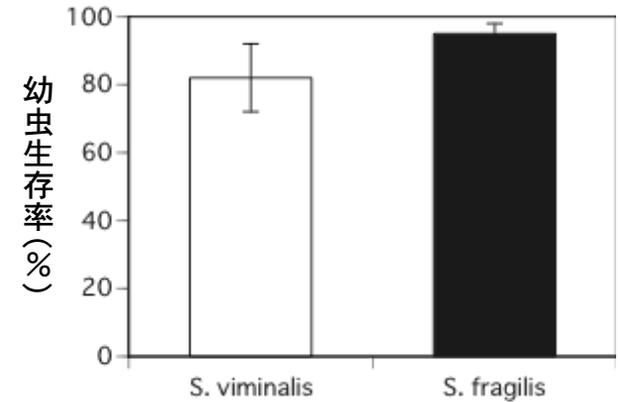
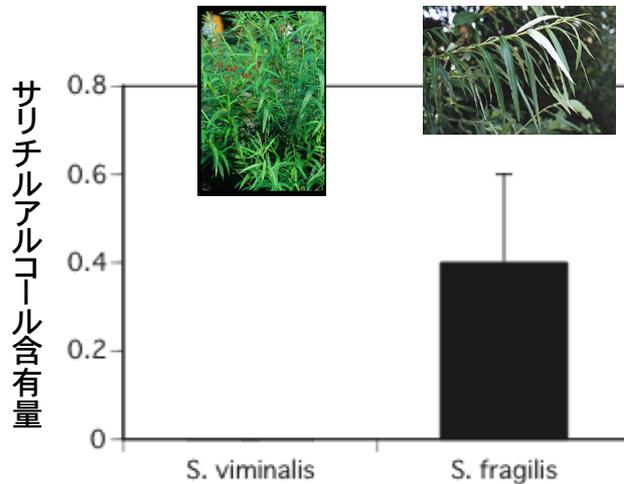
資源利用仮説の考え方



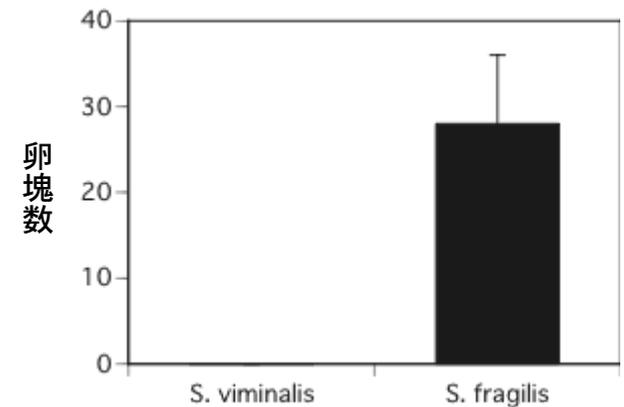
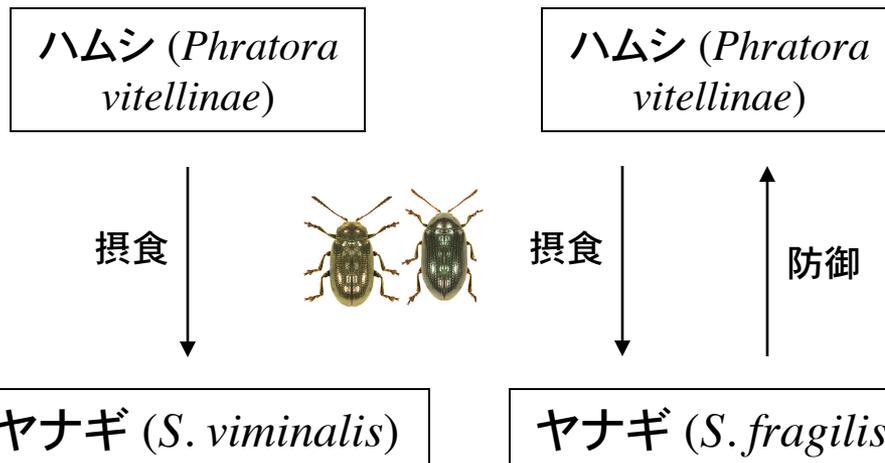
生長の早い植物と遅い植物は、生長率を最大化するために防衛に投資する最適レベルが異なる。

(Coley et al., 1985)

植食性昆虫の対抗戦略(1)

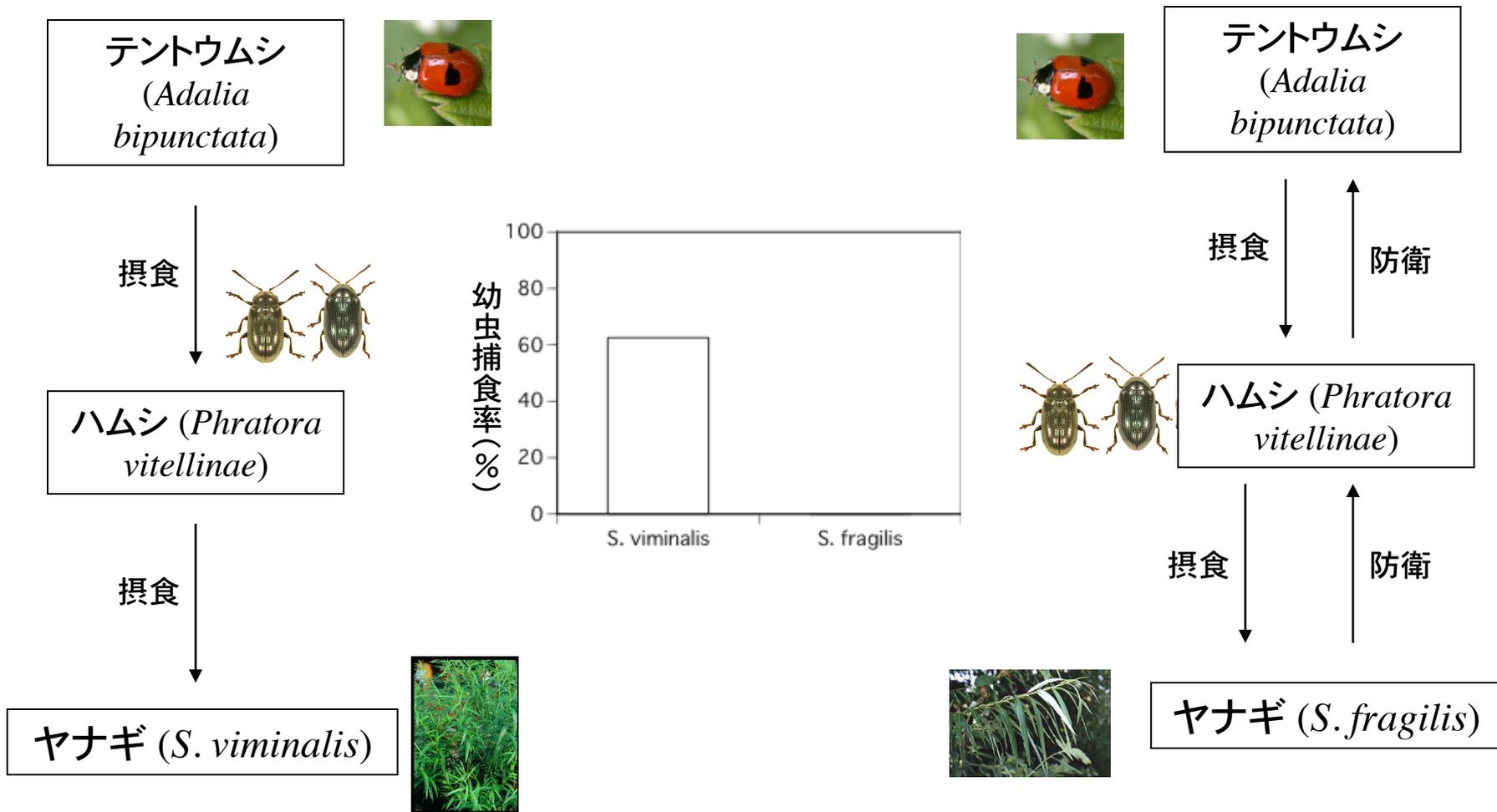


解毒酵素を獲得



防御物質を含むヤナギを好む

植食性昆虫の対抗戦略(2)



植物の防衛形質は(本当に)自然 選択により進化したのか?

- 防衛形質が植食者の適応度を低下させる
- その後の被食が軽減される
- 植物の適応度が増加する
- 防衛形質が遺伝する