

成長と繁殖のスケジュールを適応戦略とみて

九大理生物 巖佐 庸 (Iwasa, Yoh)

Abstract: Optimization models are very useful in describing the adaptation of plants and animals in various aspects, including behavior, growth, physiology, and morphology. Here I illustrate the assumptions underlying the use of optimization models, and explain the biologically intuitive meanings of several concepts and techniques of dynamic optimization. I illustrate the use of optimization models in the study of plant growth by four examples: (1) plants producing two types of seeds, (2) timing of reproduction of annual, and shoot/root balance, (3) growth over multiple seasons, and (4) the plasticity of growth schedule in a stochastically changing environment.

生物が与えられた制約のなかで精いっぱい工夫をして生きているということはだれしも納得のいく見方であるが、つい最近まではそのような素人考えに近いものは学問の対象とはならないと思われていた。適応性にもとづく仮説を最適化モデルとして数学的に定式化し、具体的な予測を導き、次にそれらを実験的研究や種間の比較によって検証し、モデルがまとを得たものかどうか調べるというふうには、適応戦略という考えにもとづいて生態学の研究が進められるようになったのは、ここ15年ほどのことである。最適化の根拠が自然淘汰にもとづく進化に求められるので、この分野は進化生態学と言われることがある。

ここではとくに植物の成長に関する話題、種子の2型・開花のタイミング・地上部/地下部の比率・1回繁殖と多数回繁殖・成長の可塑性などをとりあげ、最適化モデルを使う際の基礎となる考え方、および制御工学で発展してきた動的最適化の数学的技法がもつ生物学的意味について説明する。

### § 1 2種類の種子を生産する植物 : 最も簡単な資源分配

資源の最適分配という考え方は植物の生活を理解する上に大変有効である。最も簡単な資源分配モデルとして、2種類の種子を生産する植物を考えてみよう。

砂漠の1年草には地下部に果実をもつものがある。それらの種子から作られる幼植物は親のすぐ近くにとどまるので、安全だが互いに強く競争する。そのため、非散布型の種子を生産することによる親の繁殖成功度は、投資した物質の量とともに増加はするものの飽和することになる。これに対して、地上部につくられる果実でできた散布型の種子は競争が少ないので、親にとっての繁殖成功は投資量にはほぼ比例して増大する。

このような状況で親にとっては、限られた資源を使ってどちらのタイプの種子をつくるのが、もしくはどのような比率で両方をつくるのが有利であろうか？ 1年生植物なので、つくった種子以外は枯れてしまう。

この問題は、非散布型種子への投資を $x$ 、散布型種子への投資を $y$ として、それらの合計が総量 $R$ に等しいという制約  $x+y=R$  のもとで成功度を最大にするという最適化問題

$$\phi = f(x) + a y \longrightarrow \text{最大} \quad (1.1)$$

として表される。この答えは

$$\begin{cases} x^* = R, & y^* = 0 & R < r^* \text{ のとき} \\ x^* = r^*, & y^* = R - r^* & R > r^* \text{ のとき} \end{cases} \quad (1.2)$$

である。ここで臨界サイズ $r^*$ は $f'(r^*)=a$ を満たす値である。これから、親のサイズによって2種類の種子の生産比率は大きく違ってくることが予測される。親が小さくて繁殖に用いられる資源 $R$ が $r^*$ よりも小さいときには、そのすべてを安全な非散布型種子の生産に用いて散布型種子はつukらないのがよい。これに対して大きな植物は散布型種子も生産し、親のサイズとともにその数が増大する。このとき非散布型種子の生産量はあまり変化しないはずである。

このような最適解の予測は、実際の砂漠の1年草などで観察されていることによく当てはまる。そのことから、観測されている植物の2種類の種子の生産の仕方は植物がもっとも効率のよい挙動を選んだものではないかと考えるのである。

それでは、現実の植物が適応的な振舞いをすると考えるのは、いったいどのような根拠にもとづくのだろうか？ それは、現実にみられる秩序の背景に、それ

をもたらした進化というダイナミックなプロセスを考えることによって理解するということである。

集団の中にはさまざまな比率で2種類の種子を生産する植物が混ざっていたと考えよう。この比率は遺伝するとしよう。効率の良い比率で生産した植物はより多くの子供を残すので、次の世代には、適応的な挙動を示すものの比率が増える。1世代ではごくわずかな変化でも、効果が積み重なるために多数の世代のあとには集団は効率的な資源分配を行える個体ばかりが占めるようになるだろう。これを自然淘汰という。進化という大変長い時間の間には、さまざまな挙動を個体にとらせる遺伝子が集団に現れては消滅し、たまには広がってもとのものと置き換わることが繰り返される。その結果、現在の集団に見られるのは、与えられた環境の中でもっとも適応的な行動をとれるような植物ばかりであるに違いない、と考えるのである。

以上の議論から、最適化モデルを適用する際の注意点がいくつか導かれる。まず第1に、このように、自然淘汰にもとづく進化が適応戦略の基礎であることから、生物の適応の尺度は、樹木の高さとか光合成の総量などではなく、繁殖の成功度、より正確には「生涯を通じての繁殖成功度」であることがわかる。そして、種子の生産に限らず、栄養器官の成長、移動、休眠、餌の探索、防衛など多様な生命活動のすべてが、最終的には繁殖成功度に貢献するための手段として形成されたものと見なされることになる。

第2に、考えている形質がある程度は遺伝することが必要である。もし生まれてきた環境で完全に決まるものならば、適応的な挙動をとれたといっても次の世代には伝わらないので進化できないからである。

しかしこのことは、形質が遺伝的に固定していることとは違う。先の簡単なモデルでも、たまたま悪い環境にいた植物は小さくて非散布型種子だけをつくり、良い環境で大きく育った植物は多数の散布型種子をつくるというふうに、生育環境に応じて2種類の種子の生産比率を違えないと、適応的な成長ができないのである。たまたま出会って環境や自分の内部状態、さらには将来の変化を推測させる手がかりといったものに応答して、成長・繁殖の仕方を変えることが必要で、その応答のやり方に遺伝的な基礎があって進化が生じるものと考えるのである。だから環境によって発現の仕方が大きく左右されるような生物の形質についても、

適応戦略の考え方は有効に使えるのである。

適応戦略の議論をすると、生物の挙動について損得やコストと利益など経済的概念がよく用いられる。しかし、生物自身がそのように意識して損得を計算していると考えているわけではない。行動や形態・生理などに遺伝的な基礎があり、それに対して自然淘汰が働く結果、効率のよい行動を個体にとらせるような遺伝子の組合せが残ってきたと考えているだけなのだ。

## § 2 1年生植物の開花のタイミング：限界価値のダイナミックス

植物は、日々光合成によって得た物質を、葉や根・茎・花・果実などの器官に分配しながら成長し繁殖をする。野外にはさまざまな成長・繁殖のスケジュールをもつ植物が生育しているが、それぞれどのような環境で適応的なのだろうか？

ここでは、1年生草本について考えてみよう。典型的なものは、春に種子から発芽して葉を展開し、その後、光合成をしながら次第に成長して、秋には花を咲かせ実をつけて種子を残す。光合成の速度は、葉や枝・根など光合成器官のサイズとともに増大する。かといって、いつまでも栄養器官の成長ばかり続けても、それらは生育期間の終わりには失われてしまう。自ら種子を作るとか、花を咲かせて他個体の作る種子を受粉させるといった繁殖の成果だけが次世代に寄与することができる。光合成によって得た物質を分配するのに、繁殖活動と栄養器官成長との間で、また多数の栄養器官の間で、どのようなスケジュールで分配するのが効率的だろうか？

さらにここでは、光合成を行う栄養器官のサイズを、地上部 $x_1$ と地下部 $x_2$ との2変数で表してみる。tまでになされた繁殖活動（花や果実を生産し維持する）の総量を $y(t)$ とする。光合成産物をさまざまな器官に分配する比率は、一般には時間tによって変化する。各部の成長および繁殖活動は

$$dx_1/dt = u_1(t)g(x_1, x_2) \quad (2.1a)$$

$$dx_2/dt = u_2(t)g(x_1, x_2) \quad (2.1b)$$

$$dy/dt = u_0(t)g(x_1, x_2) \quad (2.1c)$$

となる。ここで、純光合成速度 $g(x_1, x_2)$ は光合成で得た物質から呼吸による損失を差し引いた純光合成の1日あたりの速度で、地上部 $x_1$ と地下部 $x_2$ とともに増加し飽和するような関数として

$$g(x_1, x_2) = 1/\{a/Lx_1^b + c/Wx_2^d\} \quad (2.2)$$

を選んでみよう (Iwasa and Roughgarden, 1984)。ここで、 $L$ は地上部での光の強さ、 $W$ は土壌の含水量を示す。光合成によって物質を生産することは葉で行われ、茎や枝は葉を重ねないように配置して光環境を改善する。だから光合成速度は地上部のサイズとともに増大する。一方で根は水分や栄養塩類の取り込みの働きをしているが、もし根の働きが不十分だと水分の損失を抑えるために葉の気孔が閉じられ、原料である  $CO_2$  が光合成組織に到達しなくなるので光合成速度が落ちる。よって、大きな地下部を持つことも光合成速度を改善するのに役立つ。

生育期間のはじめには種子に蓄えられていた資源で葉や根をつくり、生育期間の長さ  $T$  は物理的環境によって決められているとする。さまざまな成長スケジュールが考えられる。たとえば、まずいくらかの花を咲かせてから葉や根を広げ最後に実をつけるとか、栄養器官を成長させてから最後に繁殖を行う、もしくはほぼ一定の率で栄養器官と繁殖器官へ投資し続けるなどである。これらの成長スケジュールは、分配率を  $\sum_i u_i = 1$  を満たし  $0 \leq u_i(t) \leq 1$  の範囲で変えることによって表現

することができる。では、1年を通じての繁殖活動の総量を最大にする最も効率の良い成長戦略はどのようなものであろうか？

$$\phi = y(T) \longrightarrow \text{最大} \quad (2.3)$$

このように問題を定式化すると、制御理論の技法を用いて解くことができる。最適成長スケジュールは、成長期の前半には栄養成長に徹して繁殖活動を行わず、ある時点  $t = t_s$  で繁殖成長へとスイッチし、そのあとでは光合成産物のすべてを花や実などの繁殖活動に用いるものである。このような栄養成長から繁殖成長への明確なスイッチは、実際の植物でよく見られるものである。

さて、この繁殖開始の最適タイミングは環境によって左右される。光・栄養塩類・水などの資源が十分に得られる生産的な環境では、生育期間のかなり遅くまで葉を作り続けて大きな栄養器官を持つのが効率的である。逆に暗い林床や栄養塩類の不足する環境では生産速度が低いので早い時期に繁殖成長に入る必要がある。これらの予測は野外で観察されるパターンにも良く合っている。

上記のように与えられた動的最適化問題は、ポントリャーギンの最大原理を用いて次のような手順で解くことができる。まず微分方程式 (2.1) の3変数に対応し

て3つの補助変数  $\lambda_{x_1}(t)$  と  $\lambda_{x_2}(t)$ ,  $\lambda_y(t)$  を時間  $t$  の関数として考える。これらを用いてハミルトニアンと呼ばれる次のような関数を書き下す。

$$H(x_1, x_2, y, \lambda_{x_1}, \lambda_{x_2}, \lambda_y, u) = [u_1(t)\lambda_{x_1} + u_2(t)\lambda_{x_2} + u_0(t)\lambda_y]g(x_1, x_2)$$

これは、(2.1)で与えられる3変数の増加速度に、対応する3つの補助変数をかけて加えたものである。補助変数は次の微分方程式に従う。

$$d\lambda_{x_1}/dt = -\partial H/\partial x_1, \quad d\lambda_{x_2}/dt = -\partial H/\partial x_2 \quad (2.4a)$$

$$d\lambda_y/dt = -\partial H/\partial y = 0 \quad (2.4b)$$

ここで偏微分は他方の変数や補助変数および制御変数  $u$  をすべて止めて微分するものである。そして終わりの時刻における値が次のように与えられる。

$$\lambda_{x_1}(T) = 0, \quad \lambda_{x_2}(T) = 0, \quad \lambda_y(T) = 1 \quad (2.5)$$

これらを解いて計算された補助変数の値を用いると、植物の最適戦略  $u^*(t)$  は、ハミルトニアン(2.3)の値を生育期間のそれぞれの時点  $t$  で最大にするものになっている。

$$H(x_1, x_2, y, \lambda_{x_1}, \lambda_{x_2}, \lambda_y, u^*) \geq H(x_1, x_2, y, \lambda_{x_1}, \lambda_{x_2}, \lambda_y, u) \quad (2.6)$$

以上の関係から最適成長スケジュールを求めることができるのだが、この計算の直観的な意味について説明してみよう。まず栄養器官サイズの限界価値ということを考える。ある軌跡を描いて最適成長している植物について、生育期間の途中の時点  $t$  で地上部の栄養器官サイズ(具体的には葉の面積)  $x_1(t)$  がわずかに増大したと想定する。すると植物は、そのときから生育期間の終わりまでの間、もとの軌跡よりも高い光合成速度を得ることができる。こうして得られた余分の光合成産物は、栄養器官の成長や繁殖活動に使われて、最終的には全期間の繁殖活動の総量  $\phi$  を増大させることになる。時刻  $t$  においてなされた地上部サイズの単位の増大が最終的にもたらす評価関数  $\phi$  の増大量を、地上部サイズ  $x_1(t)$  の時点  $t$  における限界価値と呼ぶことにすると、実は補助変数  $\lambda_{x_1}(t)$  がそれを表しているのである。限界価値は  $t$  とともに減少する。というのも、栄養器官の増大が生じた時点  $t$  が後になるほど、生育期間の終わり  $T$  までの時間は短くなるので、その効果が減少するからである。(2.4a)式は栄養器官サイズの限界価値  $\lambda_{x_1}(t)$  と  $\lambda_{x_2}(t)$  が減少していく様子を表す微分方程式であり、逆にそのような解釈にもとづいて導出することができる。栄養器官は季節の終わりには捨てられるので、その限界価値は終端条件(2.5)にあるように最後にはゼロになる。

これに対して、繁殖活動はいずれの時点でなされても評価関数  $\phi$  に等しく寄与するので、繁殖活動の限界価値については常に  $\lambda_y(t)=1$  が成り立つ。栄養成長の限界価値  $\lambda_x$  が単調に減少し、繁殖活動の限界価値  $\lambda_y$  が一定なのでこれらの大小がある時点  $t_s$  で入れ換わることになる。

最適な成長スケジュールをもつ植物は、日々に生産される光合成産物を、適応度への効果を最大にするように諸器官へ配分するべきだと考えられる。これが、まさに最大原理(2.6)の意味するところである。というのも1日に生産された光合成産物を  $\{u_i\}$  という比率で諸器官に振り分けるとすれば、評価関数  $\phi$  への最終的效果はそれぞれに限界価値を掛けて加えたものとなり、これがハミルトニアン(2.3)だからである。栄養成長と繁殖活動で適応度への効果に差があるならば、植物としてはすべての産物をより効果の高い、すなわち限界価値の大きい方だけに投入するのが有利であり、そのため  $t_s$  で栄養成長から繁殖成長へとはっきりと切り換わるのである。

固着性である植物は、多くの動物と違って、動いて好みの生育場所を選ぶことができない。そのかわりに、生理や形態を環境によって大きく変えることによって適応する。これは可塑性(plasticity)と呼ばれる。たとえば、植物を育てるのに十分に水をやると、葉や枝など地上部は元気良く茂るが、根は張らずに風で倒れやすい。逆に、栄養塩類や水分が不足し光が強い場所では、地上部が貧弱だが地下部は深くまで広がる。また、枝打ちをすると根の成長が止まって地上部サイズがすばやく回復し、根を除去すると地上部の伸長がおさえられて地下部が回復する。上記のモデルを解析することによって、植物がその環境における器官サイズの適応的なバランスを保とうとするかのように成長する様子を、繁殖成功を最大にする最適スケジュールの問題として考えることができる(Iwasa and Roughgarden, 1984)

### § 3 多年生植物の最適成長 : 現在と将来のトレードオフ

生育に好適な季節の終わりに、繁殖に用いるべき物質の一部を芋のような貯蔵器官に蓄えれば、それを用いて次年度の最初に葉などの光合成器官を展開することができる。このような多年生の生活は1年生のものに比べてどのような条件のとき有利になるのだろうか？ 繁殖を開始するのは何年目が良いのだろうか？ このよ

うな問いに答えられるようなモデルを考えてみよう (Iwasa and Cohen, 1989)。

植物は落葉性で、毎年の生育季節の終わりには光合成器官が捨てられるものとする。葉などの光合成器官を生産部と呼びその大きさを  $x_i(t)$  とあらわす。貯蔵物質と  $t$  までに繁殖活動に用いられたものを合わせて貯蔵部と呼びそのサイズを  $y_i(t)$  とする。生育年度は添え字  $i$  ( $i=1, 2, \dots$ ) で、各年度内での日は連続変数  $t$  ( $0 \leq t \leq T$ ) で区別する。光合成で得た物質の  $x_i$  と  $y_i$  への分配は (2.1) のような式によって記述できるが、貯蔵部の物質を使って生産部が作られることを考慮せねばならない。生育期間のはじめには葉がないので  $x_i(0)=0$  である。貯蔵部の初期サイズ  $y_i(0)$  は、前年度の終わりにおける貯蔵部サイズ  $y_{i-1}(T)$  から繁殖投資  $R_{i-1}$  を差し引いて、貯蔵効率 (貯蔵物質のうち次年度に回収できる部分の割合)  $\gamma$  をかけたものなので、

$$y_i(0) = \gamma (y_{i-1}(T) - R_{i-1}) \quad (3.1)$$

となる。繁殖投資量は  $0 \leq R_i \leq y_i(T)$  を満たしている。また、葉を展開する速度には上限があり  $dx_i/dt \leq ax_i + b$ 、いったん葉に投資した物質は回収できないと考えて  $dx_i/dt \geq 0$ 、貯蔵部サイズが負にはならないので  $y_i \geq 0$ 、などの制約がある。植物個体の生涯を通じての繁殖活動量は、1年あたりの生存率を  $p$  とすると

$$\phi = \sum_{i=1}^{\infty} p^i R_i \longrightarrow \text{最大} \quad (3.2)$$

であるが、これを最大にするように各年度内の成長スケジュール  $u_i(t)$  および年度間の分配  $R_i$  を決める問題を考えてみる。

この最適化問題は2つのステップに分けて解くことができる。第1ステップは生育期間の中の成長スケジュール  $u_i(t)$  を最適化する問題である。これは、最初の貯蔵部サイズ  $y_i(0)$  が与えられたものとして最後のサイズ  $y_i(T)$  を最大にする問題と同じである。というのも、 $y_i(T)$  はその年の繁殖活動と次年度への貯蔵分とを合わせたものだが、それだけが個体の生涯繁殖成功に寄与できるからである。器官サイズや成長速度に課した不等式条件によって複雑になるけれども、前節の1年草のスケジュールと同様に最大原理によって解を求めることができる。このような最適スケジュールで生育季節最後において貯蔵部サイズ  $y_i(T)$  を最初のサイズ  $y_i(0)$  の関数として表して、 $\phi(y_i(0))$  と書こう。

第2ステップである繁殖投資量  $R_i$  の最適決定は、その年の繁殖と次年度以降で



の繁殖とのトレードオフ（釣合関係）を考えて決めることができる。この問題は基本的には本論分の最初にのべた2種類の種子を生産する植物の問題(1.1)と同じである。翌年に回した物質の量が増すとともに、将来に得られる繁殖成功度も増大するけれども、葉の量が多くなると互いに陰にするために、純光合成速度は生産部サイズに比例しては増えない。その結果、貯蔵物質の量と適応度との関係は、上に凸な増加関数になる。これに対してその年のうちの繁殖活動に使った物質量は、使った分に比例して適応度へ寄与する。これら2つの間での最適分配は、先に述べた(1.2)と同じで、親植物があるサイズに達するまではすべてを翌年に回すことになる。これは未成熟の個体を表している。数年の後に臨界サイズを越えて光合成物質が得られると、その越えた分だけをその年の繁殖に用いることになる。

ただ、翌年に回した物質の量と繁殖成功度との関係を求めるためには、動的計画法（ダイナミックプログラミング）によって次のように計算することが必要である。

$i$ 年目の生育期間に $y_i(T)$ の物質をもつ植物について、枯れるまでのあいだになしうる繁殖活動の総量（Fisherの繁殖価という）を考えると、これは $y_i(T)$ だけの関数になっているはずである。

$$V[y_i(T)] = \max (R_i + pR_{i+1} + p^2R_{i+2} + \dots) \quad (3.3)$$

ここで $\max$ はそれ以後に成長で最善を尽くすことを表している。これを $R_i$ の最適決定とそれ以後のスケジュールの最適決定に分けると、

$$\begin{aligned} &= \max_{0 \leq R_i \leq y_i(T)} \{R_i + p \max(R_{i+1} + pR_{i+2} + \dots)\} \\ &= \max_{0 \leq R_i \leq y_i(T)} \{R_i + p V[y_{i+1}(T)]\} \end{aligned}$$

となる。さらに、次年度最後の $y_{i+1}(T)$ が最初での値の関数として $\phi(y_{i+1}(0))$ と表されることと(3.1)式とを組み合わせると、

$$V[y_i(T)] = \max_{0 \leq R_i \leq y_i(T)} \{R_i + p V[\phi(\gamma(y_i(T) - R_i))]\}, \quad (3.4)$$

が得られる。この式では、両辺に同一の未知関数 $V[y]$ が表れている。この関数 $V[y]$ が求められれば、それから最適繁殖投資 $R_i$ を決定することができる。その結果は、 $p\phi(\gamma y) - y$ を最大にする $y$ の値を $y^*$ と書くことにすると、最適スケジュールでは、 $y_i(T)$ のうち $y^*$ を越えた分だけを繁殖に投資するものである(Iwasa and Co

hen, 1989; Pugliese, 1988)。

$$R_i = \begin{cases} 0, & y_i(T) < y^* \text{ のとき} \\ y_i(T) - y^* & y_i(T) > y^* \text{ のとき} \end{cases} \quad (3.5)$$

$y^*$  が正であると、数年間にわたって繁殖せずに成長し、 $y(T)$  が  $y^*$  を超えたときにはじめて繁殖が始まり、その後は繰り返して繁殖するという多年生の生活史が最適スケジュールであることがわかる。

さて、年間生存率  $p$  や貯蔵中のロスが大きい場合には、 $y^*$  はゼロになって、1年目の終わりに次年度には何も残さずにすべてを繁殖に使う1年生草本の生活が最適解となる。このように、いま述べたモデルはどのような環境で多年生もしくは1年生が望ましいのかに答えることができる。

さて以上のモデルは1年生と多年生のどちらが望ましいかを議論するものであったが、まったく異なる側面に関しても答えることができる。落葉性の樹木や多年生草本には、生育時期のごく初期にほとんどの葉を作り終える一斉展葉タイプと、その後も長期にわたって展葉しつづける順次展葉タイプというフェノロジー（季節性）の区別がある。一般に生態遷移の初期や火事や嵐・水害・捕食者などによる攪乱を頻繁に受ける場所では順次展葉が、極相林などでは一斉展葉が見られると言われている。このような葉の展開する時期に関しても、上記の最適成長スケジュールモデルを用いて解析することができる (Iwasa and Cohen, 1989)。

#### § 4 変動する環境での成長スケジュール

植物の生息する環境は、時間的に大きく変動し、空間的にも不均一である。そのため環境の変化や場所による違いに対応できる必要性がとくに重要である。先ほど、1年生草本の場合には、光や水分などが十分にあって光合成速度が高い環境ではいつまでも葉を展開しつづけて光合成器官を大きくすることが望ましいのに対して、環境が不適だと早くから繁殖を始める必要があることを述べた。しかし植物の生育環境における資源レベルは時間的にも空間的にも大きく変動している。植物が適応的な成長をするためには、現在までの環境変動をもとに将来のレベルを推定し、そのうえで決定を下す必要がある。たとえば植物の栄養器官サイズ  $x(t)$  が

$$dx/dt = (1-u(t))a(t)x/(1+hx) \quad (4.1)$$

に従って変化するとし、資源レベル  $a(t)$  が高低の2値の間でジャンプする場合、もしくは拡散過程でふらつく場合について、繁殖総投資量の平均値

$$\phi = E\left[\int_0^T u(t) \{a(t)x/(1+hx)\} dt\right] \longrightarrow \text{最大} \quad (4.2)$$

を最大にする成長パターンを動的計画法にもとづいて解析することができる。最適の成長パターンでは、現在の資源レベル  $a(t)$  が高いとしばらくは高い値が続く可能性があるので栄養成長をさらに続け、 $a(t)$  が低いなら早くから繁殖を始めるなど、現在の環境の資源供給レベルに応じて成長スケジュールを変えるものである。これは植物の可塑性の適応的意義を示すと考えられる。しかし環境の変動が頻繁に生じる場合には、現在のレベルにかかわらず、平均資源レベルによって決まる時点で繁殖を開始するという固定的な成長スケジュールが最適解である。

Grime(1979)は植物の生活史を類型化して、火事や捕食者などの攪乱によって他の植物が除去されたすきに素早く成長するという攪乱耐性型(ruderal)、光・栄養塩類・生育場所などの資源をめぐる他種に勝とうとする競合型(competitive)に加え、環境圧耐性型(stress tolerant)を提唱した。それは、水や栄養塩類などの資源が恒常的に少なく温度条件などが厳しい環境に適応するように、成長速度が極めて遅いことが特徴である。実験条件下で栄養塩類が十分にある環境を与えたときに、競合型植物は直ちに反応して積極的に葉を展開し栄養成長をするのに、環境圧耐性型植物は反応しない(Grime et al., 1986)。変動環境における最適成長を考えると、植物がそのときに与えられた資源レベルに素早く応答することは必ずしも適応的ではない。というのも、今の資源レベルが高くても、それがすぐにもとの低いレベルにもどるとすれば、葉を展開するために使った物質が無駄になってしまうからである。いいかえると、環境圧耐性的植物は恒常的に悪い環境に適応しているため将来に「悲観的」なので、実験的に与えられた好適な環境に応答しないのである。

多くの植物は、草食獣や昆虫に葉を食われた後、地下や樹木の貯蔵物質を使って光合成器官を回復することができる。このように、いつ降り掛かるとも知れぬ災いに対して備えるべき貯蔵物質の量についても、動的計画法を用いて解くことができる。

## § 5 その他

このほかに、ある個体にとって適応的な挙動が、他の個体の挙動によって強く影響されるときがある。

有性生殖する植物では、自ら種子を生産するという雌としての機能と、花を咲かせ、他個体の雌しべに受粉することによってそれらのつくる種子の父親となるという雄としての機能とがある。両者の有効性は集団中での性比によって左右される。そのため、個体ごとにそれぞれに専業するのか、1個体が両方を行う雌雄同体となるのか、またそれぞれにエネルギーをどれだけずつ使うのかといった性表現の問題は、単純な最適化ではなくて非協力ゲームの問題となる。植物でゲーム的状况が重要になるもう一つの例としては、草丈や樹高など個体間の競争に係する形質がある。

## 参考文献

- 巖佐庸 1981.『生物の適応戦略：ソシオバイオロジー的視点からの数理生物学』サイエンス社
- 巖佐庸 1990.『数理生物学入門：生物社会のダイナミクスを探る』HBJ出版局
- Iwasa Y. and J. Roughgarden. 1984. Shoot/root balance of plants: Optimal growth of a system with many vegetative organs. Theoretical Population Biology 25:78-105.
- Iwasa, Y., and D. Cohen, 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. American Naturalist 133: 480-505.
- Iwasa, Y. 1990. Optimal growth schedule of terrestrial plants. In "Biological approaches and evolutionary trends in plants" (S. Kawano ed.) Academic Press: N.Y. pp.335-349.
- Iwasa, Y. 1991. Pessimistic plants: the optimal growth schedule in fluctuating environments. Theoretical Population Biology(in press)