

■オジギソウ (*Mimosa Pudica L.*) における刺激特異的馴化の適応的意義：数理モデルを用いた解析

オジギソウ (*Mimosa Pudica L.*) における刺激特異的馴化の進化生態学的意義：数理モデルを用いた解析
Adaptive Significance of Stimulus-Specific Habituation in *Mimosa Pudica L.*: A Mathematical Modeling Approach

小松和滉 (Komatsu KAZUHIRO)

長野県諏訪清陵高等学校 2 年 (2nd year student at Suwa Seiryo High School, Nagano Prefecture, Japan)

筆者メールアドレス : komatsukazuhiro04[at]gmail.com

要旨 オジギソウ (*Mimosa Pudica L.*) は、機械的刺激に応答して葉を閉じる行動（接触傾性）を示す。この行動は昆虫による被食などに対する防御機構と考えられている。しかしながら自然界に存在する無数の無害な刺激（非傷害性刺激）に対して応答することは、エネルギーの損失につながる。そのためオジギソウは、非傷害性刺激に対して次第に接触傾性を遞減させる「馴化」という学習能力を持つ。本研究では、この刺激特異的な馴化が持つ適応的な意義を明らかにすることを目的とし、植物のエネルギー収支と馴化度の動態を記述する差分方程式モデルを構築した。モデルの理論解析とシミュレーションを行った結果、馴化は非傷害性刺激に対する不要な応答コストを効果的に抑制し、植物の長期的なエネルギー蓄積量（適応度）を正に保つ上で不可欠なことが明らかになった。

キーワード: オジギソウ, *Mimosa Pudica L.*, 馴化, 進化生態学, 数理モデル

1. Introduction

オジギソウ (*Mimosa Pudica L.*) は、マメ科に属する植物で、「Sensitive Plant」や「Shame Plant」という俗称の通り、機械的刺激に応答して葉を閉じる動作（以下、これを行動（Behavior）と呼ぶ）を示す。これは接触傾性（Thigmonasty）と呼ばれ、小葉が素早く折り畳まれて葉柄が垂れ下がる行動である（Braam 2005）。接触傾性には草食性昆虫による傷害（傷害性刺激¹）を軽減する防御機構としての適応的意義があると考えられている（Hagihara et al. 2022）。葉の閉鎖により、オジギソウは見かけの表面積を減少させて草食動物にとって視覚的に目立ちづらくなる。さらに、物理的な開閉や棘などの二次的な防御構造の露出が昆虫を忌避させると考えられている（Eisner 1981; Hagihara et al. 2022）。このように、接触傾性は傷害による組織損失の可能性を抑える適応的な行動反応として機能する。

しかし自然界において植物は、風雨や隣接する植物との偶発的な接触など、有害でない機械的刺激（非傷害性刺激²）にも暴露される。これらの非傷害性刺激に対して接触傾性を示すことは、イオン輸送や水ポテンシャル変化を伴う接触傾性に要する生理的コスト（Hagihara & Toyota 2020; Tran et al. 2021）および葉が閉じている間の光合成効率の低下（Bao et al. 2018）といった、無視できないエネルギーの損失を伴う。このような葉の閉鎖による防御効果とエネルギー保持との間のトレードオフのも

とで、刺激に対する応答戦略を最適化する機構として、オジギソウは非傷害性刺激に対して応答を遞減させる「馴化（Habituation）」という学習能力を持つ（Abramson Chicas-Mosier 2016; Applewhite 1972; Bose 1906; Gagliano et al. 2014; Goethem 2023; Kirkman 2025; Thompson & Spencer 1966; Wilhelm Pfeffer 1873）。この能力により、オジギソウは傷害性刺激に対する感受性を維持しつつ、日常的に遭遇する非傷害性刺激への不必要的防御反応を抑制することで、効率の良い行動反応を実現していると考えられる。

馴化は、繰り返される無害な刺激に対する応答の減衰として定義され、非連合学習（Non-Associative Learning）³ の最も基本的な形態の一つとして、中枢神経系を持つ動物に限らず広く観察される（Byrne & Hawkins 2015; Dissegna et al. 2021）。Kirkman (2025) は、オジギソウが Rankin et al. (2009) による馴化の 10 項目の定義のうち 3 項目を満たすと指摘している。この能力が、動物研究における馴化の厳密な定義に合致するかはさらなる検証が必要だが、オジギソウが反復する非傷害性刺激への応答を遞減させる能力を持つことは、先行研究で強く支持されている（Abramson & Chicas-Mosier 2016; Applewhite 1972; Gagliano et al. 2014）。

しかしながら、この能力が自然環境下において具体的にどのような進化生態学的な意義を持つのか、例えば生存率や繁殖成功にいかに貢献しているのかについては、「エネルギー消費の抑制」や「不必

¹ 植物体に構造的損傷をもたらす刺激。草食動物による被食や昆虫摂食などが該当する。オジギソウはこの刺激に対し馴化を示さない。

² 植物体に構造的損傷をもたらさない刺激。雨滴の衝撃、風搖動、隣接植物との接触などが該当する。オジギソウはこの刺激に対しては馴化し、反応を遞減させる。

³ 単一の様式の刺激の反復的または持続的な経験に基づき、刺激事象間の時間的近接性や随伴性といった連合形成を伴わずに生じる、比較的持続的な行動変容。最も基本的な学習形態の一つ。

要な反応の回避による生存有利性」といった定性的な議論に留まっている。そこで本研究は、非傷害性刺激への応答を抑制する「馴化」が、オジギソウにとっての適応度(本研究では最終的な資源蓄積量をその指標とする)をどの程度向上させるかを数理モデルにより評価することで、オジギソウにおける馴化の進化生態学的意義を定量的に理解することを目指す。

2. Model

2.1. モデルの定式化

本研究では、オジギソウにおける刺激特異的馴化の適応的意義をエネルギー収支の観点から評価するために、差分方程式によるモデルを構築した。そこでは、植物個体内のエネルギー量と、非傷害性刺激に対する馴化度の動態を記述する。モデルは離散時間ステップ(日単位)で進行し、各日 t について総エネルギー貯蔵量 $X(t)$ 、および同日の i 回目の非傷害性刺激後における馴化度 $Y_i(t)$ を記述する。

2.2. エネルギー収支の動態: $X(t)$

2.2.1. エネルギー収支の基本式

ある日 t の終了時点における合計エネルギー $X(t)$ は、前日 $t-1$ の終了時点の貯蔵量 $X(t-1)$ をもとに、以下のエネルギー収支式により更新される。

$$X(t) = X(t-1) + e - C_{ds} - C_{nds} \quad (2.1)$$

ここで、 e は光合成などによる1日のエネルギー獲得量である。また C_{ds} 、 C_{nds} はそれぞれ、傷害性刺激(Damage Stimuli)によるコスト(後述: 2.2.2. 傷害性刺激に対するコスト)、非傷害性刺激(Non-Damage Stimuli)によるコスト(後述: 2.2.3. 非傷害性刺激に対するコスト)である。

2.2.2. 傷害性刺激に対するコスト: C_{ds}

C_{ds} は傷害性刺激に関連したコストを表し、次式で定義される。

$$C_{ds} = n_{ds}[r_1(c_r + d_r) + (1 - r_1)d_n] \quad (2.2)$$

n_{ds} は1日あたりの傷害性刺激の発生回数である。 r_1 は傷害性刺激自体への反応確率($0 \leq r_1 \leq 1$)

である⁴。これは植物種ごとに固有の定数として扱う。 c_r および d_r はそれぞれ、刺激に接触傾性を示す場合における葉の運動コスト、および傷害性刺激によるダメージコスト⁵を示す。 d_n は傷害性刺激に接触傾性を示さない場合におけるダメージコストである($d_r < d_n$)⁶。

2.2.3. 非傷害性刺激に対するコスト: C_{nds}

C_{nds} は、ある日 t に受けける全 n_{nds} 回の非傷害性刺激に対する応答により生じるエネルギーコストである。繰り返しの刺激に対してオジギソウが反応を弱める馴化機構より、このコストは、刺激 i 回目時点での馴化度 $Y_i(t)$ に依存する(式2.4を参照)。

$$\begin{aligned} C_{nds} &= \sum_{i=1}^{n_{nds}} r_2[(1 - Y_i(t))c_r + Y_{max}(1 - Y_i(t))c_a] \\ &= r_2(c_r + Y_{max}c_a) \sum_{i=1}^{n_{nds}} (1 - Y_i(t)) \end{aligned} \quad (2.3)$$

ここで、 n_{nds} は1日あたりの非傷害性刺激の発生回数である。 r_2 は非傷害性刺激自体に対する応答確率($0 \leq r_2 \leq 1$)である⁷。また、 c_a は刺激に対して馴化する過程でかかるコストである。 $Y_i(t)$ は刺激に対する馴化度($0 \leq Y_i(t) \leq 1$)を表し、項 $(1 - Y_i(t))$ は応答の強度を記述する。すなわち、馴化度 $Y_i(t)$ が大きいほど、反応強度は減少し、その結果として反応コスト $(1 - Y_i(t))c_r$ と順応コスト $Y_{max}(1 - Y_i(t))c_a$ が減少する。

パラメータ Y_{max} は特定の植物種が持つうる馴化度の理論的な上限値、すなわち馴化能力のポテンシャルを示す。 $Y_{max} = 1$ の場合、植物は非傷害性刺激に対し完全に応答を停止する最大限の馴化能力を有する。 $0 < Y_{max} < 1$ の範囲では、範囲では、植物は馴化能力を有するものの応答抑制には上限があり、刺激への応答を完全に停止することはできない。また、 $Y_{max} = 0$ の場合は馴化能力を全く持たない。式(2.3)のコスト項 $Y_{max}(1 - Y_i(t))c_a$ において Y_{max} を乗じるのは、馴化能力がない場合にコストが一切発生せず($Y_{max} = 0$ で項全体がゼロ)、能力を持つ場合にはその大きさに応じたコストの上限を明示的に示すためである。馴化度 $Y_i(t)$ は後述の式(2.4)に基づいて応答ごとに上昇し、結果として応答強度とコストが低減する。

⁴ 傷害性刺激に対し生得的に反応する植物は $r_1 = 1$ 、傷害性刺激に対し反応を示さない一般的な種は $r_1 = 0$ とする。

⁵ 組織の欠失や細胞損傷、それらを修復するために要する代謝エネルギーの消費を含むコスト。

⁶ 接触傾性により傷害性刺激による植物体へのダメージが低減されると考えられるため。

⁷ 非傷害性刺激に対し生得的に反応するオジギソウなどの植物は $r_2 = 1$ 、傷害性刺激に対し反応を示さない一般的な植物は $r_2 = 0$ 。

2.3. 馴化度の変化: $Y_i(t)$, $Y_0(t)$

馴化度 $Y_i(t)$ は、日中の刺激に対する学習（馴化度の上昇）と、忘却（馴化度の下降）という 2 つのプロセスにより更新される。

2.3.1. 日中の馴化更新 : $Y_i(t)$

ある日 t において、 i 回目の非傷害性刺激 ($i = 1, 2, \dots, n_{nds}$) を受けた後の馴化度 $Y_i(t)$ は、 i 回目の刺激を受ける直前のレベル $Y_{i-1}(t)$ (ただし $Y_0(t)$ は t 日の初期馴化度) から、規則に従って更新される。

$$Y_i(t) = Y_{i-1}(t) + k(Y_{max} - Y_{i-1}(t)) \quad (2.4)$$

ここで k は馴化の学習率を示すパラメータ ($0 \leq k \leq 1$) である。この漸化式は、 $Y_0(t)$ を初期値として次のような一般解を持つ（付録 A）。

$$Y_i(t) = Y_{max} + (Y_0(t) - Y_{max})(1 - k)^i \quad (2.5)$$

また、式 (2.5) の動態は図 1 の通りである。

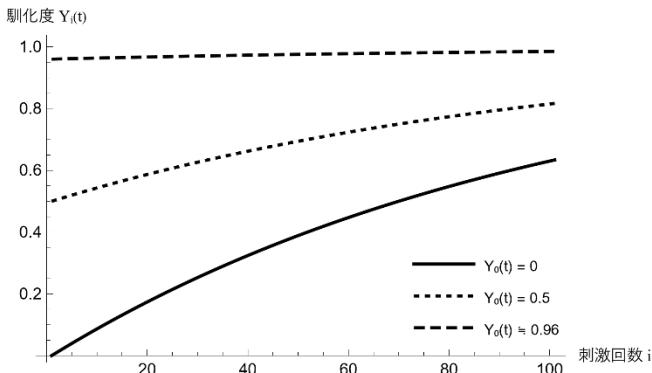


図 1 初期馴化度の違いによる刺激回数依存的な馴化度の変化

オジギソウの馴化度 $Y_i(t)$ を、異なる初期状態 $Y_0(t)$ において刺激回数 i に対してプロットした。馴化度は刺激回数とともに上昇し、理論上の最大馴化度 $Y_{max} = 1$ に漸近する。初期馴化度が小さいほど馴化度の上昇は顕著であり、同じ刺激回数に対してより強く馴化度の上昇が見られる。一方、初期馴化度が高い場合には応答の変化は小さく、早期に飽和する傾向がある。実線・点線・破線はそれぞれ、 $k = 0.01$ における $Y_0(t) = 0, 0.5, 0.96$ の動態をグラフに描画する。

2.3.2. 日間の馴化減衰: $Y_0(t)$

ある日 $t (t \geq 1)$ の開始時における初期馴化度 $Y_0(t)$ は、前日 $t-1$ の最終刺激 ($i = n_{nds}$) 後の馴化度 $Y_{n_{nds}}(t)$ から、一定量の減衰（忘却）を経る。これは以下のように記述される。

$$Y_0(t) = Y_{n_{nds}}(t-1) - l \quad (2.6)$$

ここで、 l は 1 日当たりの馴化度の減衰量を表す。ただし、馴化度 $Y_i(t)$ が負の値をとらないことを保証するため、($Y_{n_{nds}}(t-1) \geq l$) と仮定して解析を行う。式(2.5)を式(2.6)に代入することにより、 $Y_0(t)$ に関する漸化式が得られる。

$$Y_0(t) = [Y_{max} + (Y_0(t-1) - Y_{max})(1 - k)^{n_{nds}}] - l \quad (2.7)$$

2.4. パラメータ設定と評価

2.4.1. モデルパラメータ

本モデルで使用される主要なパラメータ、定義、基本となる値、および設定根拠の概要を表 1 に示す。これらの値は既存の文献報告、生物学的な妥当性の範囲などに基づいて設定された。

記号	説明	値	単位	設定根拠・参照
t	モデル内の時間ステップ	1,2,...,T	日	設定
T	シミュレーションの最終評価時点	365	日	設定
$Y_i(t)$	日 t における i 回目の刺激を受けた直後の馴化度	0 以上 1 以下	無次元	設定
$X(t)$	日 t までの総エネルギー量	実数	エネルギー単位	設定
e	1 日の光合成量	400	エネルギー単位	ベースラインとして仮定
Y_{max}	馴化度の最大値（飽和値）	1	無次元	設定
n_{ds}	1 日の傷害性刺激発生回数	5	回	環境条件に基づく仮定
n_{nds}	1 日の非傷害性刺激発生回数	100	回	環境条件に基づく仮定
c_r	刺激応答 1 回あたりのエネルギーコスト	30	エネルギー単位	仮定
c_a	馴化能力の維持に要するエネルギーコスト	5	エネルギー単位	仮定
d_r	傷害性刺激に反応した場合のダメージコスト	10	エネルギー単位	仮定

d_n	傷害性刺激に反応しなかった場合のダメージコスト	100	エネルギー単位	仮定
r_1	傷害性刺激に対する反応確率	1	無次元	設定
r_2	非傷害性刺激に対する反応確率	1	無次元	設定
k	馴化の学習率 (1 刺激あたりの変化率)	0.01	無次元	実験データへのフィッティング / (Gagliano et al., 2014)
l	1 日当たりの馴化度の減衰量	0.025	無次元	実験データへのフィッティング / (Gagliano et al., 2014)

表 1 モデルに用いる変数・パラメータの定義および設定値

2.4.2. 初期条件

すべての解析及びシミュレーションは、特に断りのない限り、初期状態 ($t = 1$) におけるエネルギー量と馴化度はともにゼロとおいた ($X(1) = Y_0(1) = 0$)。

2.4.3. 適応度

対象生物は一年生草本だと仮定し、個体が繁殖タイミング（時刻 T ）において保持している総エネルギー量 $X(T)$ の多寡により、個体の生涯繁殖成功（適応度）を評価した。

2.5. モデルの解析及びシミュレーション

2.5.1. 理論解析

平均刺激頻度 n_{ds} および n_{nds} が一定である条件下において、長期的な変化を理解するために、状態変数 $Y_i(t)$ および $X(T)$ （日 T の終了時点でのエネルギー量）の一般項を導出した。この導出においては、 $Y_0(t)$ に関する漸化式（式 2.7）を、前述の仮定 $Y_{n_{nds}}(t-1) \geq l$ の下で解き、その後、日々のエネルギー変化量 $X(T) - X(T-1)$ の $t = 1$ から T までの総和を計算した（式 3.11）。

2.5.2. シミュレーション

確率的な刺激条件下でのモデルの挙動を評価し、また理論解析から得られる近似の妥当性を検証するため、シミュレーションを実施した。シミュレー

ションは、プログラミング言語 Python (バージョン 3.13.0) と、科学技術計算ライブラリ NumPy (バージョン 2.1.3)、およびデータ解析ライブラリ Pandas (バージョン 2.2.3) を用いて実装された。

シミュレーションにおいては傷害性および非傷害性刺激の発生回数が確率的に変動するとした。具体的には、式(2.2)において植物ごとに固有の定数としたパラメータ n_i, n_d を、それぞれ独立なポアソン分布に従う確率変数として与え、ポアソン分布の平均を与えるパラメータは傷害性刺激については λ_i 、非傷害性刺激については λ_d とした。さらに、それらは理論解析における発生回数と同じだとした ($\lambda_i = n_i, \lambda_d = n_d$)。

以上の設定のもとで $T = 365$ 日間にわたるシミュレーションを行い、日々の状態変数 $X(t)$ および $Y_{n_{nds}}(t)$ （日 t における最後の刺激後の馴化度）について時系列データを記録した。確率的変動の影響を評価するため、各パラメータ設定に対して合計 $N = 10$ 回の独立したシミュレーションを実行し、得られた時系列データについて平均値を算出して解析および結果の図示に用いた。主要なシミュレーション結果は CSV 形式でファイルに出力し保存した。

3. Results

3.1. 馴化度の時間的変化

モデルより日 t の初期馴化度 $Y_0(t)$ は前日 $t-1$ の最終馴化度からの減衰により決まり、それ以降の馴化度 $Y_i(t)$ は日中の刺激による学習により規定される。ここで式(2.7)に表 1 の数値を代入し、 $R' = (1-k)^{n_{nds}} = (0.99)^{100}$ とすると（付録 B）、

$$Y_0(t) = R'Y_0(t-1) + (0.975 - R') \quad (3.1)$$

となる。このとき式(3.1)の平衡点を求めるため、 $Y_0(t) = Y_0(t-1) = \alpha'$ とおいて α' を求めると（付録 C）、

$$\alpha' = \frac{0.975 - R'}{1 - R'} \approx 0.9605$$

が得られる。

初期条件 $Y_0(0) = 0$ を使い、 $t \geq 1$ における $Y_0(t)$ の一般項を求めると（付録 D）、

$$Y_0(t) = \alpha'[1 - (R')^{t-1}] \quad (3.2)$$

と表される。式 (3.2) より $Y_0(t)$ は初期馴化度 $Y_0(0) =$

0から増加し、時間経過とともに $\alpha' \approx 0.9606$ へと漸近する。日中の馴化プロセスにおいて i 回目の刺激後の馴化度 $Y_i(t)$ は、その日の初期値 $Y_0(t)$ から始まり、学習率 $k = 0.01$ で刺激ごとに上昇する。式(2.5)より、

$$Y_i(t) = 1 + (Y_0(t) - 1)(0.99)^i \quad (3.3)$$

となり、 $Y_i(t)$ は刺激回数*i*の増加に伴い、1に漸近する。

日*t*の最終馴化度 $Y_{n_{nds}}(t)$ は、式(3.3)に*i* = n_{nds} = 100、式(3.2)を代入して、

$$Y_{n_{nds}}(t) = 1 + \{\alpha'[1 - (R')^{t-1}] - 1\}R' \quad (3.4)$$

シミュレーションでの各日の最終馴化度と $Y_{n_{nds}}(t)$ の理論式(式3.4)をグラフに描画すると以下の図2のようになる。

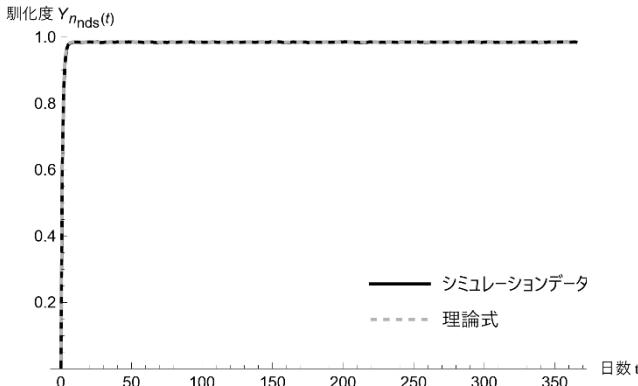


図2 最終馴化度のシミュレーションデータと理論式の比較

図2はオジギソウにおける非傷害性刺激に対する最終馴化度 $Y_{n_{nds}}(t)$ の時間変化を示す。シミュレーションデータ(黒実線)および理論式(灰色破線)を重ねて表示した。両者は刺激開始直後に急速に馴化度が上昇し、その後は理論上の飽和値(1.0)付近で安定する傾向を示した。理論式とシミュレーションデータとの間に大きな乖離は認められなかった。

3.2. エネルギー収量の時間的変化

日*T*の終了時点における総エネルギー量は、順応度 $Y_i(t)$ や刺激に対するコスト、光合成によって得られたエネルギーなどに依存する。式(2.1)に表1の値を代入すると(付録E)、

$$X(t) = X(t-1) + 200 - 35 \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) \quad (3.5)$$

日*t*の終了時点における総エネルギー量 $X(t)$ は、前日までのエネルギー量 $X(t-1)$ 、光合成量から傷害性刺激のダメージを引いた定数項、そして非傷害性刺激へ反応コストからなる。

このとき、式(3.5)に式(3.4)を代入すると(付録F)、

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = (1 - Y_0(t)) \sum_{i=1}^{100} (0.99)^i \quad (3.6)$$

ここで $\sum_{i=1}^{100} (0.99)^i$ は、初項 $a = 0.99$ 、公比 $r = 0.99$ 、項数 $n = 100$ の等比数列の和である。

よって、和の公式を用いて(付録G)、

$$\sum_{i=1}^{100} (0.99)^i = 99(1 - R') \quad (3.7)$$

また、 $1 - Y_0(t)$ について式(3.2)より(付録H)、

$$1 - Y_0(t) = \frac{0.025}{1 - R'} + \alpha'(R')^{t-1} \quad (3.8)$$

式(3.6)(3.7)(3.8)より(付録I)、

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = 2.475 + 99(0.975 - R')(R')^{t-1} \quad (3.9)$$

式(3.5)に式(3.9)を代入し、エネルギー $X(t)$ の階差を求める(付録J)、

$$X(t) - X(t-1) = 113.375 - 3465(0.975 - R')(R')^{t-1} \quad (3.10)$$

日*T*までのエネルギー変化 $X(T) - X(0)$ は、日々の変化を記述した式(3.10)を $t = 1$ から*T*まで足し合わせることで得られるため、

$$X(T) = X(0) + 113.375T - 3465\alpha'(1 - (R')^T)$$

最後に α', R' を代入すると(付録K)、

$$X(T) = X(0) + 113.375T - 3465 \left(\frac{0.975 - (0.99)^{100}}{1 - (0.99)^{100}} \right) (1 - ((0.99)^{100})^T) \quad (3.11)$$

シミュレーションでの各日の最終エネルギー量と $X(T)$ の理論式(式3.11)をグラフに描画すると以下の図3のようになる。

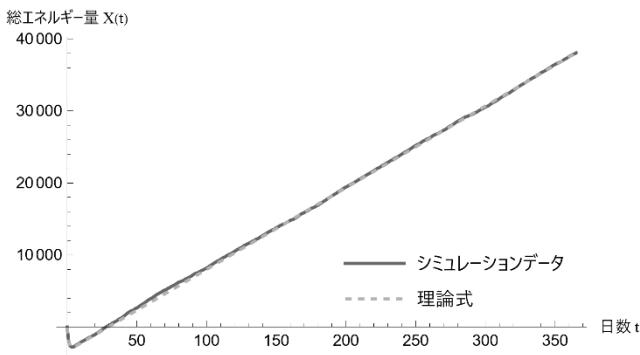


図 3 シミュレーションデータと理論式の総エネルギー量比較

刺激を繰り返した際の総エネルギー量の推移を、シミュレーションデータ（黒色実線）と理論式（灰色破線）で比較した。横軸は日数、縦軸はモデル内のエネルギー単位である。理論曲線は、エネルギー収支モデルおよび定数パラメータに基づき計算された。シミュレーションデータと理論式は一致した。

4. Discussion

本研究では、オジギソウ (*Mimosa Pudica L.*) の刺激に対する馴化の適応的意義を、エネルギー収支という観点から定量的に評価することを目的とし、数理モデルを構築・解析するとともに、シミュレーションとの比較を行った。

4.1. 進化生態学的意義とモデルの妥当性

本モデルの理論解析は、馴化がオジギソウにとってエネルギー的に有利な戦略であることを示した。馴化プロセスを通じて、植物は無害な繰り返し刺激に対する応答コストを効果的に低減することができ、結果として長期的には正のエネルギー収支を達成することが可能となる（結果 3.2., 式 3.11）。具体的には、馴化初期には応答コストが高いためにエネルギー蓄積が抑制されるものの、馴化が進行し馴化度 $Y_0(t)$ が飽和値 α' に近づくにつれて、日々のエネルギー増加量は一定値（本研究のパラメータ設定下では約 113.375 エネルギー単位/日）へと収束する。このことは、馴化が限りあるエネルギーを効率的に利用するための重要なメカニズムであることを示唆している。

理論モデルから得られたエネルギー貯蔵量および最終馴化度の時間的推移の予測は、シミュレーションデータの傾向と一致した。これは、本モデルがオジギソウの馴化とそれに伴うエネルギー動態の基本的な側面を適切に捉えていることを支持するものである。

4.2 確率的変動の意義とモデルの単純化

一方で、理論解析とシミュレーションデータの間には、特に短期的な変動において差異が見られた（結果 3.2.、図 2）。シミュレーションデータに見られるエネルギー量の揺らぎは、理論モデルでは定数として扱っている刺激発生回数 (n_{ds}, n_{nds}) が、シミュレーションにおいてはポアソン分布に従う確率変数として扱っていることに起因すると考えられる。

本モデルは、馴化の進化生態学的意義を明らかにするための第一歩として、いくつかの単純化された仮定に基づいている。例えば、日々のエネルギー獲得量 e は一定とし、植物の成長（例：葉面積の増加に伴う光合成量の変化）やサイズ、齢、季節性といった要因は考慮していない。また、馴化の学習率 k や記憶減衰量 l も固定値としたが、これらは環境条件や植物の生理状態によって変動しうる複雑なパラメータである。これらの単純化は、モデルの基本的な振る舞いを理解するためには有効であったが、現実のオジギソウが直面するより複雑な状況を完全に再現するには限界がある。

4.3 今後の展望と研究の発展性

本研究で提示したモデルは、いくつかの方向に発展させることが可能である。第一に環境要因のモデルへの組み込みである。季節による日照時間や気温、1日当たりの刺激数の変動などのパラメータを導入し、 $X(t)$ や $Y_i(t)$ への影響を定量的に評価することで、より現実的な環境変動下での馴化戦略の有効性を評価できるだろう。

第二に植物の成長モデルとの統合である。エネルギー貯蔵量 $X(T)$ を成長（バイオマス増加）や繁殖といった適応度と直接関連する要素に分配するルールを導入することで、異なる馴化戦略が植物の生活史を通じてどのような適応的意義をもたらすかをより深く理解できる。これにより、例えば「学習が速いがコストもかかる戦略」と「学習は遅いが低コストな戦略」の適応度の比較が可能になると期待できる。

5. Conclusion

本研究では、オジギソウ (*Mimosa Pudica L.*) が示す刺激特異的馴化の適応的意義を、エネルギー収支の観点から評価することを目的とし、数理モデルの構築と解析を行った。理論解析およびシミュレーションデータとの比較を通じて、以下の主要な結論が得られた。

第一に、本モデルはオジギソウの馴化が、無害な

刺激に対する不必要的エネルギー消費を効果的に抑制し、植物の長期的なエネルギー収支を正に保つ上で極めて重要な役割を果たすことを示した。オジギソウの馴化は、馴化能力を持たない場合に比べて、エネルギー効率を大幅に改善し持続的なエネルギー蓄積を可能にする。

第二に、馴化度の日々の動態（初期馴化度 $Y_0(t)$ および日中最終馴化度 $Y_{n_{nds}}(t)$ ）と、総エネルギー貯蔵量 $X(t)$ の時間的推移に関する一般項を導出した。これにより、馴化の進行とエネルギー蓄積の間の複雑なフィードバック関係を含む、モデルの長期的な振る舞いを理論的に予測することが可能となった。特に、エネルギー貯蔵量は初期の馴化過程を反映した非線形な増加の後、長期的には一定の割合での直線的な増加に漸近することが示された。

総括すると、本研究で開発・解析した数理モデルは、オジギソウの馴化行動がエネルギーという普遍的な資源の効率的利用を通じて、その生存と成長に有利に働く適応戦略であることを支持するものである。本成果は、植物における学習様行動の生態学的および進化学的理解を深めるための一助となる。今後は、本モデルを基盤とし、より多様な環境要因や生物間相互作用、さらには植物の成長や繁殖といった適応度と直結する要素を組み込むことで、自然選択下における馴化戦略の最適性や多様性に関するより深い洞察が得られることが期待される。

Acknowledgments

研究を遂行するにあたり、埼玉医科大学医学研究センター助教の別所和博先生には、メンターとして数学や数理生物学の基礎から応用まで、懇切丁寧なご指導を賜りました。また、本論文の執筆におきましても、終始大変丁寧かつ的確なご助言を賜り、研究を深める上で不可欠なご支援をいただきました。

さらに、N 高等学校研究部からは、研究費をはじめとする手厚いご支援を賜りました。これにより、研究活動に専念できる環境を整えることができ、本研究をスムーズに推進することができました。

ここに記して、心より感謝申し上げます。

References

- [1] Abramson, C. I., & Chicas-Mosier, A. M. (2016). Learning in plants: Lessons from *Mimosa pudica*. *Frontiers in Psychology*, 7(MAR), 189667.

<https://doi.org/10.3389/FPSYG.2016.00417/BIBTEX>

- [2] Applewhite, P. B. (1972). Behavioral plasticity in the sensitive plant, *Mimosa*. *Behavioral Biology*, 7(1), 47–53. [https://doi.org/10.1016/S0091-6773\(72\)80187-1](https://doi.org/10.1016/S0091-6773(72)80187-1)
- [3] Bao, T., Roy, G., & Cahill, J. F. (2018). Photosynthetic opportunity cost and energetic cost of a rapid leaf closure behavior in *Mimosa pudica*. *American Journal of Botany*, 105(9), 1491–1498. <https://doi.org/10.1002/AJB2.1154>,
- [4] Bose, J. C. (1906). *Plant response as a means of physiological investigation* : (Vol. 836). Internet Archive. https://archive.org/details/plantresponseasm00bose_uoft
- [5] Braam, J. (2005). In touch: Plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist*, 165(2), 373–389. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2004.01263.X>
- [6] Byrne, J. H., & Hawkins, R. D. (2015). Nonassociative Learning in Invertebrates. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(5), a021675. <https://doi.org/10.1101/CSHPERSPECT.A021675>
- [7] Dissegna, A., Turatto, M., & Chiandetti, C. (2021). Context-Specific Habituation: A Review. *Animals* 2021, Vol. 11, Page 1767, 11(6), 1767. <https://doi.org/10.3390/ANI11061767>
- [8] Eisner, T. (1981). Leaf folding in a sensitive plant: A defensive thorn-exposure mechanism? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78(1), 402–404. <https://doi.org/10.1073/PNAS.78.1.402>
- [9] Gagliano, M., Renton, M., Depczynski, M., & Mancuso, S. (2014). Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 175(1), 63–72. <https://doi.org/10.1007/S00442-013-2873-7/METRICS>
- [10] Goethem, A. Van. (2023). *Can plants learn? Habituation in Mimosa pudica*. https://libstore.ugent.be/fulltxt/RUG01/003/213/775/RUG01-003213775_2024_0001_AC.pdf
- [11] Hagihara, T., Mano, H., Miura, T., Hasebe, M., & Toyota, M. (2022). Calcium-mediated rapid movements defend against herbivorous insects in *Mimosa pudica*. *Nature Communications*, 13(1).

- <https://doi.org/10.1038/S41467-022-34106-X>
- [12] Hagihara, T., & Toyota, M. (2020). Mechanical Signaling in the Sensitive Plant *Mimosa pudica L.* *Plants* 2020, Vol. 9, Page 587, 9(5), 587. <https://doi.org/10.3390/PLANTS9050587>
- [13] Kirkman, C. (2025). *A Study of Habituation Behavior and Pavlovian Conditioning in the "Mimosa pudica" Plant.* <https://doi.org/10.23668/PSYCHARCHIVES.16174>
- [14] Rankin, C. H., Abrams, T., Barry, R. J., Bhatnagar, S., Clayton, D. F., Colombo, J., Coppola, G., Geyer, M. A., Glanzman, D. L., Marsland, S., McSweeney, F. K., Wilson, D. A., Wu, C. F., & Thompson, R. F. (2009). Habituation revisited: an updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(2), 135–138. <https://doi.org/10.1016/J.NL.2008.09.012>
- [15] Thompson, R. F., & Spencer, W. A. (1966). Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychological Review*, 73(1), 16–43. <https://doi.org/10.1037/H0022681>
- [16] Tran, D., Petitjean, H., Chebli, Y., Geitmann, A., & Sharif-Naeini, R. (2021). Mechanosensitive ion channels contribute to mechanically evoked rapid leaflet movement in *Mimosa pudica*. *Plant Physiology*, 187(3), 1704–1712. <https://doi.org/10.1093/PLPHYS/KIAB333>
- [17] Wilhelm Pfeffer. (1873). *Physiologische Untersuchungen* (Vol. 238). Internet Archive. <https://archive.org/details/physiologischeu03pfeffgog/page/n13/mode/2up>

付録

A. 式(2.4)から式(2.5)の導出

$$Y_i(t) = Y_{i-1}(t) + k(Y_{max} - Y_{i-1}(t)) \quad (2.4)$$

$$Y_i(t) = Y_{max} + (Y_0(t) - Y_{max})(1 - k)^i \quad (2.5)$$

式(2.4)より、

$$\begin{aligned} Y_i(t) &= Y_{i-1}(t) + kY_{max} - kY_{i-1}(t) \\ &= (1 - k)Y_{i-1}(t) + k(Y_{max}) \end{aligned}$$

ここで

$$D_i = Y_{max} - Y_i(t)$$

とすると、 $Y_i(t) = Y_{max} - D_i$ より $Y_{i-1}(t) = Y_{max} - D_{i-1}$ となるため、

$$\begin{aligned} Y_{max} - D_i &= (1 - k)(Y_{max} - D_{i-1}) + kY_{max} \\ &= (1 - k)Y_{max} - (1 - k)D_{i-1} + kY_{max} \\ &= Y_{max} - kY_{max} - (1 - k)D_{i-1} + kY_{max} \\ &= Y_{max} - (1 - k)D_{i-1} \end{aligned}$$

両辺から Y_{max} を引くと、

$$-D_i = -(1 - k)D_{i-1}$$

$$D_i = (1 - k)D_{i-1}$$

これは D_i に関する等比数列の漸化式。初項は $D_0 = Y_{max} - Y_0(t)$ 、公比は $(1 - k)$ 。漸化式を解くと、

$$D_i = (1 - k)^i D_0 = (1 - k)^i (Y_{max} - Y_0(t))$$

$Y_i(t) = Y_{max} - D_i$ のため、

$$\begin{aligned} Y_i(t) &= Y_{max} - (1 - k)^i (Y_{max} - Y_0(t)) \\ &= Y_{max} + (Y_0(t) - Y_{max})(1 - k)^i \end{aligned} \quad (2.5)$$

B. 式(2.7)から式(3.1)の導出

$$Y_0(t) = [Y_{max} + (Y_0(t) - Y_{max})(1 - k)^{n_{nds}}] - l \quad (2.7)$$

$$Y_0(t) = R' Y_0(t-1) + (0.975 - R') \quad (3.1)$$

式(2.7)に表 1 の値 $Y_{max} = 1, k = 0.01, n_d = 100, l = 0.025$ を代入すると、

$$\begin{aligned} Y_0(t) &= [1 + (Y_0(t-1) - 1)(1 - 0.01)^{100}] - 0.025 \\ &= 1 + (Y_0(t-1) - 1)(0.99)^{100} - 0.025 \end{aligned}$$

ここで $R' = (0.99)^{100}$ とすると、

$$\begin{aligned} Y_0(t) &= [1 + (Y_0(t-1) - 1)R' - 0.025] \\ &= R' Y_0(t-1) + (0.975 - R') \end{aligned} \quad (3.1)$$

C. 式(3.1)から α' の導出 (式(3.1)の平衡点)

$$Y_0(t) = R' Y_0(t-1) + (0.975 - R') \quad (3.1)$$

これは t に関する線形漸化式 ($Y_t = pY_{t-1} + q$ の形) であるから、特性方程式 ($\alpha' = p\alpha' + q$) を解くと、不動点 (α') が求まる。

$$\begin{aligned} \alpha' &= R' \alpha' + (0.975 - R') \\ \alpha'(1 - R') &= 0.975 - R' \\ \alpha' &= \frac{0.975 - R'}{1 - R'} \end{aligned}$$

D. 式(3.1)から式(3.2)の導出

$$Y_0(t) = R' Y_0(t-1) + (0.975 - R') \quad (3.1)$$

$$Y_0(t) = \alpha' [1 - (R')^{t-1}] \quad (3.2)$$

式(3.1)から $\alpha' = R' \alpha' + (0.975 - R')$ を引く。

$$\begin{aligned} Y_0(t) - \alpha' &= (R' Y_0(t-1) + (0.975 - R')) - (R' \alpha' + (0.975 - R')) \\ &= R' Y_0(t-1) - R' \alpha' \\ &= R' (Y_0(t-1) - \alpha') \end{aligned}$$

このとき、 $Y_0(t) - \alpha'$ は初項 $a = Y_0(1) - \alpha'$ 、公比 $r = R'$ の等比数列。
一般項は、

$$Y_0(t) - \alpha' = (Y_0(1) - \alpha')(R')^{t-1}$$

$Y_0(1) = 0$ であるから、

$$\begin{aligned} Y_0(t) &= \alpha' + (0 - \alpha')(R')^{t-1} \\ &= \alpha'[1 - (R')^{t-1}] \end{aligned} \quad (3.2)$$

E. 式(2.1)(2.2)(2.3)から式(3.5)の導出

$$X(t) = X(t-1) + e - C_{ds} - C_{nds} \quad (2.1)$$

$$C_{ds} = n_{ds}[r_1(c_r + d_r) + (1 - r_1)d_n] \quad (2.2)$$

$$C_{nds} = r_2(c_r + Y_{max}c_a) \sum_{i=1}^{n_{nds}} (1 - Y_i(t)) \quad (2.3)$$

$$X(t) = X(t-1) + 200 - 35 \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) \quad (3.5)$$

式(2.1)(2.2)(2.3)より、

$$\begin{aligned} X(t) &= X(t-1) + 400 - 5[1(30 + 10) + (1 - 1)100] - 1 \times \sum_{i=1}^{100} [(1 - Y_i(t))30 + 1(1 - Y_i(t))5] \\ &= X(t-1) + 400 - 5(40 + 0) - \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t))(30 + 5) \\ &= X(t-1) + 400 - 200 - 35 \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) \\ &= X(t-1) + 200 - 35 \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) \end{aligned} \quad (3.5)$$

F. 式(3.4)(3.5)から式(3.6)の導出

$$Y_{n_{nds}}(t) = 1 + \{\alpha'[1 - (R')^{t-1}] - 1\}R' \quad (3.4)$$

$$X(t) = X(t-1) + 200 - 35 \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) \quad (3.5)$$

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = (1 - Y_0(t)) \sum_{i=1}^{100} (0.99)^i \quad (3.6)$$

式(3.5)の右辺の第3項に式(3.4)を代入すると、

$$\begin{aligned} 1 - Y_i(t) &= 1 - [1 + (Y_0(t) - 1)(0.99)^i] \\ &= (1 - Y_0(t))(0.99)^i \end{aligned}$$

よって、

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) &= \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_0(t))(0.99)^i \\ &= (1 - Y_0(t)) \sum_{i=1}^{100} (0.99)^i \end{aligned} \quad (3.6)$$

G. 式(3.6)から式(3.7)の導出

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = (1 - Y_0(t)) \sum_{i=1}^{100} (0.99)^i \quad (3.6)$$

$$\sum_{i=1}^{100} (0.99)^i = \frac{0.99(1 - (0.99)^{100})}{1 - 0.99} = 99(1 - R') \quad (3.7)$$

式(3.6)より、 $\sum_{i=1}^{100} (0.99)^i$ は初項 $a = 0.99$ 、公比 $r = 0.99$ 、項数 $n = 100$ の等比数列の和。

よって、

$$\sum_{i=1}^{100} (0.99)^i = \frac{0.99(1 - (0.99)^{100})}{1 - 0.99} = 99(1 - R') \quad (3.7)$$

H. 式(3.2)から式(3.8)の導出

$$Y_0(t) = \alpha' [1 - (R')^{t-1}] \quad (3.2)$$

$$1 - Y_0(t) = \frac{0.025}{1 - R'} + \alpha' (R')^{t-1} \quad (3.8)$$

$1 - Y_0(t)$ に式(3.2)を代入すると、

$$\begin{aligned} 1 - Y_0(t) &= 1 - \alpha' (1 - R'^{t-1}) \\ &= 1 - \alpha' + \alpha' R'^{t-1} \\ &= 1 - \frac{0.975 - R'}{1 - R'} + \frac{0.975 - R'}{1 - R'} R'^{t-1} \\ &= \frac{1 \times (1 - R')}{1 - R'} - \frac{0.975 - R'}{1 - R'} + \frac{0.975 - R'}{1 - R'} R'^{t-1} \\ &= \frac{0.025}{1 - R'} + \frac{0.975 - R'}{1 - R'} R'^{t-1} \\ &= \frac{0.025}{1 - R'} + \alpha' R'^{t-1} \end{aligned} \quad (3.8)$$

I. 式(3.6)(3.7)(3.8)から式(3.9)の導出

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = (1 - Y_0(t)) \sum_{i=1}^{100} (0.99)^i \quad (3.6)$$

$$\sum_{i=1}^{100} (0.99)^i = 99(1 - R') \quad (3.7)$$

$$1 - Y_0(t) = \frac{0.025}{1 - R'} + \alpha'(R')^{t-1} \quad (3.8)$$

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = 2.475 + 99(0.975 - R')(R')^{t-1} \quad (3.9)$$

式(3.6)に式(3.7)を代入すると、

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) &= \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_0(t))(0.99)^i \\ &= (1 - Y_0(t)) \sum_{i=1}^{100} (0.99)^i \\ &= \left[\frac{0.025}{1 - R'} + \frac{0.975 - R'}{1 - R'} R'^{t-1} \right] \times 99(1 - R') \\ &= 99(1 - R') \times \frac{0.025}{1 - R'} + 99(1 - R') \times \left(\frac{0.975 - R'}{1 - R'} \right) R'^{t-1} \\ &= 99 \times 0.025 + 99(0.975 - R') R'^{t-1} \\ &= 2.475 + 99(0.975 - R') R'^{t-1} \end{aligned} \quad (3.9)$$

J. 式(3.5)(3.9)から式(3.10)の導出

$$X(t) = X(t-1) + 200 - 35 \sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) \quad (3.5)$$

$$\sum_{i=1}^{100} (1 - Y_i(t)) = 2.475 + 99(0.975 - R')(R')^{t-1} \quad (3.9)$$

$$X(t) - X(t-1) = 113.375 - 3465(0.975 - R')(R')^{t-1} \quad (3.10)$$

式(3.5)に式(3.9)を代入すると、

$$\begin{aligned} X(t) - X(t-1) &= 200 - 35[2.475 + 99(0.975 - R')(R')^{t-1}] \\ &= 113.375 - 3465(0.975 - R')(R')^{t-1} \end{aligned} \quad (3.10)$$

K. 式(3.10)から式(3.11)の導出

$$X(t) - X(t-1) = 113.375 - 3465(0.975 - R')(R')^{t-1} \quad (3.10)$$

$$X(T) = X(0) + 113.375T - 3465 \left(\frac{0.975 - (0.99)^{100}}{1 - (0.99)^{100}} \right) (1 - ((0.99)^{100})^T) \quad (3.11)$$

$\sum_{t=1}^T R'^{t-1}$ は初項 $a = 1$, 公比 $r = R'$, 項数 $n = T$ の等比数列の和。

よって、

$$\sum_{t=1}^T (R')^{t-1} = \frac{1 - (R')^T}{1 - R'}$$

よって、

$$\begin{aligned} X(T) - X(0) &= 113.375T - 3465(0.975 - R') \sum_{t=1}^T (R')^{t-1} \\ &= 113.375T - 3465(0.975 - R') \left(\frac{1 - (R')^T}{1 - R'} \right) \end{aligned}$$

よって、 $R' = (0.99)^{100}$ を代入すると、

$$\begin{aligned} X(T) &= X(0) + 113.375T - 3465 \left(\frac{0.975 - R'}{1 - R'} \right) (1 - (R')^T) \\ &= X(0) + 113.375T - 3465(0.975 - (0.99)^{100}) \\ &= X(0) + 113.375T - 3465 \left(\frac{0.975 - (0.99)^{100}}{1 - (0.99)^{100}} \right) (1 - (0.99)^{100T}) \end{aligned} \quad (3.11)$$