

# 可変性二年草の進化

——オオマツヨイグサの個体群生物学——

可 知 直 毅

(国立公害研究所生物環境部)

私は、この種生物学シンポジウムで、可変性二年草 facultative biennial の生活史の進化について、海岸砂丘に生育するオオマツヨイグサ *Oenothera glazioviana* MICHELI の個体群統計にもとづいた議論を行ないたいと思います\*。ここでは、私たちの行なってきた研究の筋道を紹介しながら、表題に掲げた主題に関する問題点を明確にすることを念頭において議論を進めていきます。

オオマツヨイグサは、発芽してから繁殖するまでの栄養生長の期間が環境条件によって数か月から数年の幅で変化する可変性二年草です。普通、春か秋に発芽し、ロゼットで栄養生長期をすごした後、初夏に抽だいて花茎をのばし、繁殖を行なって枯死する一回繁殖型 monocarpic の植物です。私たちは、この植物のロゼットが抽だいて繁殖に入るためには、発芽してからの年数にかかわらず、ある一定以上の大きさにまでロゼットが生長していることが必要であることを見だし (KACHI & HIROSE 1983)、さらに、海岸砂丘のオオマツヨイグサの個体群統計にもとづいた個体群動態のシミュレーションモデルによって、砂丘のような貧栄養な環境では繁殖の臨界サイズを大きくして個体当たりの種子生産を増加させたほうが、世代期間が長くなるにもかかわらず個体群の増殖率を高めうることを示しました (KACHI & HIROSE 1985)。また、実際の個体群が、そのモデルから予想される最適に近い繁殖臨界サイズを持っていることを見いだしました。

さて、生物の生存と繁殖に係わる生活史の進化に関する問題は、生態学の中心的な課題の一つですが、最近10年間に最適繁殖戦略に関する多くの理論的研究がなされてきました (GADGIL & BOSSERT 1970, SCHAFFER 1974 a, b)。埋土種子による休眠期間をもたない一回繁殖型の植物では、発芽してから繁殖までの期間がそのまま世代期間となり、個体群増殖率に直接影響するので、これらの植物では自然選択を通して繁殖の時期が個体の適応度

を最大にするように調節されている可能性があります。すでに、何人かの研究者によって二年草が一年草よりも有利になるのはどういう条件の時かといった問題が理論的に論議されてきました (HARPER 1967, SHAFFER & GADGIL 1975, HART 1977, SILVERTOWN 1983)。

多くの植物では個体サイズの可塑性が大きく、世代期間を延ばすことによって個体を大きくして個体当たりの種子生産を増やすことが可能です。しかし、世代期間を延ばすこと自体は、単位時間当たりの個体群増殖率を減少させる方向に働きますから、これらの要因の間にはいわゆる trade off の関係が期待されます。私の共同研究者の広瀬さんは、簡単なグラフモデルを使って一回繁殖型の生物の最適繁殖齢に生存と繁殖のスケジュールがどう影響するかを理論的に調べ、個体の生長が悪い環境や、高い死亡率のかかる環境では、繁殖の時期を遅らせるように自然選択が働くこと予想しました (HIROSE 1983)。

## サイズ依存的繁殖特性

ところで、多くの“二年草”では、その繁殖時期が個体の絶対年齢よりもむしろ個体のサイズによって決まっていることが知られています。これらの“二年草”は、生育条件の悪い環境では繁殖に入るために必要な臨界サイズにまで生長するのに数年を要するため、一回繁殖型の多年草としての生活史を示します (WERNER 1975, GROSS 1981, HIROSE & KACHI 1982)。このような生活史を持つ植物に対して、可変性二年草 facultative biennial という用語が用いられています。

図1は、茨城県阿字ヶ浦砂丘のオオマツヨイグサ個体群の抽だい開始期(5月下旬)のロゼットの直径階分布を示したものです。明らかに繁殖個体は大きいロゼット個体に限られており、しかも大きい個体ほど繁殖に入る割合が高いことがわかります。そこで、オオマツヨイグサの繁殖時期がサイズ依存的に決まっていることを確かめるために、砂丘で施肥実験を行ないました。秋に種子を播き、発芽した個体を識別して、施肥をした集団と、しない集団について翌年の抽だい割合のサイズ依存性を調べました。

\* その詳細な内容と引用文献については、KACHI & HIROSE (1983, 1985) を参照して下さい。また、議論の要点と若干の背景については、別にまとめておきましたので参考にして下さい (可知 1984)。

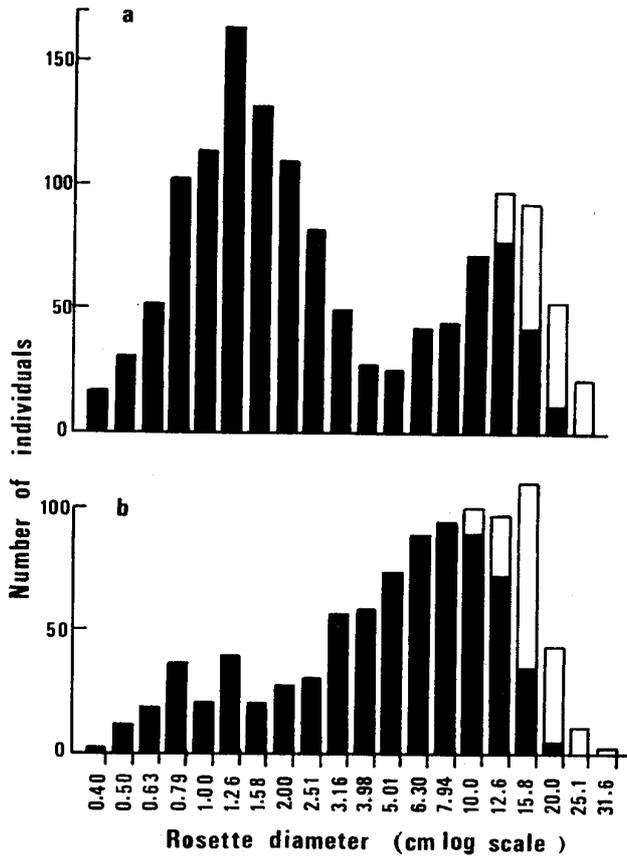


図1 砂丘におけるオオマツヨイグサ個体群のサイズ構成 (KACHI & HIROSE 1985)

■: ロゼット個体, □: 抽だい個体. a: 1980年5月24日, b: 1981年5月24日.

施肥をしなかったものは、生長が悪く一つも抽だいしなかったのに対して、施肥した個体は春先からの生長がよく、その多くが抽だいしました。すなわち施肥によってオオマツヨイグサは、越年草型の生活史をとるようになったわけです。図2 (a)-(c) は、それぞれ自然集団と施肥集団における抽だい個体の割合とロゼットの直径、ロゼットの地上部乾重、地下部乾重との関係を示したものです。自然集団のものは発芽後最低2年以上たった個体です。個体サイズの指標としてロゼットの直径や地上部乾重をとった場合には、抽だい割合とサイズの関係は自然集団でも施肥集団でも変わらなかったのに対して、地下部乾重でみた場合には自然集団のほうが見かけ上ずっと大きな繁殖臨界サイズを持っていることがわかりました。

そこで、私たちはオオマツヨイグサのサイズ依存的繁殖特性がどのようにして決まっているかを知るためにポット栽培実験を行ないました。鉢植え個体に施肥して大きなロゼットをつくり、冬の間一部は 15°C 以上の温室で栽培し、一部は外の低温下に置きました。さらに、外に置いた個体の一部について3月下旬からロゼットを部分的に覆って、覆った部分は短日条件になるようにし、覆わない中心部のみを自然日長にさらしてその年の抽だい割合を調べました。その結果、温室で育てたものと、

ロゼットの一部を覆ったものは一つも抽だいせず、冬期に低温にさらされ、しかもロゼット全体が長日条件下に置かれた個体のみが抽だいしました。個体の大きさには処理間で差がなかったため、サイズ依存的繁殖といっても単に個体サイズが大きくなるだけでは繁殖に入るための条件を満たしていないことがわかりました。そこで、私たちはオオマツヨイグサのサイズ依存的繁殖は、パーナリゼーションを受けたロゼットが長日の日長刺激を受けるために一定以上の葉面積を必要とするためにおこる現象であると結論しました。繁殖の臨界サイズが大きい

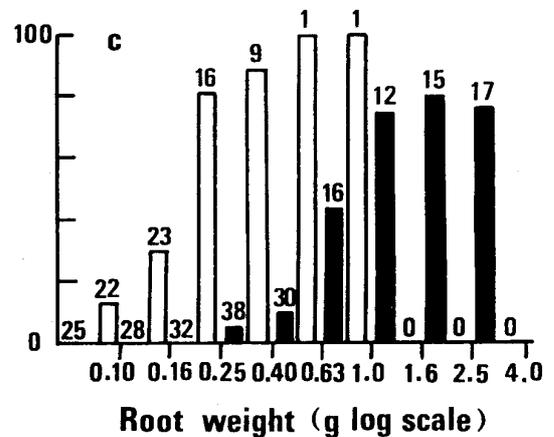
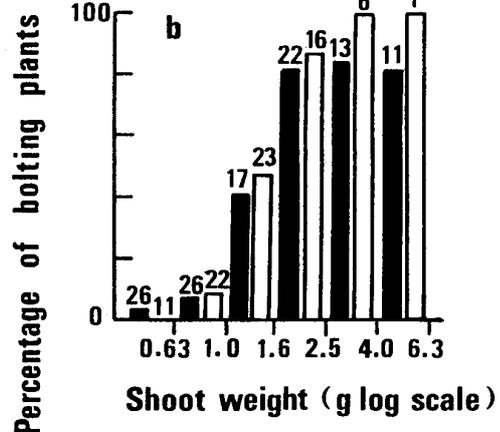
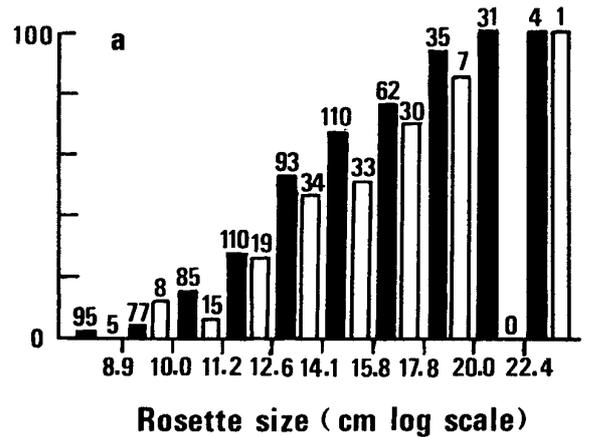


図2 自然集団 (■) と施肥集団 (□) における抽だい個体の割合とロゼットの直径 (a), 地上部乾重 (b), 地下部乾重 (c) との関係 (KACHI & HIROSE 1985)

ということは、それだけ日長に対する感受性が低い結果であると想像されます。

### 可変性二年草型生活史の適応的意義

ところで、オオマツヨイグサのこうした可変性二年草としての特性は、どのような進化的、適応的な意味をもつのでしょうか。繁殖に入る臨界サイズを大きくすることは、その大きさにまで生長するためにかかる時間を犠牲にして繁殖個体当たりの種子生産を増やすことにつながります。MEIJDEN & WAALS-KOOI (1979) は、オランダの砂丘で可変性二年草の *Senecio jacobaea* の個体群動態を調査し、繁殖齢を遅らせて種子生産を増やす利益は、その延びた生育期間内におこる死亡の損失分を補償するほど大きくないのではないかと述べています。しかし、2~3年の個体群統計のデータから早急に結論を出すことは危険です。こうした植物では、気候要因や生物的要因の年変動に伴って、コホート個体群ごとに生活史のスケジュールが大きく変動することが、最近発表された多くの論文で明らかになってきたからです（たとえば KLEMOW & RAYNAL 1983）。自然選択は何世代にもわたって働くものであり、生活史特性の進化的適応的意義を理解するためには自然選択がかかっている間の平均的な環境条件下での個体群動態に関する情報が必要です。この平均化のプロセスは、特に変動する環境下での生活史戦略を考える上で本質的な意味を持っていますが、この問題については最後に論じたいと思います。

私たちは、砂丘における平均的な環境下において期待されるオオマツヨイグサの同時出生群（コホート）の動態を知るために、確率過程を含んだシミュレーションモデルを開発しました。生活史特性を決めるパラメータの多くは、個体齢のかわりに個体サイズの関数として与えました。なぜなら多くの植物個体群では、個体の生長・生存・繁殖といった生活史特性が、個体齢よりもむしろ個体サイズと密接に関係していることがわかっているからです (LAW 1983)。これらのパラメータは、阿字ヶ浦砂丘に生育するオオマツヨイグサ自然集団の約5年間にわたる個体群統計のデータに基づいています。このシミュレーションによって、私たちはサイズあるいはエイジ依存的繁殖特性が個体群の内的自然増殖率にどう影響するかを調べ、オオマツヨイグサの示す可変性二年草としての繁殖特性が砂丘で個体群を維持拡大していく上にもどのような適応的意義を持つかを明らかにしました。

### 個体群統計

オオマツヨイグサは、おそらくヨーロッパの園芸家によって *Oenothera grandiflora* と *O. elata* を交配して作られた植物と思われます (RAVEN *et al.* 1979)。日本には19世紀半ばに入り、現在では全国に分布し特に路傍・

河川敷などの不安定な立地や、砂丘のような貧栄養な開放地に多く見られます (長田 1976)。オオマツヨイグサは砂丘に固有な種ではありませんが、茨城県阿字ヶ浦の半安定砂丘では優占種の一つで、少なくとも10年間以上安定した個体群を維持しています。この砂丘の植生と土壌環境の記載については、KACHI & HIROSE (1979a, b) を参照して下さい。

さて、阿字ヶ浦砂丘でのオオマツヨイグサの個体群統計ですが、時間と労力さえかければ技術的に特に難しいことはありませんでした。1×1 m<sup>2</sup> の永久方形区を21個設定し、個体の位置を方眼紙上に写し取って毎月新しく芽ばえた個体と死亡した個体をチェックし、生存個体のロゼットの直径を測定しました。また、毎年の繁殖期にどの個体が抽だいしたかを記録し、抽だいした個体はいくつの種子を生産したかを推定しました。種子生産量の推定は、さく果の大きさとさく果内の種子数の間の関係から一つ一つのさく果内の種子数を計算し、それらを合計して行ないました。

### 個体群動態のシミュレーション

図3は、可変性二年草の生活史を示すフローチャートでこのモデルの骨子となるものです。私たちはオオマツヨイグサの生活史を四つの段階に分けました。すなわち、埋土種子・芽生え・栄養生長期のロゼット、そして繁殖個体の段階です。各段階はそれぞれ芽生えの出現率、埋土種子の死亡率、芽生えとロゼットの生長率や生存率、繁殖に入る確率、および種子生産に係わるパラメータによって結びつけられています。これらのパラメータの多くはサイズ依存的に決まる確率関数として与えました。以下、このフローチャートにそって順次個体群統計のデータに基づいて各パラメータを決めていきたいと思えます。

まず、生産された種子数に対する芽生えの出現率は、5年間の相乗平均の2.05%としました。この芽生えの出現率は最も年変動の大きいパラメータで調査期間中に0.51%から3.35%まで変動しました。次に埋土種子として残った種子の死亡率ですが、オオマツヨイグサの種子は内的休眠を示さないことや、低温処理 stratification によって発芽に対する光要求性が消失することから、埋土種子は翌年の繁殖期までに全て死亡すると仮定しました（この埋土種子の運命については、現在より詳細なデータを取りつつあります）。芽生えのロゼットの直径は、正に歪んだ度数分布を示したので対数正規分布を仮定しました。また、芽生えが出現してから最初の5月までの生存率は、年ごとに0.36から0.62まで変動しましたが、各年の相乗平均の0.48を仮定しました。この間の芽生えの相対生長率は、データに基づいて正規分布すると仮定しました。

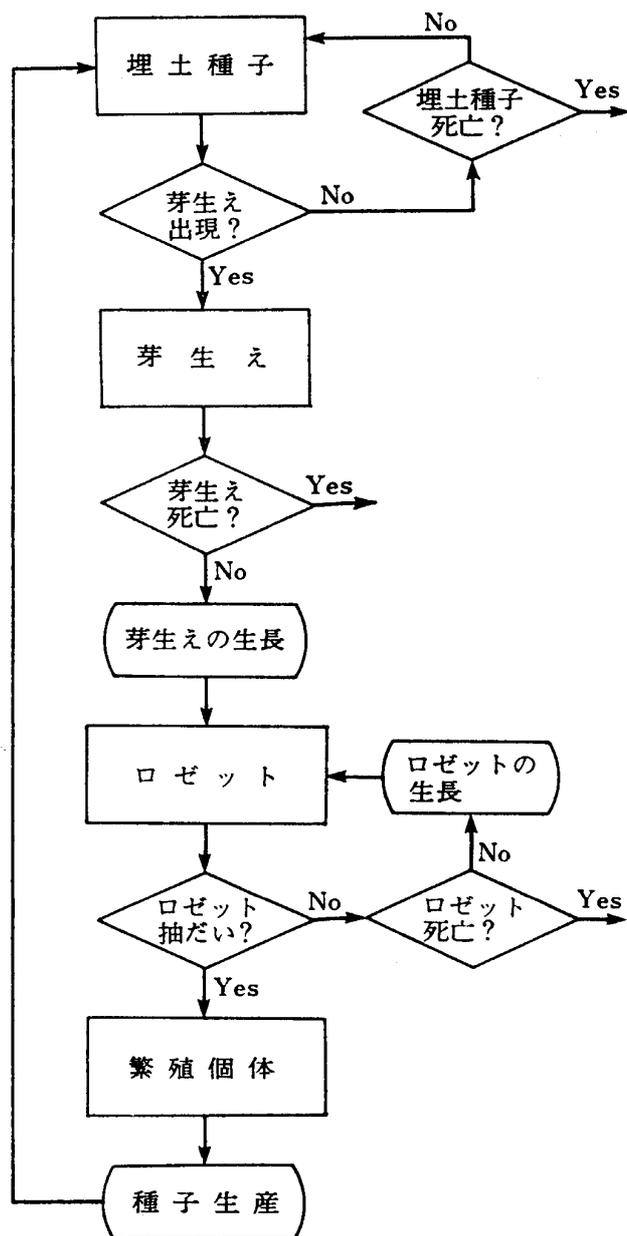


図3 二年生草本の生活史を示すフローチャート  
(可知 1984)

栄養生長をしていたロゼットが抽だいて繁殖に入る確率はサイズ依存的に決まっています。図4 (a) は、5月下旬におけるロゼットの直径と抽だい確率の関係を示したものです。抽だいは直径9 cm以上の個体に限られ、ロゼットが大きくなるに伴って抽だい確率が高まり、直径23 cm以上の個体は100%抽だいて繁殖に入りました。そこで、この図に直線で示したような関係をモデルに組み込みました。すなわち、例えば直径14 cmの個体ではその半数が抽だいし、残りの半数がロゼットの段階に留まるわけです。

抽だいしなかったロゼット個体の翌年5月まで1年間の生存率もまたサイズ依存的です。図4 (b) はその関係を示したもので、大きいロゼットほど生存率が高いことがわかります。モデルでは図中の直線で示した関係を仮定しました。また、5月から翌年の5月までのロゼット

の直径の相対生長率は、大きい個体ほど小さいという関係がみとめられました(図5)。これはロゼットの直径生長がシグモイド型であることを示しています。ただし、図に見られるように回帰直線からの偏差が無視できないほど大きかったので、その回帰からの変動もモデルに組み込みました。すなわち直径  $D$  cm のロゼットの翌年5月までの1年間の直径の相対生長率は、平均が  $-0.94 \log D + 0.96$  で標準偏差が0.67の正規分布をすると仮定しました。

次に種子生産ですが、これも抽だい時のロゼットの直径が大きい個体ほど多くの種子を生産することが示されましたので、抽だい時のロゼットの直径と種子生産量の間の回帰式から生産種子数を決定しました。

上に述べた諸々の条件をモデルに組み込んで、阿字ヶ浦砂丘でのオオマツヨイグサのコホート個体群の動態をシミュレートしました。プログラムは最適化 FORT-RAN77 で書き、計算には国立公害研究所の大型計算機 HITAC M180 を使いました(この計算は多くの確率過程を含んでいるのでマイクロコンピュータでは記憶容量が足りません)。

はじめに10,000個の1年目の芽生え、すなわち5月における1年目のロゼットをその直径が対数正規分布するように与えて計算機の中にコホート集団を作りました。あとは図3のフローチャートに従ってコホートが消滅するまで個体群の動態を追跡したわけです。このシミュレーションモデルでは、毎年5月のコホートのサイズ分布を出力し、さらに生命表と繁殖表から個体群の内的自然増殖率と年齢別繁殖価を計算することができます。

私たちはさらに、繁殖に入る臨界サイズをいろいろに変えた時に内的自然増殖率 ( $r$ ) がどう影響されるかをシミュレートし、最大の  $r$  を実現する最適の繁殖臨界サイズを決定しました。また、サイズ依存的繁殖様式とエイジ依存的繁殖様式の相対的優位性について検討するため、エイジ依存的に繁殖に入った場合に期待される内的自然増殖率を計算しました。この場合、コホートの構成個体は、その大きさによらずある決められた年齢に達すると一斉に繁殖に入ることになります。例えば、臨界年齢を2年に設定すれば全ての個体は二年草型の生活史をとるわけです。

### コホート個体群の動態

図6はシミュレートされた個体群のロゼットの直径階分布の経年変化を示したものです。全体に正に歪んだ分布を示しており、同一年齢の個体でも大きな個体サイズの違いがあることがわかります。例えば、3年目以上のロゼットではロゼットの直径で1 cm以下から30 cm以上の範囲にまでおよんでいます。また、期待されるように栄養生長期のロゼットの死亡率は小さい個体ほど高く、

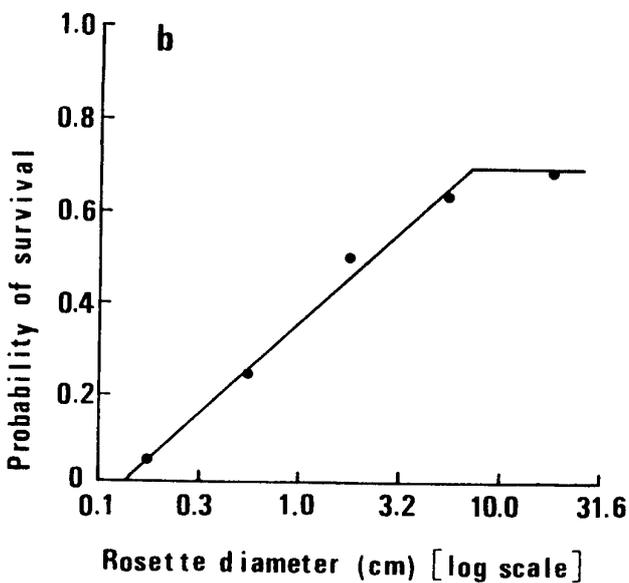
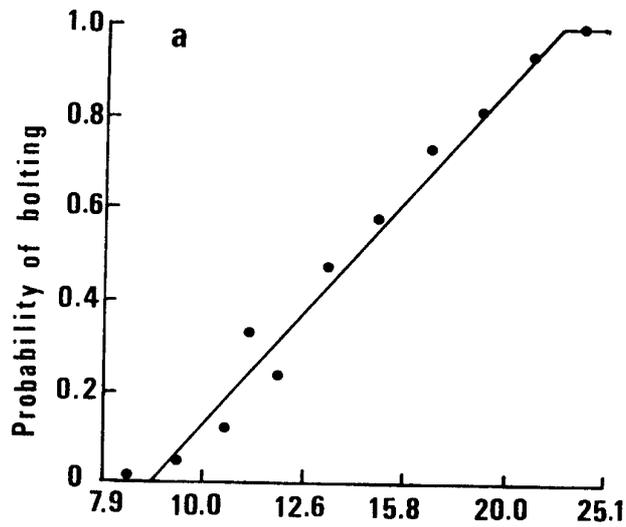


図4 オオマツヨイグサの5月下旬のロゼットサイズと翌年の5月までの生存確率(a)およびその年における抽だい確率(b)との関係 (KACHI & HIROSE 1983)

ロゼットサイズは、直径を対数変換して分類した。

一方、繁殖に入る個体は大きいロゼットのものに限られています。

オオマツヨイグサは、潜在的には二年草（あるいは越年草）ですが、2年目に繁殖に入った個体の割合は非常に小さく事実上無視できる程度でした。これは、ほとんどの個体が2年目に繁殖に入るための臨界サイズにまで生長できなかったためです。

このシミュレーションでは、はじめに導入した10,000個の芽生え集団のうち605個体が繁殖に入り、残りの9,395個体は繁殖せずにロゼットの段階で死亡しました。コホート全体の種子生産量は120,981個でしたので、繁殖個体当たりの平均種子生産量は約2,000個になりました。生産された種子数に対する芽生えの出現率は2.05%ですから、24,800個の次世代の芽生えが出現し、そのうち48

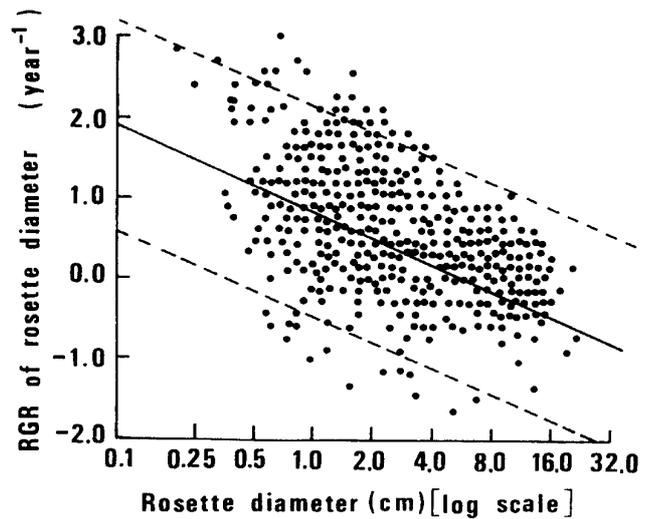


図5 オオマツヨイグサの5月下旬のロゼットサイズと、翌年5月までのロゼットの直径の相対生長率 (KACHI & HIROSE 1983)

回帰直線を実線で、回帰から2標準偏差の中を破線で示す。横軸は対数目盛り。

%が1年目のロゼットとして定着すると期待されます。結局、初めの10,000個の芽生えは11,900個の次世代の芽生えを残すと予想されました。

個体の齢別生存率を図7に示します。ここで  $l_x$  は1年目のロゼットが  $x$  齢まで生きのびる確率で縦軸は対数目盛りです。生存曲線 ( $l_x$  曲線) は、1年目から2年目にかけてやや高い死亡率が認められましたが、ほぼ指数関数的に減少しました。これは、個体の生長に伴って栄養生長期の死亡率が減少する一方、繁殖の結果死亡する割合が高まった結果です。このように、1年目以降のロゼットの生存率は、ほぼ一定(約0.5/年)になりましたが、芽生えの出現率は約2%、芽生えの定着率は約50%ですから、種子生産から芽生えの段階を含めた期間の生存曲線の型は、下に凸の Deevey III 型に近くなります。

個体の齢別繁殖率 ( $m_x$ ) は  $x$  齢の個体当たりに期待される次世代の子孫の数を言います。ここでこの子孫に当たるのは、次世代の1年目のロゼットです。また  $x$  齢の個体すべてが繁殖に入るわけではありませんが、便宜上  $m_x$  の計算は  $x$  齢の個体全部について行ないます。 $m_x$  は個体齢の増加とともに増大していきました。これは、齢とともに個体が生長するのに対応して生き残り個体中に占める繁殖個体の割合が高まったことによります。齢別繁殖率 ( $m_x$ ) から得られた  $l_x \cdot m_x$  曲線と同じ図に示しました。すべての  $x$  について  $l_x \cdot m_x$  を加え合わせたものが個体群の純増殖率 net reproductive rate ( $R_0$ ) で1年目のロゼットの平均個体数になります。その値は1.19となりましたが、これはこの節のはじめに示した10,000個の芽生えが11,900個の次世代を残したことに対応しています。この  $l_x \cdot m_x$  曲線は、どの齢の個体が平均どの

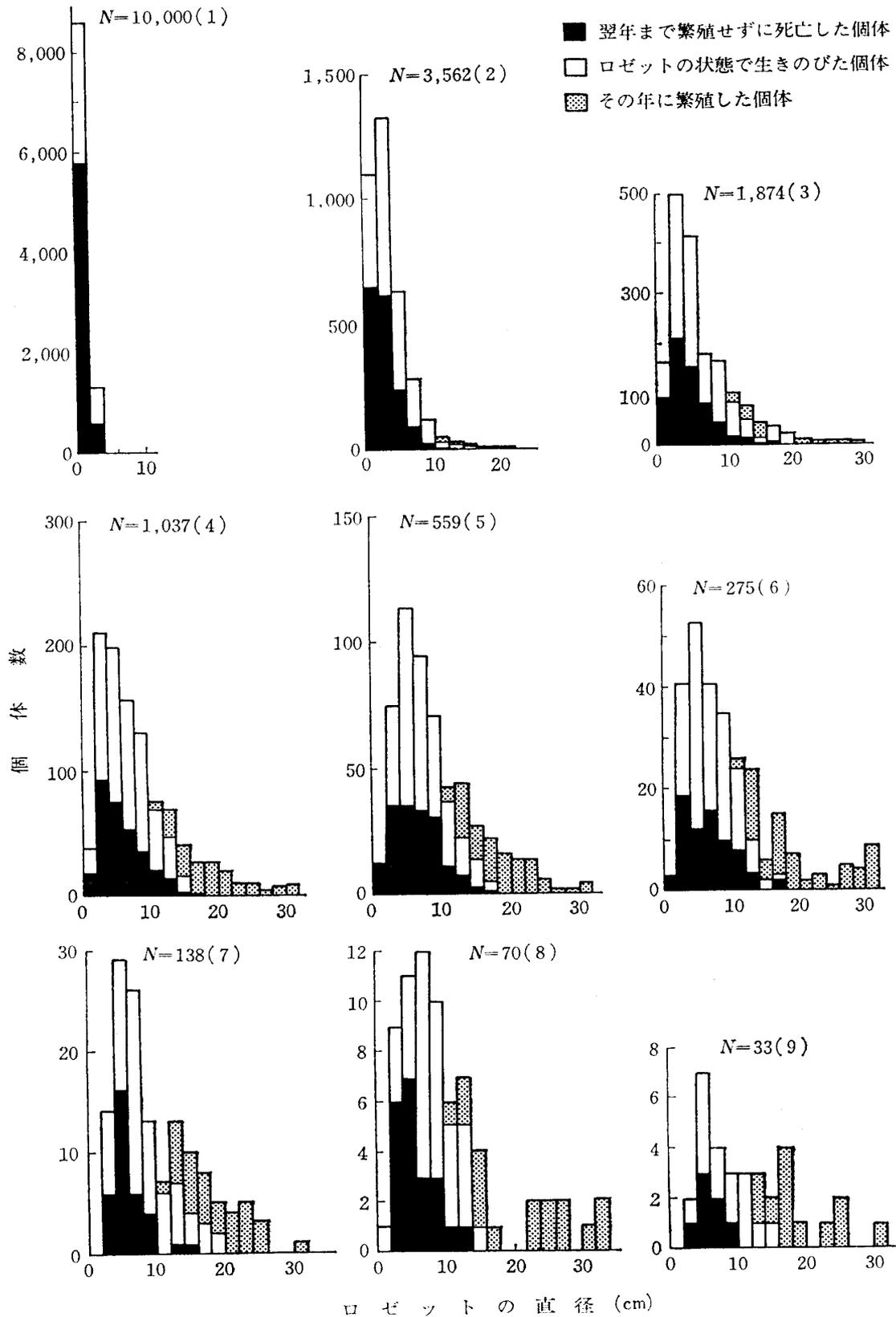


図6 海岸砂丘におけるオオマツヨイグサの同時出生群 (コホート) のロゼットサイズの経年変化のシミュレーション結果 (KACHI & HIROSE 1985)

Nはコホートの個体数, カッコ内の数字はコホートの年齢を示す。

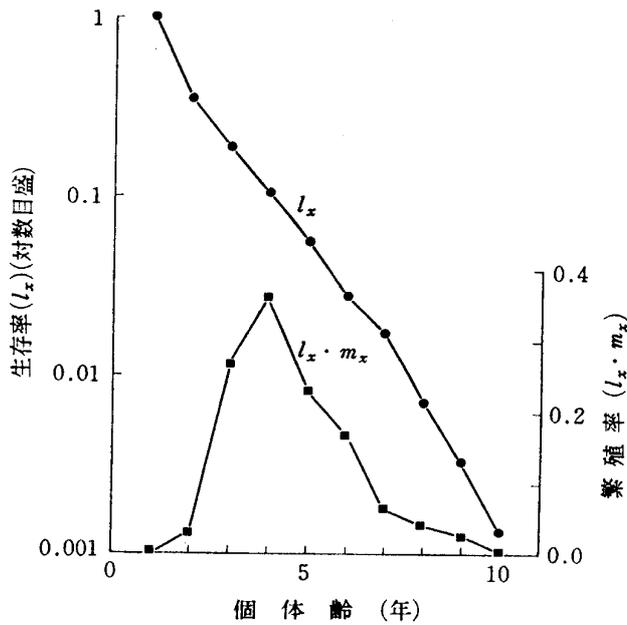


図7 シミュレートされたオオマツヨイグサ個体群の生存曲線 ( $l_x$ ) と繁殖曲線 ( $l_x \cdot m_x$ ) (可知 1984)

程度純増殖率 ( $R_0$ ) に寄与するかを示したものです。図7から読み取れるように3~6年目の個体によって  $R_0$  の約80%が実現されました。

また平均の世代期間 ( $T$ ) は、

$$T = \frac{\sum_{x=0}^{\infty} x l_x m_x}{\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x}$$

で定義されますが、4.7年となりました。一回繁殖型の生物では、世代期間が繁殖齢と同じになりますので、砂丘のオオマツヨイグサは芽ばえてから花をつけるまで平均約5年かかると推定されたわけです。

さて、一定の生存と繁殖のスケジュールのもとで世代を重ねていくと、個体群は一般にある安定な年齢分布構造をとるようになります。この安定年齢分布が実現するとその個体群は一定の増殖率で幾何級数的に増殖することが知られています。この増殖率(有限増殖率 finite rate of increase,  $\lambda$ ) は、次に示すオイラーの式を数値計算によって解いて求めます。

$$1 = \sum_{x=0}^{\infty} \lambda^{-x} l_x m_x$$

シミュレートされた個体群ではこの値は1.04となりました。すなわちこの個体群は安定年齢分布のもとで年4%の割合で増加すると予想されたわけです。 $\lambda$  の自然対数を内的自然増殖率 intrinsic rate of natural increase ( $r$ ) といい、ある一定の生存と繁殖のスケジュールのもとでの個体群の潜在増殖能力の指標として、あるいはそうしたスケジュールを取る個体の適応度 fitness の指標として最もよく使われるものです。私たちのシミュレーションの結果ではその値は0.04となりました。

### 最適繁殖臨界サイズ

繁殖臨界サイズの変化が、砂丘におけるオオマツヨイグサ個体群の生活史スケジュールと内的自然増殖率にどう影響するかをシミュレーションによって調べた結果を表1に示します。シミュレーションでは、臨界サイズ以外のパラメータは全て前述の値に設定しました。表から明らかのように、個体群の内的自然増殖率を最大にする“最適な”繁殖臨界サイズが存在することがわかりました。小さな臨界サイズで繁殖に入るとは、繁殖まで生存する確率が高く、また平均世代期間も短くなるのでこれらの点では個体群の増殖にとって有利なのですが、繁

表1 繁殖臨界サイズの違いがオオマツヨイグサ個体群の生活史スケジュールと内的自然増殖率 ( $r$ ) に与える効果 (KACHI & HIROSE 1985)

臨界 ロゼット サイズ (cm)	定着した 芽生えが 繁殖まで 生きのび る確率	繁殖個体 あたりの 種子生産	世代期間 (年)	内的自然 増殖率 (1/年)
1.0	0.586	17	1.46	-1.366
3.2	0.240	154	2.41	-0.400
5.0	0.163	357	2.92	-0.186
10.0	0.087	1240	4.01	0.014
16.6	0.044	3140	5.09	0.058
32.0	0.010	11020	6.59	0.004

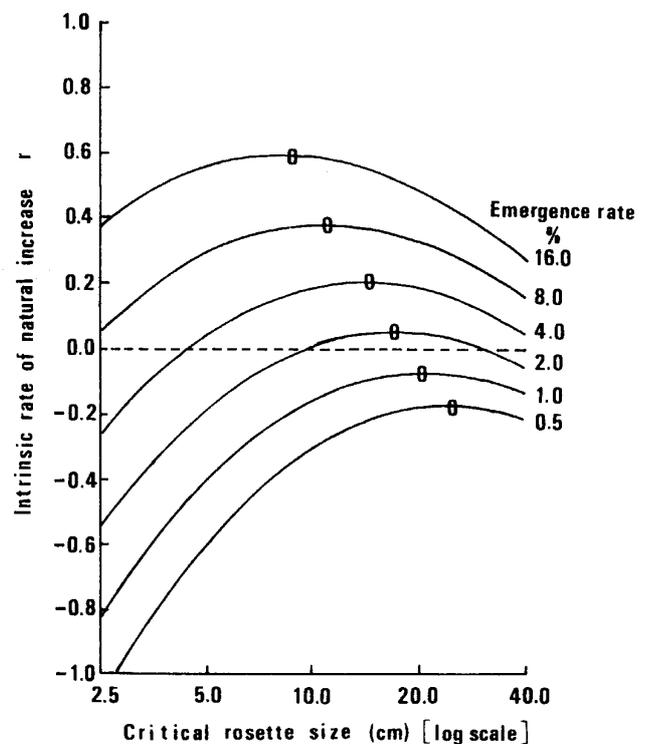


図8 様々な芽生えの出現率のもとでの繁殖臨界サイズに対する内的自然増殖率の関係 (KACHI & HIROSE 1985)

最適臨界サイズを 0 で示す。

殖個体のサイズが小さいために種子生産量 fecundity が低くなってしまいうわけです。逆に臨界サイズが大きいと種子生産量は増えますが、同時に栄養生長期間が長くなり、繁殖まで生き延びる確率が小さくなります。結局、最適な繁殖臨界サイズは、ロゼットの直径で 16.6 cm になりました。この値は砂丘集団で観察された実際の繁殖サイズ (9-23 cm) の範囲内で、しかも 50% が繁殖に入るサイズ (約 14 cm) に近いものでした。

図 8 は、芽生えの出現率を様々な値に設定して、繁殖臨界サイズとその臨界サイズで繁殖した場合に期待される個体群内の自然増殖率 ( $r$ ) との関係シミュレーションによって調べた結果です。 $r$  を最大にする臨界サイズは、芽生えの出現率が低下するにつれて大きくなりました。

また、臨界サイズが大きくなるにつれて、芽生えの出現率の変動に対する内的自然増殖率の変動幅が小さくなりました。芽生えの出現率は、種子の段階から芽生えの段階に移る間の生存率を意味しますから、この結果は、繁殖臨界サイズの大きい個体群は、生活史の初期段階での生存率の変動に対して、臨界サイズの小さい個体群に比べてより安定な個体群動態を示すことを示唆します。

### サイズ依存かエイジ依存か

ところで、オオマツヨイグサの繁殖はなぜエイジ依存ではなくてサイズ依存的に決まっているのでしょうか。私たちは、繁殖に入る臨界点がそれぞれサイズ依存的に決まる場合とエイジ依存的に決まる場合に、ある与えられた芽生えの出現率のもとで期待される最大の内的自然増殖率を、シミュレーションによって求めて比較してみました (表 2)。エイジ依存モデルでは、 $r$  を最大にする最適年齢は芽生えの出現率が高まるにつれて減少しました。この結果は、生活史初期の死亡率が高い環境下では遅い繁殖が選択されるだろうという HIROSE (1983) の理論的予測を支持するものです。

表 2 様々な芽生えの出現率の下での最適繁殖戦略に関するサイズ依存モデルとエイジ依存モデルの比較 (KACHI & HIROSE 1985)

芽生えの出現率 (%)	サイズ依存モデル		エイジ依存モデル	
	最適臨界サイズ (cm)	内的自然増殖率 (1/年)	最適臨界年齢 (年)	内的自然増殖率 (1/年)
0.5	24.5	-0.179	6	-0.287
1.0	20.4	-0.074	6	-0.171
2.0	16.6	0.054	5	-0.035
4.0	14.5	0.209	4	0.125
8.0	11.0	0.384	3	0.306
16.0	8.9	0.593	3	0.537

サイズ依存的繁殖は、どの出現率のもとでもエイジ依存的繁殖に比べて高い最大増殖率を実現しました。この結果は、ロゼットの生長にみられる大きな可塑性によります。ロゼットサイズの個体差が大きいことは、種子生産能力の個体差が大きいことを意味します。小さな個体にとっては、栄養生長段階に留まることによって、将来より高い種子生産をあげることが期待できますが、大きな個体では、そうはいきません。もし、繁殖が臨界エイジによって決まっている場合には、様々な大きさの個体が同時に繁殖に入ることになり、たとえ個体群全体としては最適の繁殖年齢であっても、平均より小さい個体にとっては繁殖の時期が早すぎ、平均より大きい個体にとっては、繁殖の時期が遅すぎるということになります。一方、もし繁殖がサイズ依存的に決まっていれば、平均より小さい個体は栄養生長を続けることによって将来大きな種子生産をあげることが可能になります。これが、サイズ依存的繁殖が、エイジ依存的繁殖に比べて有利な点の一つですが、実はもう一つサイズ依存的繁殖の持つ有利な点があります。それは、変動する環境下で働く選択圧に関するものです。

LEVINS (1968) は、変動する環境の利用のしかたについて、coarse grained と fine grained という区別が重要であることを指摘しました。この問題については、巖佐庸さんが分かりやすい解説を日本語で書いていますのでそれを参照して下さい (巖佐 1982)。結果だけを言いますと、変動する不均一な環境下での平均の個体群増殖率は、fine grained に環境を利用する場合は相乗平均になり、coarse grained に利用する場合は相加平均になるので、前者は後者に比べて平均して高い増殖率を実現できるというものです。

砂丘におけるオオマツヨイグサ個体群の動態を決めているパラメータ、特に芽生えの出現率は大きな年変動を示します。こうした変動する環境下では fine grained にそれを利用するほうが有利です。もし、オオマツヨイグサがエイジ依存的な繁殖様式をとり、しかも埋土種子を持たなければ、コホートの構成個体は同時に繁殖に入るので coarse grained に環境を利用することになります。一方、サイズ依存的繁殖様式をとる場合は、栄養生長の可塑性によってコホートの構成個体は異なった年に繁殖することになり、環境をより fine grained に利用できます。すなわち、サイズ依存的に繁殖する個体はこの点でもエイジ依存的に繁殖する個体に比べて高い適応度を持つと予想されます。

### 謝 辞

この仕事の大部分は東大植物生態研の広瀬忠樹さんとの共同によるものです。同研究室の佐伯敏郎先生をはじめ多くのメンバーから有益な示唆を受けました。また、

国立公害研の戸塚績研究室長は、私にこの研究を遂行する機会を与えて下さいました。星川敏文、井上洋子、石崎泉、伊藤治、可知幸子、北川ひろみ、岡野邦夫、清水英幸、東海林知夫には、炎天下や寒風のなかで根気のいる野外調査の手助けをしていただきました。水戸財務部は、長期間にわたる調査地の使用を許可して下さいました。これらの方々の方々の好意に対して深く感謝致します。

## 引用文献

- GADGIL, M. D. & W. H. BOSSERT 1970. Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.* **104**: 1-24.
- GROSS, K. L. 1981. Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, and *Tragopogon dubius*. *Oecologia* (Berlin) **48**: 209-213.
- HARPER, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* **55**: 247-270.
- HART, R. 1977. Why are biennials so few? *Am. Nat.* **111**: 792-799.
- HIROSE, T. 1983. A graphical analysis of life history evolution in biennial plants. *Bot. Mag. Tokyo* **96**: 37-47.
- HIROSE, T. & N. KACHI 1982. Critical plant size for flowering in biennials with special reference to their distribution in a sand dune system. *Oecologia* (Berlin) **55**: 281-284.
- 巖佐庸 1982. 多型はなぜ生ずるか. 伊藤嘉昭 (著) 社会生態学入門: 動物の繁殖戦略と社会行動, p. 78-95. 東大出版会.
- 可知直毅 1984. 二年生草本の生活. *遺伝* **38**(4):12-18.
- KACHI, N. & T. HIROSE 1979a. Multivariate approaches to the plant communities related with edaphic factors in the dune system at Azigaura, Ibaraki Pref. I. Association-analysis. *Jap. J. Ecol.* **29**: 17-27.
- KACHI, N. & T. HIROSE 1979b. Multivariate approaches to the plant communities related with edaphic factors in the dune system at Azigaura, Ibaraki Pref. II. Ordination. *Jap. J. Ecol.* **29**: 359-368.
- KACHI, N. & T. HIROSE 1983. Bolting induction in *Oenothera erythrosepala* Borbás in relation to rosette size, vernalization and photoperiod. *Oecologia* (Berlin) **60**: 6-9.
- KACHI, N. & T. HIROSE 1985. Population dynamics of *Oenothera glazioviana* in a sand dune system with special reference to adaptive significance of the size-dependent reproduction. *J. Ecol.* **73** (in press).
- KLEMOW, K. W. & D. J. RAYNAL 1983. Population biology of annual plants in a temporally variable habitat. *J. Ecol.* **71**: 691-703.
- LAW, R. 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology* **64**: 224-230.
- LEVINS, R. 1968. Evolution in Changing Environ-

ments: Some Theoretical Explorations. Princeton Univ. Press, Princeton.

- MEIJDEN, E., van der & R. E. van der WAALS-KOOI 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system I. Reproductive strategy and the biennial habit. *J. Ecol.* **67**: 131-153.
- 長田武正 1972. 日本帰化植物図鑑. 254 p. 北隆館.
- RAVEN, P. H., W. DIETRICH & W. STUBBE 1979. An outline of the systematics of *Oenothera* subsect. *Euoenothera* (Onagraceae). *Syst. Bot.* **4**: 242-252.
- SCHAFFER, W. M. 1974a. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am. Nat.* **108**: 783-790.
- 1974b. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*. **55**: 291-303.
- & M. D. GADGILL 1975. Selection for optimal life histories in plants. In: M. L. CODY & J. M. DIAMOND (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, p. 142-157. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- SILVERTOWN, J. W. 1983. Why are biennials sometimes not so few? *Am. Nat.* **121**: 448-453.
- WERNER, P. A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia* (Berlin) **20**: 197-201.

## 〔討 論〕

司会 最初にシミュレーションの問題について質問がありましたら、どうぞ。

森田 (新潟大) 種子生産というのは一つの定数として組み込まれているように思うのです。しかし、定数といっても個体群のサイズに依存していて、密度などによって違ってくると昨日の河野さんの講演にもありました。そうだとすると、開花個体の密度が経年的に変化し、これによって種子生産が変動するとしたら、サイズに依存するだけではないように思うのですが。

可知 密度の効果について言えば、この場合個体がよく散らばっていて、お互いにはリソースに対して競争はないと思います。密度の高い条件であれば、ご指摘のようになっていると思います。何年もデータをとりましたが、回帰直線はほとんど変化なく、むしろ場所による差の方が大きいと思います。たとえば、海よりの集団では開花期に台風が来ると、極端に種子生産が低下しますが、潮風の影響をあまり受けない内陸部ですと、ほぼ一定の値をとります。また、ここで用いたマツヨイグサは自家和合性で、袋かけをしても90%自殖します。富山のオオマツヨイグサは約10%だということで、かなり違います。

**井上（東大）** この砂丘に存在している個体群は、この場所に最適な値で存在していると思われませんが、別の生育地に存在する場合には最適値も変化すると思います。

この際に、戦略としては  $l_x$  に関与するのか、 $m_x$  に関与するのか、どのような変化があると考えられますか。

**可知** 一概には言えませんが、多分両方に関与していると思います。 $m_x$  について言えば、栄養条件とか光条件とかの個体の成長率に関係するようなものが効きます。 $l_x$  については、特に芽生えの段階、それから種子から埋土種子の状態とその時の死亡率が効いてきます。土中でどれだけ生存できるかがキーとなっていて、マツヨイグサの場合でも、この間に生産した種子の98%は芽生えないで死にます。したがって、ほんの2%が芽生えて、このうち約半数がロゼットを形成し、さらに死亡率がかかって成熟に至るわけです。ライフサイクルの中で最大の死亡率がかかっているのが種子の時です。この段階の条件が少し変化すれば、生存曲線は大きく変化することになります。ライフサイクルの初期の死亡率が高くなれば、クリティカルサイズは大きい方へずれ、すなわちもっと大きくなってから繁殖に入るほうが最適になります。次に、栄養条件がもっとよくなり、成長がよくなった場合には、逆にもっと小さい大きさに繁殖に入るほうが最適になります。いろいろなフィールドの環境条件下で、クリティカルサイズを調べますと、上に述べたような理論予想の裏付けができるかもしれません。このためには、デモグラフィックな情報 ( $l_x$ ,  $m_x$ , 生存-繁殖がどう行なわれているか等のデータ) をとらないと簡単には結論を出せません。

**根本（東農大）** ロゼットが一定の大きさに達していないと、長日条件に反応しないということですが、この反応にはロゼット葉が直立しているか寝た状態かが関係する可能性があるかもしれません。そうだとすると、ロゼットの直径ばかりでなく葉の傾きとかも重要だと思われれます。

**可知** ロゼットの直径は抽だいし始めた時に測定しています。日長を感受するのはそれ以前の4月中・下旬と思われる。この時にはロゼットは寝た状態です。その後、葉は直立してきて、充分反応の進んだ個体ではさらに抽だいますが、そうでない個体は中止してもともどってしまうようです。

**三吉（東北大農研）** 次のシーズンまでに種子の98%は死滅するということでしたが、その裏付けはどのように行なったのでしょうか。花芽分化とその後の花茎の伸長という二つの相があると思いますが、花芽分化したものはすべて抽だいするのでしょうか。また、それに長日とか低温条件が関与しているのでしょうか。

**可知** 埋土種子の死亡率が非常に高い理由は、次のように考えられます。マツヨイグサの種子は適当な温度・光・水さえあれば、すべて発芽し休眠性がありません。また、低温処理をされると暗所でも発芽するようになり、越冬すれば土中でも発芽します。したがって、こうした生理的な性質からして、長く土中にとどまっていることはできません。フィールドにおける実験でもこのことは観察できました。

**司会** ご講演どうもありがとうございました。