

樹木の資源配分と花粉制限が結実動態の二型を促進する
Resource dynamics and pollen-limitation can cause polymorphism of
reproduction

横浜国立大学 秋田鉄也(Tetsuya Akita)・松田裕之(Hiroyuki Matsuda)
Faculty of Environment and Information Sciences
Yokohama National University

序論

多年生植物の開花・結実は大きく年変動し、様々なスケールで同調することが知られている(Kelly 1994)。この現象は豊凶 (masting) と呼ばれ、その至近要因や究極要因を探るために長年研究が実施されてきた(Kelly and Sork 2002)。本稿では、ブナ科に代表される雌雄異花同株(monoecious)植物を対象に、その開花・結実動態の進化的側面について性比理論をもとに考察した。

古典的な性比理論において、性比とは雄機能と雌機能への資源配分比として用いられてきた(Charnov 1982)。風媒植物を対象とする場合「雄機能投資=雄花投資」、「雌機能投資=雌花+結実投資」と単純化できる。しかし、結実投資量が受粉に成功した雌花数に比例する場合、繁殖投資資源が年変動する状況下では性比が毎年変化するために、その進化動態の扱いには困難を伴う。本稿では、雄花と雌花との投資比を性比と定義することで、「生涯を通じて性比は一定」と仮定しても結実年変動が表現できるようにした。また、小動物による種子散布を仮定することで適応度を定義し、性比の進化およびその結果としての結実動態を解析した。さらに、解析結果と既存の理論研究との比較によって、性比の進化が豊凶にどのような影響を与えるのかについて考察した。

モデル

各個体 i の繁殖資源 $Y_i(t)$ の動態を記述するため、資源蓄積モデル(Resource budget model, Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa 2000)を用い、さらに性比の効果を加えて侵入適応度を定義することで、頻度依存淘汰による進化ゲームモデルへと拡張した。

ある空間（以下、森林と呼ぶ）に樹木が N 個体存在し、この空間内では花粉は十分に混ざり合うと仮定する。各樹木個体は光合成によって毎年資源を蓄積し、蓄積量がある閾値を超えた年に、開花・結実へと投資する。開花コストのうち割合 r だけ雄花生産へ、 $(1-r)$ だけ雌花生産へ投資され、森林の雄花密度に応じて雌花の受粉成功割合 $P(t)$ が決まる。これらのメカニズムに関するダイナミクスは正規化によって整理されたのち、以下のように表される。

$$Y_i(t+1) = \begin{cases} Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) \leq 0 \\ Y_i(t)+1 - [C_{\varphi,i}(t) + C_{\sigma,i}(t) + C_{fruit,i}(t)] & \text{if } Y_i(t) > 0 \end{cases} \quad (1)$$

なお、雌花コスト $C_{\varphi,i}(t)$ 、雄花コスト $C_{\sigma,i}(t)$ 、堅果コスト $C_{fruit,i}(t)$ は、それぞれ $(1-r_i)[Y_i(t)]_+$ 、 $r_i[Y_i(t)]_+$ 、 $R_c P(t)(1-r_i)[Y_i(t)]_+$ と表される ($[Y_i(t)]_+ = Y_i(t)$ if $Y_i(t) > 0$; $[Y_i(t)]_+ = 0$ otherwise)。受粉率 $P(t)$ は $(\overline{C_{\sigma,i}(t)})^\beta$ とした。性比 r 以外の主要なパラメータは、雌花と堅果の投資比 R_c および花粉制限の強さ β である。傾向として、 R_c が大きいと変動が大きく同調は弱まるが、 β が大きいと同調が強まる。この資源配分メカニズムのもとでは、性比 r の変化に応じて集団の結実動態は様々な様相（収束・周期変動・カオス的変動、個体間の同調・非同調）をみせる（図 1）。

どのような結実動態が進化的に選択されるのかを明らかにするために、性比 r を進化形質みなし、少数の変異個体（性比 $= r'$ ）による在来集団（性比 $= r$ ）への侵入可能性を調べた。個体はある確率で枯死するとし、繁殖貢献度が高い個体の子孫ほど新しく出現したギャップを埋めやすいとした(Chesson 1981)。ギャップは小動物によって速やかに埋まり、新しく侵入した個体は翌年から開花・結実すると仮定した。なお、突然変異が起こる確率は非常に小さいとするが、変異幅に関しては特に制限しなかった。Fisher 型の繁殖成功度を採用し、侵入適応度は以下のように定義された。

$$S_r(r') = 1/T \sum_{t=1}^T \log \left[1 + \delta \left(\frac{1}{2} \left(\frac{1-r'}{1-r} + \frac{r'}{r} \right) \frac{[Y'(t)]_+}{\langle [Y_i(t)]_+ \rangle_i} - 1 \right) \right] \quad (2)$$

なお、死亡率 δ および個体数 N はそれぞれ 0.01、500 として計算した。

結果と考察

年変動のない結実動態が性比進化によって選択される条件が解析的に算出された (図 2、影領域)。 β が大きい場合は、 R_c が大きい場合でも収束することが判明したが、似た条件下において、大きな年変動をしながら個体間で強い同調が見られた Satake and Iwasa (2000) の結果と異なった。この違いは、「全在来個体が一斉に不作年を迎えると、その年に自殖によって繁殖する (フリーライダーのように振る舞う) 少数の変異個体の侵入を防ぐことができない」という進化的側面に由来すると考えられた。

広いパラメータ領域において結実動態は収束せず、性比の多型が集団中に生じることがわかった (図 2、白領域)。この領域では、結実動態の収束を導く大域 ESS 性比が存在せず、性比進化動態や選択された結実動態の詳細を解析的に調べることは困難である。本稿では、進化シミュレーションを用いて、性比進化動態や十分に進化した後の結実動態について調べた。その結果、前述した領域の大部分で二型が観測されたが、三型以上が安定して選択されるケースは発見できなかった。性比が雄に偏った個体群 (以下、 N_σ) は、年変動がほとんど見られず、毎年安定的に花粉を供給することで繁殖成功度を稼いでいた。一方、性比が雌に偏った個体群 (以下、 N_ϕ) に関しては、性比の進化が止まらなかった。 R_c に比べて β が小さい領域では、結実動態は性比の遷移進化の影響をあまり受けず、 N_ϕ は大きな年変動を起こし同調はほとんど観測されなかった (図 3(1))。 β が大きい領域では、性比の遷移進化によって結実動態のパター

ンが大きく変化し続け、着目した時代によっては、 $N_{\text{♀}}$ による同調結実も観測された(図 3(2))。これは、二型に分かれたのちの適応勾配がフラットになっているために、中立的な変化が支配的となると考えられた。ただ、この結果の頑健性については、今後詳細な解析が必要である。

性比の二型が選択され、 $N_{\text{♀}}$ が同調して結実年変動を示した理由は、直観的には、フリーライダーとして振る舞う変異個体の利得が $N_{\text{♂}}$ の存在によって打ち消されてしまうということである。野外においても、雄花は毎年生産するが結実はしない個体が毎年一定数存在することが、コナラ属では知られており(Kikuzawa 1995)、本稿の結果を支持していると考えられる。

参考文献

- Charnov, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Chesson, P.L., and Warner, R.R., 1981. Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *Am. Nat.* 117, 923-943.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., Ito, H., 1997. How does mast seeding happen and synchronize? *J. Theor. Biol.* 187, 231-239.
- Kelly, D., 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* 9, 465-470.
- Kelly, D., Sork, V.L., 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 427-447.
- Kikuzawa K., (1995) Reproductive ecology of plants. Soju Shobo. Tokyo. Japan.
- Satake, A., Iwasa, Y., 2000. Pollen coupling of forest trees: Forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. *J. Theor. Biol.* 203, 63-84.

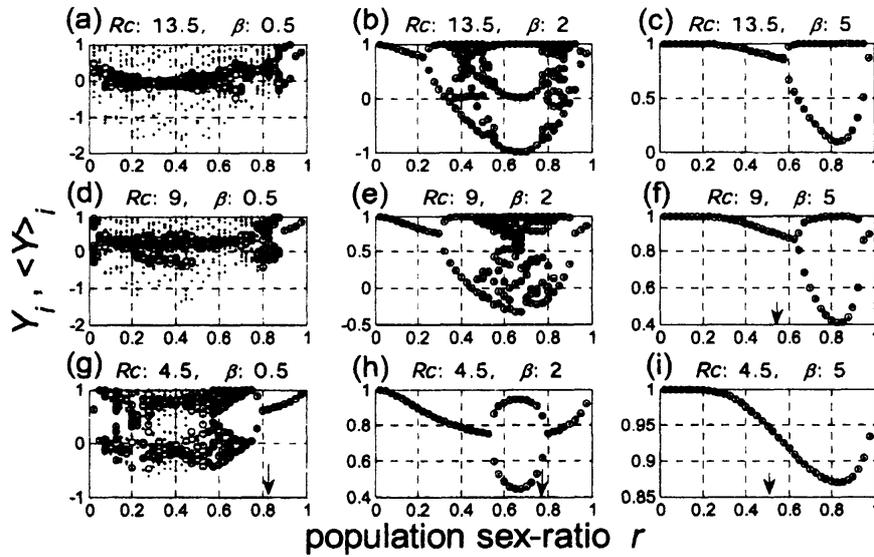


Figure 1. Bifurcation diagrams of eqn (1) for different value of R_c and β . The horizontal axis is population sex-ratio r , and the vertical axis is stored energy of a tree i $Y_i(t)$ (indicated by dot)

and average store energy within population $\langle Y_i(t) \rangle_i$ (indicated by open circle) for many time unit t . The last 10 years of a 10000 year simulation are shown. Arrows in (f)-(i) indicate global ESS sex-ratio.

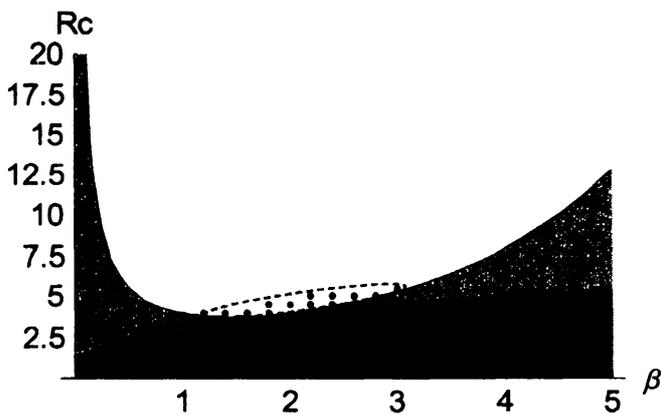
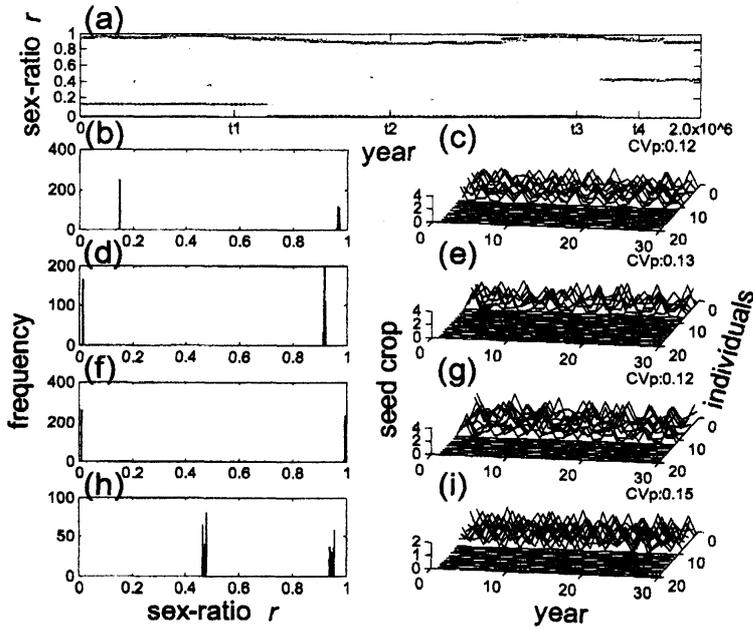


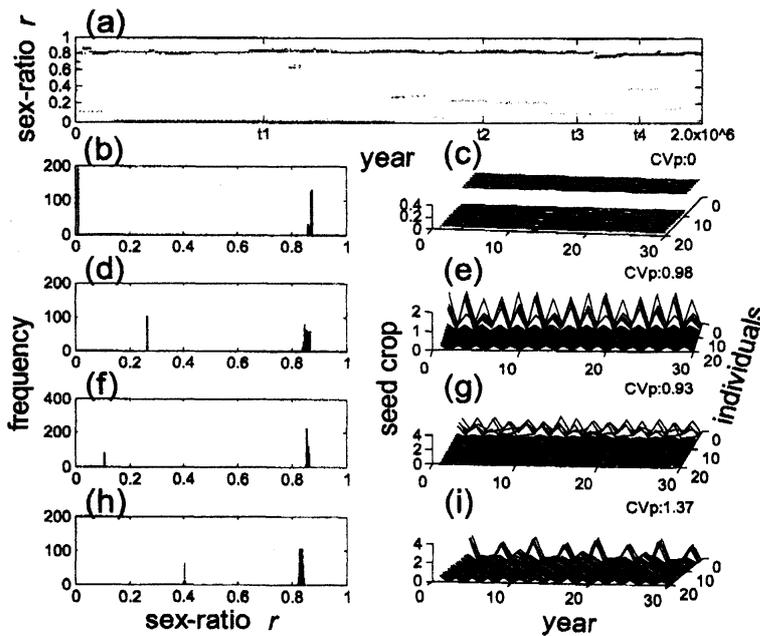
Figure 2. Phase plane for different value of R_c and β . Dark grey region show evolution-independent annual reproduction. Light grey region show that the evolution causes annual reproduction. Black circle points surrounded by a broken line, which are explored numerically, show that

the long-term evolution causes the two periodic reproduction. In these regions, global ESS exists. In the other white region, there is no global ESS sex-ratio, and polymorphism can occur.



⊠ 3 (1). Direct simulation of the evolutionary process in the polymorphic phase ($R_c=13.5$, $\beta=2$): (a) Evolutionary traces of population sex-ratio r ; (b), (d), (f), and (h) Snap shots of phenotype frequency distribution; (c), (e), (g), and (i) Temporal patterns of the seed crop of 20 individuals

arranged according to the value of sex-ratio by randomly chosen (i.e., the higher r population shows an annual reproduction) over 30 years. (b)-(c), (d)-(e), (f)-(g), and (h)-(i) are corresponding to (a) at t_1 , t_2 , t_3 , and t_4 , respectively.



⊠ 3 (2). Direct simulation of the evolutionary process in the polymorphic phase ($R_c=13.5$, $\beta=5$).