

市野隆雄 (2009) 植物の防御, 防御物質, アリ植物, 内生菌. In: 植物の百科事典 (岩槻邦男ら 編), pp. 136-140, 朝倉書店, 東京.

## 2 章 植物の生活

### 2.8 植物の防御

地球は、その表面が緑の植物におおわれた「緑の星」といってもよい。しかしその緑の葉陰には、植物を食い荒らす昆虫などの植食者が、驚くほどの数で繁栄していることもまた事実である。なぜ植物は食いつくされることなく、地球は緑のまま保たれているのだろうか。植食者側からみれば、これだけの餌資源に囲まれていながら、なぜその数を増やして植物を食いつくさないのだろうか。これについては大きく二つの仮説がある。

一つは、植食者を攻撃する天敵（例えばガの幼虫を捕食するアシナガバチ）によって、植食者の数が低く抑えられている、だから植物は食われないですんでいる、とするものである。またもう一つの仮説は、植物が食われないように自身を防御しているため、植物体が全部食われることはない、というものである。

実際の自然界では、この両方の要因が働いていると考えられる。まず、植食者の個体数が天敵によって制限されているという例は数多く報告されている。「天敵がいることによって植物が守られている」という構図が確かにみられるのである。一方、植物の防御が植食者に対して有効に働いているという例も多い。植物は、陸上へ進出した 4 億 5 千万年前以降（もちろんそれ以前の水域での生活の時代も含めて）、さまざまな防御法を進化させてきた。その結果、現在地球上に見られる緑の森は、植食者にとって「ご馳走の山」ではなくなったのである。

植物の防御方法は、トゲ、毛(trichome)などによる物理的防御、二次代謝物による化学的防御（「防御物質」の項参照）、そして他の生物の助けを借りて防御する生物的防御（「アリ植物」、「内生菌」の項参照）の三つに大きく分けることができる。例えばタラノキやアザミ属は、トゲをまとうことによってシカなどの草食動物に食べられないよう物理的防御をしている。一方、柔らかそうな野生植物の新芽を我々が口に含んでも苦くて食べられないのは、化学的防御のためである。

植物にとって防御は、その繁栄を基本的に支える重要な過程であり、また植食者との長い闘いの歴史を通じて獲得してきたものである。一方、植食者の側

もそれらの防御に対抗するための「武器」や「戦術」を進化させてきた。それは例えば、植物の「毒」に対抗するための解毒酵素であり、植物繊維を消化するための腸内細菌との共生であった。植物の防御に関して興味深い点は、このような動物との「軍拡競走」の側面であり、相互に影響を与え合いながらの進化（共進化）という視点なしに植物の防御を語ることはできない。

### 共進化による多様化

チョウと、それが食べる植物との関係を調べてみると、同じ分類群（例えば族）に属するチョウは、限られた分類群の植物を食べる傾向がある。例えばアゲハチョウ族はミカン科を主に食べ、シロチョウ族はアブラナ科を食べるものが多い。エーリックとレーヴンは、このことと、同じ分類群の植物はふつう同じ化学物質を共有しているという事実から、別の植物グループは別の防御物質を進化させることによって、動物の攻撃から逃避してきたのだと主張した (Ehrlich and Raven 1964)。彼らのシナリオでは、最初1種の植物で新たな防御物質を生産するような遺伝的変化が起こったと仮定する。この植物はほとんどの植食者に食べられないため、植食者のいない新たなニッチ（生態的地位）を獲得したことになり、繁栄して次々に新しい種を分化させ、多様化することができる。一方動物の側も、その後その植物グループを食べることのできる種が現れると、空白ニッチの中で種数を増やして多様化する。このような「共進化」のくり返しが、植物と植食者の相互多様化の歴史なのだと、彼らは主張した（逃避—多様化仮説）。

この仮説の間違った解釈として、「植物とそれを食べる動物の間には種レベルで共進化が起こっているはずなので、両者の系統関係を比べれば平行になるはずだ」というものがある。しかし上記からわかるように、この仮説は、科などの高次分類群レベルでの防御物質の新たな進化と、その後の種数の増大を説明するものであって、種レベルでの相互進化を説明するものではない。

この仮説の真偽を検証するための一つの方法として、もっとも近縁な分類群（姉妹群）同士で種数を比較するという方法がある。例えば、傷つけられた部位へ乳液や樹脂を送り込む管を進化させた植物分類群と、それともっとも近縁な、管を進化させなかった分類群との間で種数を比較すると、16ペアのうち14ペアで管（という新たな防御法）を進化させた分類群のほうが多くの種を擁していた。これは「逃避」が多様化をうながしたことを示唆している。

逃避—多様化仮説を支持する証拠が得られている一方、種レベルでの共進化

がおこってきたとする見方に対しては否定的な証拠が多い。例えば両者の系統関係を調べても、ほとんどの場合、平行性は検出されない。ただ、例外的に植物と植食者の間に特異的共進化がみられる場合がある。中南米のトケイソウ科植物と、それを食べるドクチョウ属との関係はそのような稀な例の一つである。この植物がもっている青酸配糖体は、ドクチョウ以外のほぼ全ての植食者を排除する効果をもっているため、植物と植食者の間に特異的な相互進化がおこる基盤がある。実際に両者の間では、種対種の特異的な適応がみられる。

しかし、ほとんどの植物にとって、敵は「ドクチョウ」だけではない。例えばクヌギを攻撃する外敵は、全部で数百種にのぼる。したがって、植物はさまざまなタイプの動物（や病原菌）に対して、全体としての防御効果を高く保たなければならない。

さて、植物の防御物質の構成は科などの分類群内の種間ではあまり変わらないことが知られている。このことは、植物上の植食者相が変化しても、それに対応して植物が防御物質をすばやく進化させているのではないことを示唆している。多くの防御物質の変化は、特定の植食者に対しては防御効果を上げるかもしれないが、別の植食者に対する防御効果を下げたろう。例えばオナモミの一種では、ある物質が種子食性のガの摂食を阻害したが、種子食性のハエにはかえって食われるようになった。このように植物の防御物質は、基本的に多数の敵に対抗しうるものでなければならぬため、その進化速度はどうしても遅くなると考えられている。

では、そのような遅い進化に植食者はどう対応しているのだろうか。エーリックとレーヴンが指摘したように、特定分類群の植物しか食べない植食者グループ（例えばミカン科しか食べないアゲハチョウ族の1グループ）のように、植食者側の進化も、ある枠の中で「停滞」しているかのように見える場合もある。しかしこれとは逆に、別の分類群の植物へと次々に寄主転換する植食者も実際には多い。例えばシロチョウ族の中には、多くの種が餌植物としているアブラナ科とはまったく分類的に離れたヤドリギ科を食べる属がいるし、またジミチョウ科では、同じ属の近縁種間でも、分類的にまったく異なる植物を食べるものが多い。これらの事実が示しているのは、植食者は植物の多様化と足並みをそろえて（逃避—多様化仮説どおりに）餌選択を変化させていっただけではないということである。むしろ、かなり自由に餌植物を乗り替えながら多様化していったものの方が実際には多い。したがって全体としてみれば、まず

植物が多様化し、次にその時代よりも後に植食者が寄主の乗り替えも頻繁におこなないながら多様化していった、ととらえるのが妥当だろう。Jermy (1976)は、植物と植食者の遺伝的変化が同時期ではないことから、これを共進化ではなく逐次進化(sequential evolution)と呼ぶべきであるとした。 [市野隆雄]

Ehrlich, PR and Raven, PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.

Jermy, T (1976) Insect-host-plant relationship - coevolution or sequential evolution? *Symposia Biologica Hungarica* 16: 109-113.

#### a. 防御物質

植物が外敵からの攻撃を防御する上で有用な化学物質。植物に含まれる有機化学物質としては、タンパク質、糖、アミノ酸などの、生体を維持するのに必須の一次代謝物と、必須とはみなされない二次代謝物がある。これまで膨大な種類数の二次代謝物が報告されており、その中には植物体内での生理的な役割がわかっているものも多い。このような二次代謝物の中で、防御機能の確認された物質を防御物質と呼んでいる。どの植物種をとってみても多数の防御物質を持っており、例えばマメ科の一種の若葉には青酸配糖体やテルペノイドが、種子には非タンパク質性アミノ酸やアルカロイドが含まれている。

植物の防御物質がどのように進化したかについては、防御のために進化したのではなく、別の機能（例えば紫外線を遮へいする機能や、窒素やリンなどの栄養素を体内に蓄積する機能）が本来のものではないか、とする考えもある。しかし、以下の証拠は、これらの主な機能が防御であることを示唆している。まず、もともと化学防御に頼っていた植物の系統内で、それに代わる防御機構をもつ種が進化した場合、化学防御が失われるという事実がある。例えばアメリカ熱帯のアカシア属はふつう防衛化学物質として青酸配糖体をもっているが、攻撃的なアリを共生させるようになった種ではその生産能力が失われている。一方、多くの防御物質は、植物が適応度を高める上で「貴重な」若葉や種子のような場所に集中的に配置されている。同様に、日陰や貧栄養地の植物は生長速度が遅いため、一枚一枚の葉が「貴重」であるが、日向や富栄養の場所の植

物に比べて防御物質により多くのエネルギーを投資している。

植物の防御は、タンニンやリグニンなどの高分子化合物を多量に作る「量的防御」と、アルカロイドやカラシ油配糖体などの毒物質を少量作る「質的防御」に大別される。木本植物はずっと同じ場所に安定して存在しているため、植食者に見つかりやすい。このため、どんな植食者に対しても効果のある、消化作用を阻害する物質を多量に（乾燥重量の5~20%）生産して量的防御をする必要があるとされる。同様に、貧栄養地や暗い場所に生育する植物は生長速度が遅いため、食われた分を回復しにくい。このためやはり嚴重な量的防御に投資する。一方、草本植物や、栄養・光条件の良好な場所に生える植物は、一気に成長できるため、繁殖するまでの間に植食者に見つかる可能性がより低い。このため、少量の投資（乾燥重量の2%以下）を質的防御に向けている。質的防御は多くの植食者に対して有効で即効性があるが、これに対抗適応した植食者（スペシャリスト）には効果がない（「植物の防御」の項参照）。

防御物質を作る方法としては、体を構成する物質として常に植物が作っている構成防御と、食害や病害を受けることによって植物が生産を始める誘導防御がある。例えばトマトの葉には、タンパク質分解酵素阻害剤が防御物質としてもともと含まれているが、コロラドハムシに食害を受けるとその量が数倍に増える。しかも、害を受けた部位だけでなく、それ以外の部分にも防御物質が作られる（全身性誘導防御）。一方、食害を受けたあと植物が揮発性の物質を放出し、それに引き寄せられて（植食者を食う）天敵が集まってくるという誘導間接防御の例も数多く報告されている。

[市野隆雄]

## b. アリ植物

体内にアリを住まわせるような性質をもつ植物をアリ植物（myrmecophyte）と呼ぶ。アリ植物には二つのタイプがある。一つはアリに餌や住み場所を与えるかわりに、外敵を撃退させるタイプであり（防衛共生型）、もう一つは、アリが集めてきた餌の残査や糞などを無機栄養源として利用するタイプ（栄養共生型）である。いずれにしてもアリ植物とアリは相利関係をむすんでおり、しかも互いに相手と共生していなければ生存が難しい（絶対共生関係）。アリ植物は世界の熱帯域のみに分布し、約500種が知られている。類縁関係の離れた多く

の属でアリ植物がみられることから、その起源は単一ではなく、いろいろな属で独立にアリ植物が進化したと考えられる。

防衛共生型のアリ植物は特定のアリ種を傭兵として体内に住ませ、栄養体などの餌をアリに与える（図1）。一方、アリは植物の外敵である植食性昆虫や脊椎動物を撃退したり、まわりからみついてくる蔓植物の茎をかじり切ったりして、アリ植物の順調な生育を助けている。また、アリ植物の中空部に作られたアリの巣内には、通常、カイガラムシも共生している。カイガラムシは植物の師管液を吸汁し、その排泄物（甘露）をアリに与えている。この三者系の進化は、普通の植物上でみられる、アリとカイガラムシの相利共生関係が発端となり、その後、植物中空部へカイガラムシが寄生するようになって一気に特殊化がすすんだと考えられている。

### アリ植物とアリの共進化

アリ植物に住むアリは、住み場所と餌の両方を完全にアリ植物に依存しているため、植物側だけでなくアリの側にも著しい特殊化が発達した。防衛共生型アリ植物の多くは、特定の限られたアリ種とのみ、種特異的な共生関係をむすんでいる。ふつう1種の共生アリは1～数種のアリ植物と共生関係にあり、しかも近縁の植物には近縁のアリが共生している場合が多い。最近の研究から、アリとアリ植物が共進化することにより、同時期に種分化して多様化してきたマカランガ属のようなアリ植物系がある一方、進化の歴史の中でアリが別系統の植物へとしばしば乗り換えを起こすことによって両者が多様化してきたアカシア属のようなアリ植物系もあることがわかってきた。

### 花外蜜植物

一方、もっとゆるい防衛相利関係であれば、温帯の植物とアリの間でも普通にみることができる。それは、たとえばカラスノエンドウのような花外蜜を分泌する植物とアリの関係である。「花外蜜植物」は新葉などから分泌する蜜をアリに与え、そのお返しとしてアリが植物を植食者から防衛する。このような花外蜜植物の種数はたいへん多く、温帯・熱帯の地域植物相のうち数%から数十%の植物種は花外蜜を分泌することが、世界各地での調査からわかってきた。しかしこの関係は、アリ植物の場合とは違ってお互いが相手を絶対に必要とする（相手がいなければ死滅する）ものでもなければ、特定の種同士の組合せがあるわけでもない。花外蜜植物とアリは、多対多のルーズな任意的相利関係をむすんでいるといえる。

[市野隆雄]

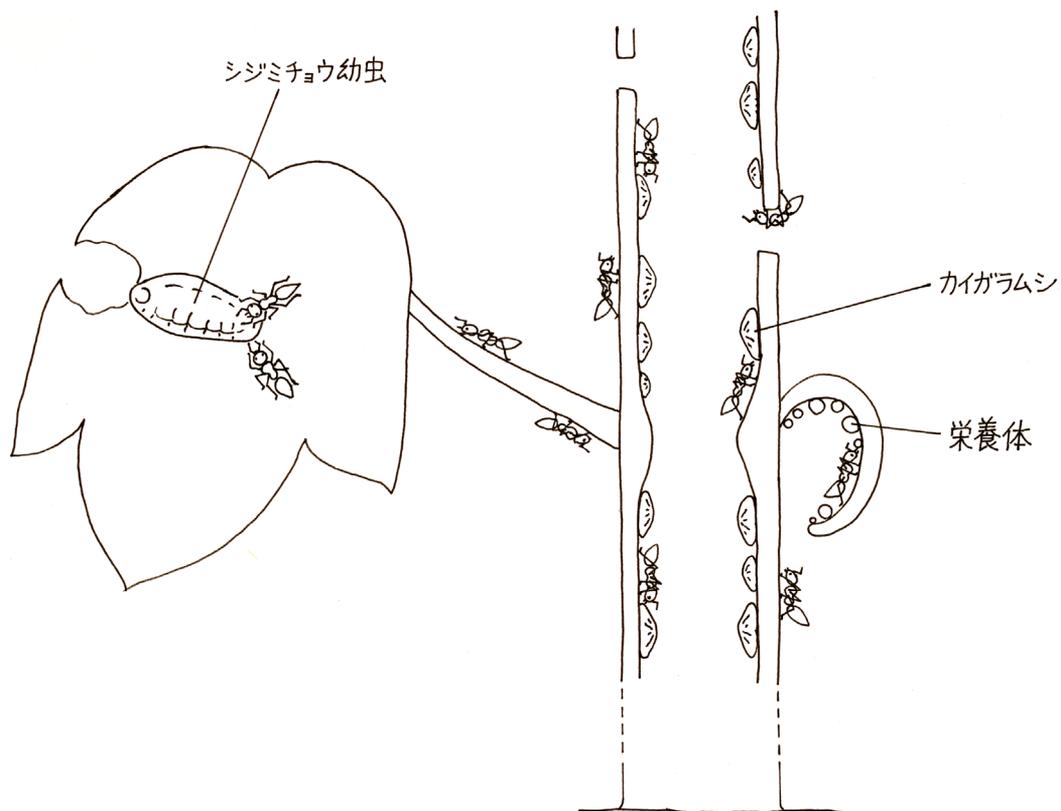


図 2.37 アリ植物マカランガ属をめぐる共生系。植物が托葉から分泌する栄養体は共生アリに採取され、幹内の中空部にいるアリ幼虫（図には示されていない）に与えられる。ほとんどの植食者はアリによって防御されるが、図中のシジミチョウ科幼虫のように、アリの攻撃に対抗適応することで葉を食害する植食者もいる。（原図：加藤義和）

### c. 内生菌

植物の組織内に、少なくとも生活環の一時期共生する真菌類。例えば *Neotyphodium* 属や *Epichloe* 属（いずれも子囊菌亜門、核菌綱、バツカクキン目、バツカクキン科）がこれに当たる。イネ科、ハンニチバナ科、ヒルガオ科、ブナ科、マツ科、モクマオウ科などの種子植物で内生菌との共生が知られている。植物は内生菌に栄養分を与える一方、これに感染した植物は、生長が良い、植食者に対して毒性を示す、干ばつに強いなどの性質をもつよ

うになる。ただし状況によっては内生菌が病原性を示したり、片利共生的にふるまうことがある。

特にイネ科植物と内生菌との関係は、イネ科の牧草に内生菌が共生していることが原因となって家畜が中毒を起こす場合があることからよく知られている。これは内生菌が産生するアルカロイドなどの二次代謝物の影響であり、これは植食性の脊椎動物や昆虫に対して明確な防御効果がある。最近では牧草の品種改良がすすみ、主要害虫に対しては毒性がある一方で、家畜に対しては無害の牧草－内生菌系統も育種されている。

もっともよく研究されているイネ科の牧草ヒロハノウシノケグサ (*Lolium arundinaceum*) では、内生菌 (*Neotyphodium coenophialum*) が、植物の地上部全体の細胞間隙に共生する。感染個体からの菌の伝搬は、種子をつうじての垂直感染のみで、水平感染は起こらない。したがって、この内生菌の進化は寄主植物集団の進化と連動している。しかし他の内生菌の中には、胞子が風などにより飛ぶことで水平感染する種もある。垂直感染するタイプの内生菌は基本的に有性生殖をおこなわないが、水平感染するものは有性生殖をおこなうものが多いことが知られている。

この植物－内生菌共生系の特徴として、他の多くの体内共生系とは異なり、内生菌なしでも自然状態で植物が生育可能である点があげられる。したがって、実験的に内生菌の有無を操作することによって、この共生関係が生態系に与える影響などについて評価することが可能となる。例えば、内生菌を共生させた場合、当該植物の競争力が高まる結果、資源の独占がおり、その地域の植物多様性が低下することが報告されている。また、同じく内生菌を共生させた場合、内生菌が作る防御物質の影響で、その地域一帯の植食者密度が下がることが示されている。このようなことから、この「見えない」共生者が、生態系の相互作用網に対して強い影響をおよぼしていることがわかってきた。さらに植物に対する植食者の食害圧が高い地域では、植物の防御が高まる方向へ、すなわち内生菌の感染率が高くなる方向への淘汰がはたらいていることも明らかになっている。このように、植物－内生菌系は体内相利共生の進化機構や共生者の存在が生態系に与えるインパクトを研究する上で絶好のモデル系として注目

[市野隆雄]