

草本植物における生活史の進化

— 個体群統計学的アプローチの重要性 —

可 知 直 毅
(東京都立大学理学部)

はじめに

生活史の進化を論ずるためには1960年代～1970年代に発表された記念碑的ないくつかの研究を無視することはできない。たとえば, MacArthur & Wilson (1967) による r-K 淘汰説や Cole (1954) や Gadgil & Bossert (1970) による生活史戦略の考え方とそれにつづく理論的考察 (Schaffer, 1974; Schaffer & Gadgil, 1975; Schaffer, 1977), それらのパラダイムにのっとった実証的な研究 (Abrahamson & Gadgil, 1973; Gadgil & Solbrig, 1972; Schaffer & Schaffer, 1979; Young, 1990), Pianka (1970) の r-K 連続体説や当座の繁殖努力と生存率とのトレードオフ (Pianka, 1976, 1978), Harper (1967) の個体群生態学に対するダーウィンのアプローチの提唱とそれにつづく一連の研究 (Harper, 1977), Grime による C-S-R 生存戦略モデル (Grime, 1977, 1979; Grime, Hodgeson & Hunt, 1988) などがあげられる。これらについてはすでに日本語で書かれたすぐれた総説や教科書も多い (河野, 1984a,b; 伊藤ら, 1992) ので割愛するが, これから生活史の進化を研究しようとする人は是非原著にも当たられることをお勧めする。

1996年3月末の第43回日本生態学会で行われた自由式シンポジウム「個体群研究のフロンティア」には予想をはるかに上回る参加があった。日本の動物生態学の分野では近年個体群生態学が低調であるという認識から, 若い世代の人に個体群生態学の面白さや生態学を研究する上での意義を伝えることがこのシンポジウムの目的であった。一方, 植物生態学の分野ではそれまでに発行された「種生物学研究」や Plant Species Biology, 河野の編著による2冊の本 (河野, 1984a,b) などでも明らかになように個体群研究は日本の植物生態学のひとつの核になっていた。しかし, 植物の個体群統計の情報が蓄積する一方で, それらの情報から適応度を計算し, 生活史の進化を解析した研究例は意外に少ない。その理由として, 個体の適応度の尺度として最も一般的に使われる内的自然増殖率の推定が多くの植物では困難であることがあげられる。具体的には, (1) 植物の成長にみられる大きな可塑性のために同時出生群 cohort に属する個体

であっても適応度の要素である生存率や種子生産量が大きく異なる, (2) 栄養繁殖をする植物では遺伝的な個体 (ジェネット genets) と生理的に独立した個体 (栄養繁殖によって作られたラメット ramets 由来の個体を含む) とが必ずしも一致しない, (3) 一口に栄養繁殖といってもその様式にはさまざまなものがある, (4) 固着性の植物では個体数を数えやすいという利点はあるが, 同時に個体の運命は環境の時間的空間的変動や局所的な密度に大きく影響され, 個体分布の空間構造を無視できない, (5) 種子の生存率や種子の分散範囲, 埋土種子の動態など種子期の個体群統計の情報を得ることが難しいなどである。しかし, 過去数年間にこれらの困難は着実に克服されつつあり, 個体群統計にもとづいて個体の適応度を直接推定し, その進化的な意義をさぐる「生活史の進化」に関する研究が爆発的な勢いで発表される兆しも見られる。この総説では, 上記の困難をいかに克服しながら植物の生活史の進化に対する理解を深めてきたかについて, 私と私の共同研究者である西谷里美氏と高田壮則氏の研究を中心に紹介する。

適応度を個体群統計から推定する

生物が生まれてから死ぬまでの生存と繁殖のスケジュールを生活史という。生物の形態が進化するように生物の生活の仕方 (生活史) もまた進化する。この生活史の進化を理解するために個体群統計 demography が有効であるという主張は, アメリカの生態学者 LaMontCole (1954) によって Quarterly Review of Biology 誌上において展開された。異なる生活史, すなわち異なる生存と繁殖のスケジュールを示す生物は, 異なる増殖率をもつはずである。生物が毎世代同じ生活史, すなわち一定の生存と繁殖のスケジュールをとるとすると, その個体群は一定の率 (期間増加率) で増殖するようになる。この期間増加率の自然対数を内的自然増殖率とよぶ。伝統的な生命表解析では, 齢別生存率 (l_x) と齢別繁殖率 (m_x) を個体群統計のデータから求め, これらを用いて以下のオイラーの式を使って内的自然増殖率 (r) を計算する。

$$\sum_{x=0}^{\infty} \exp(-rx) \cdot l_x \cdot m_x = 1$$

このようにして得られた r を適応度の尺度として採用するのである。考えられる生活史のすべてに対応する r を計算することができれば、最適な（すなわち最も r の高い）生活史が明らかになる。こうして、どのような環境下でどのような生活史をとる生物が自然淘汰によって進化し得るかを議論することができるわけである。以下では海岸砂丘に生育するオオマツヨイグサ *Oenothera glazioviana* について個体群統計から推定された内的自然増殖率によって二年草の生活史の進化を解析した研究を紹介する。なお、この研究の詳細はすでに種生物学研究など（可知, 1986; Kachi & Hirose, 1985）で報告したのでここでは具体的な研究の進め方に焦点をあてて述べる。

オオマツヨイグサの個体群統計

オオマツヨイグサは、もともとヨーロッパで作られた園芸植物で、明治初期に北アメリカを経由して日本に入ったと言われる。現在は帰化植物として日本全土に分布し、河川敷、海岸砂丘、干拓地などのやせ地でしばしば大群落を形成する。オオマツヨイグサは一回繁殖型の生活史を示す。普通、秋か春に発芽し、ロゼットで栄養成長期を過ごした後、初夏に抽だい bolting し、開花結実して枯死する。オオマツヨイグサの野外個体群では、初夏になっても花茎を立てないロゼット個体が見られるのが普通である。とくに貧栄養な立地では、花茎を立てている繁殖個体の方がロゼット個体よりずっと少ない。たとえば、茨城県の阿字ヶ浦砂丘の個体群では、繁殖個体の割合は全体の1～2割にすぎなかった（Kachi & Hirose, 1983）。これは、ある大きさ以上にまで成長したロゼットのみが抽だいし開花するためである。オオマツヨイグサの場合、この繁殖臨界サイズはロゼットの直径で約10cmであった。海岸砂丘のように植物の成長に必要な養分がきわめて乏しい生育地ではロゼットの成長が遅いため、個体群の大部分が小さい個体によって占められ、これらは初夏になっても抽だいしないのである。サイズ依存的な繁殖様式をもつため生育環境によって繁殖齢が変化する二年草を可変性二年草 facultative biennials とよぶ。これに対して、一年目の生育シーズンをロゼットで過ごし、二年目のシーズンに繁殖する字句どおりの二年草を真性二年草 obligate biennials とよぶ。これまでにその生活史が調べられた二年草の多くは可変性二年草である。字句通りの三年草や四年草なども実在する可能性はあるが、実証的な報告はない。なお、1980年代前半までに発表された二年草の生活史の

進化に関する研究についてはすでに発表した総説で詳しく解説したのでそれらを参照されたい（可知, 1986; Kachi, 1990）。

私が調査地として選んだのは茨城県東海村の南につづく阿字ヶ浦の海岸砂丘である。阿字ヶ浦周辺は、第二次大戦中は陸軍が飛行場として、大戦後は米軍の射爆場として使われたため、長く一般の立ち入りが制限されてきた。そのため、海岸の第一砂丘から内陸のクロマツ林まで自然に近い砂丘植生が残っていた。砂丘は植物の個体群研究のフィールドに好適な特徴をいくつももっている。まず、海岸砂丘の土壌は単粒構造の砂であり、調査による踏みつけなどによって土壌が固くなることがない。また、植物の地下部を堀取るのも容易である。また砂丘は普通きわめて貧栄養で植生もまばらであるため、相互被陰など植物個体間の相互作用の影響が小さい。すなわち、個体群の空間構造の効果が小さいため動物生態学で発展した個体群統計の理論や手法をそのまま応用できる。なにより植生が単純なため、野外での生態現象に対して生態学的な直感が働きやすい。このような利点をもつため、多くの優れた植物の個体群研究が砂丘をフィールドにして行われてきた（Keddy, 1982; van der Meijden & Waals-Kooi, 1979; de Jong & Klinkhamer, 1988; Watkinson, 1978a,b; Watkinson & Harper, 1978）。

可変性二年草はふつう種子のみによって繁殖するため、遺伝的な個体（ジェネット）と生理的な個体に対応しており個体性が明確である。また、一回繁殖型で寿命も比較的短いなど、個体群統計の研究材料として好都合な特徴を備えている。植物は動物に比べて個体の成長に大きな可塑性を示すのが一般的であり、個体の適応度に影響する生存率や繁殖率（種子生産量）は個体サイズと密接に関係している場合が多い。したがって、植物の個体群統計においては個体数とともに個体サイズの測定が重要である。可変性二年草の栄養成長期のロゼットは平面的に広がるためロゼットの直径を指標にして個体サイズを表現できる。この点でも可変性二年草は個体群生態学に向けた材料といえる。

海岸砂丘においてオオマツヨイグサの個体群動態を調査することは、偶発的な事故によって調査地が大きな攪乱を受けなければ、技術的にはそれほど難しいことではなかった。調査区を設定し、ロゼット個体をマークするかその位置を方眼紙にマップして定期的に生存とロゼットの成長を測定する。繁殖して種子を生産した場合は、その種子生産量を個体ごとに推定すればよい。重要なことは、生活史をいくつかの段階に分けた時に、ある段階から次の段階にうつる個体の割合やそれに影響する植物側の要因とその変動の程度、それらに影響する環境条件を明らかにすることである。そのためには、生活史の各

段階でキーとなる要因を抽出し、その要因が個体の適度成分（生存率や種子生産量など）にどう作用するかを、その変動も含めて調査する必要がある。オオマツヨイグサの場合は、埋土種子の寿命、芽生えの出現率と成長率、ロゼットの生存率と成長率のサイズ依存性、繁殖臨界サイズ、種子生産量とロゼットサイズとの関係などがその生活史を決める重要な要因である。この様に、オオマツヨイグサの生活史を一旦いくつかの過程に分解して記述し、それらを再構築すれば、海岸砂丘の環境で期待されるオオマツヨイグサの平均的な個体群動態を推定することができる。この際に有用なのが計算機によるシミュレーション・モデルである。個体群統計にもとづく生活史の進化の研究にとって計算機シミュレーションはきわめて有効な武器である（Hamilton *et al.*, 1987; de Kroon *et al.*, 1987; Calvo, 1993; Nishitani *et al.*, 1995）。ただし、ここでいうシミュレーションとは現実の植物の個体群統計の情報にもとづいたもので解析的なものではない。私が用いたシミュレーション・モデル（Kachi & Hirose, 1985）では、現実にあわせたサイズ分布をもつ10000個の芽生えの同齡集団を初期条件として想定した。つぎに各個体の生存率や成長率および繁殖の確率がサイズに依存して決まると仮定して、各個体の運命を計算機の中で追跡した。こうして、年齢別生存率（ l_x ）と年齢別繁殖率（ m_x ）を求め、オイラーの式から内的自然増殖率（ r ）を計算した。すなわち、計算機の中の仮想個体群について伝統的な生命表解析を行ったわけである。私は大型計算機を用いたが、現在ではパーソナルコンピュータでも同様な計算は十分可能である。

生活史の主要なイベントを組み込んだ個体群動態のシミュレーション・モデルができれば、次にやることは注目する生活史パラメータを動かしてその結果生活史がどう変わり、結果として内的自然増殖率にどう影響するかを解析することである。これによって、現実の植物の示す生活史が、とりうる生活史の中で最適なものであるかどうかを検討できる。もちろん現実の植物がシミュレーション・モデルから予想される最適な生活史をとっているとは限らない。モデルはあくまでも植物の生活史を理解するためのひとつの「ものさし」にすぎない。しかし、どのようなものさしを使うかというところに研究者の生態学的な感性が光るのである。

オオマツヨイグサの個体群について、繁殖に入る臨界ロゼットサイズの違いが内的自然増殖率にどう影響するかを上記のシミュレーション・モデルによって解析してみた。その結果、内的自然増殖率を最大にする最適な臨界ロゼットサイズは直径で約15cmであることがわかった（Kachi & Hirose, 1985）。繁殖に入るための臨界ロゼットサイズが大きいと、個体あたりの種子生産量は

大きい、その大きさにまで成長するには長い年数がかかるので繁殖までの生存率は低下する。逆に臨界ロゼットサイズが小さいと早く繁殖できるので繁殖までの生存率は高いが個体あたりの種子生産量は低い。これらのバランスによって最適な繁殖臨界サイズが決まるのである。実際の自然集団で観察された繁殖臨界サイズは10cm～25cmであり、50%の個体が繁殖する臨界サイズは16cmであった。この平均繁殖臨界サイズは、先のシミュレーションで明らかになった最適繁殖臨界サイズ（直径約15cm）にきわめて近い。すなわち、オオマツヨイグサの砂丘自然個体群は、最適に近い繁殖のスケジュールをとっていたといえる。

種子繁殖と栄養繁殖への最適な資源分配 推移行列モデルの応用

前節では単純な生活史をとる可変性二年草の生活史の進化について論じた。この節ではより複雑な生活史、すなわち種子繁殖と栄養繁殖を同時に行なう多年草の生活史の進化について考える。複雑な生活史をもつ植物の個体群動態を記述し、その適応度を計算するための道具として、とくに推移行列モデルの有用性を主張したい。推移行列モデルの理論的側面については、前述のCaswell（1989）の教科書がバイブルとなっている。また、シルバータウンの教科書（Silvertown, 1987）の日本語訳（1992）に高田による解説がある。さらに最近の進歩についてはGroenendaal（1994）、Vantenderen（1995）、高田（1990）、Takada（1995）、Takada & Nakajima（1992, 1996）などを参照されたい。近年、植物の個体群統計に関する論文は増加傾向にあるが、その多くが推移行列を解析手段に用いており、推移行列モデルは伝統的な生命表解析にかわる個体群統計の常套手段となっている（Calvo, 1993; Enright *et al.*, 1995; Ferriere & Clobert, 1992; Kalisz & Mcpeek, 1992; Lesica & Shelly, 1995; Shea *et al.*, 1994; Silvertown *et al.*, 1993; Takada, 1995）。以下では西谷らによって研究された温帯林の林床に生育するキク科の多年草ヤブレガサ *Syneilesis palmata* の生活史の進化について述べる。

ヤブレガサの生活史と行列モデル

一回繁殖型の生活史をとらない多くの多年生植物は、種子だけでなく地下茎やムカゴなどの栄養繁殖体によっても繁殖する。この時親個体は自分のもっている資源を種子繁殖と栄養繁殖にそれぞれある割合で分配する。そこで、この分配率を生活史形質と考えてその適応的意義を考えることができる。一般に種子は地下茎などの栄養

繁殖体よりも小型であり、そのために生存率が低く繁殖に至るまでに長い年月を要する。にもかかわらず、多くの多年草が種子繁殖を行うのはなぜであろうか。この問題に対する西谷らの挑戦を以下に紹介する。なお、調査方法や行列モデルの構築法、数学的な基礎については高田・西谷(1994)、Nishitani & Kimura (1993, 1995)、Nishitani *et al.* (1995)、Takada & Nakajima (1996) に詳述されている。

ヤブレガサの実生は本葉を1枚もつ幼個体となり、この状態で何年間か成長する。やがてあるサイズ以上になると花茎を立てて種子繁殖を行なう。種子繁殖と同時に地下部に栄養繁殖体を普通2個つくり、その栄養繁殖体から新たな幼個体が作られる。自然集団では、親が繁殖に使える資源(同化産物)のうち乾重割合にして種子繁殖に20~40%、栄養繁殖に60~80%を分配する。栄養繁殖体は種子に比べて大きいため、生存率も高く繁殖に至るまでにかかる時間も短い。しかし、種子に比べてはるかに少ない数しか生産できない。また、栄養繁殖体は親個体の近くに作られるので、栄養繁殖を繰り返すと、個体密度が増加し、生存率や個体の成長率に負の密度効果が働く可能性がある。このように、種子繁殖と栄養繁殖には適応的に一長一短があり、その環境に応じて栄養

繁殖と種子繁殖への最適な分配率が決まると予想される(Harada & Iwasa, 1994, 1996; Matsuda & Harada, 1990)。

西谷は東京大学千葉演習林で、ヤブレガサ個体のサイズと生存および繁殖の追跡調査を行い、その生活史を記述する推移行列を得た。推移行列は、ある生活史段階の個体が翌年どの生活史段階に推移するかを表現したものである。図1はそれを簡略化して示したものである。翌年、実生(S)は a_{JS} という確率で翌年幼個体(J)になり、幼個体は a_{FJ} の確率で繁殖する。繁殖した個体は翌年に v 個の栄養繁殖体由来の子を残し、 f 個の実生を残す。このように推移行列モデルは、込み入った生存と繁殖のスジュールを見通しよく表現することができる。この行列の主固有値の自然対数は一般に良く用いられる適応の尺度である内的自然増殖率(r)を表している(Caswell, 1989)。

種子の生存率の低さや長い前繁殖期間などは、生産種子数の多さによって補償されている可能性がある。その場合、ある割合で種子と栄養繁殖体に投資する時に適応度が最大となるかもしれない。これを検証するためには、種子と栄養繁殖体への資源の分配率が異なるさまざまな生活史を想定してそれぞれに対応した推移行列の主固有値を比較すればよい。Nishitani *et al.* (1995) は、上記のヤブレガサ個体群では無性繁殖体のみを作る場合に最も主固有値が高くなり、種子への分配率を高めるにつれて主固有値が減少することを示した。この結果は、種子の生存や成長が栄養繁殖体に比べて著しく悪く、生産種子数の多さによってその不利を補えないことを意味している。

密度効果の解析と種子散布の意義

多くの多年草では、栄養繁殖体の分散力は種子に比べて乏しい。そのため、栄養繁殖を続けると局所的に個体群密度が高まるため、生存率が低下したり成長率が抑制される可能性がある。推移行列のパラメータに負の密度効果が働く時、個体群は無限に増殖することではなく、ある定常密度で安定する。この時どのような生活史をとる場合も最終的には内的自然増殖率は0になるためこれを適応度の尺度として使うことはできない。Takada & Nakajima (1992) は負の密度効果が働く環境においては最も高い平衡個体群密度(K)を維持できるように戦略が最適であることを理論的に示した。そこで、西谷らは先の行列モデルに密度効果を組み込み、 K を適応度の指標として種子繁殖と栄養繁殖の資源分配にはたらく選択圧を解析している(高田・西谷, 1994; 西谷, 未発表)。図2はこのモデルの構造を簡略化して示したものである。このモデルでは種子由来の子と栄養繁

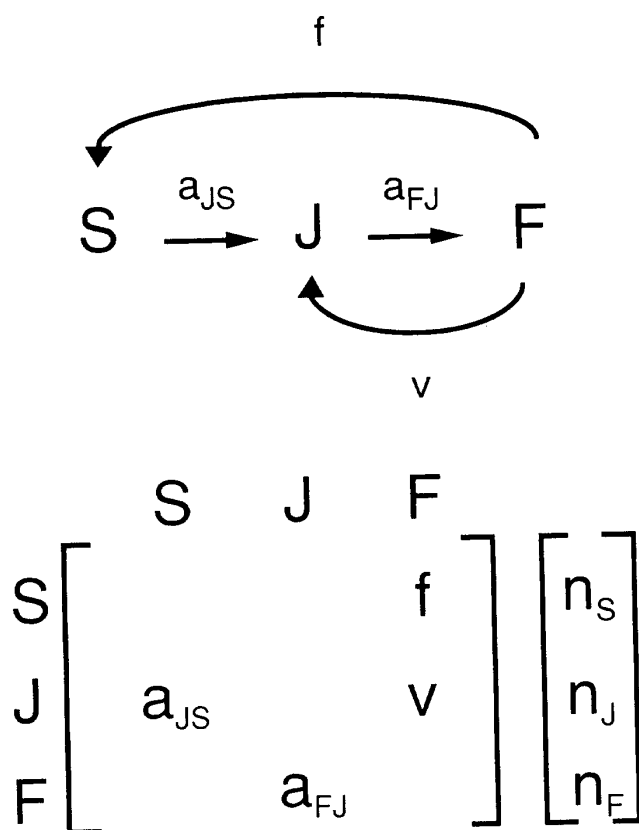


図1. ヤブレガサの生活史のモデル(上図)とその推移行列(下図)(西谷の原図を一部改変)。

Sは当年生実生、Jは非繁殖個体、Fは繁殖個体を表す。矢印に付された記号は推移確率を意味する。

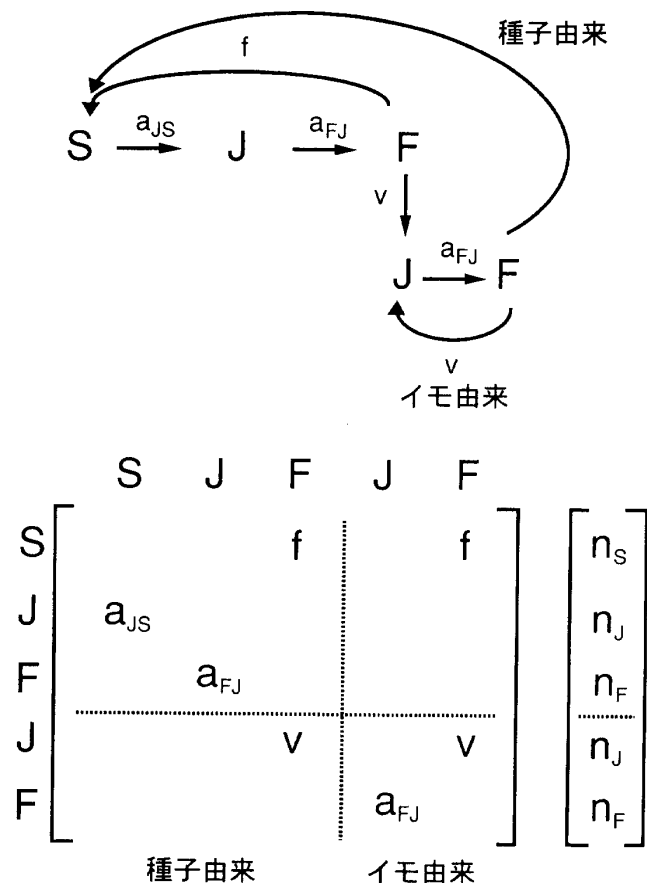


図2. 種子に由来する個体と、栄養繁殖体（イモ）に由来する個体を区別して扱ったヤブレガサの生活史のモデル（上図）とその推移行列（下図）（西谷の原図を一部改変）。

Sは当年生実生、Jは非繁殖個体、Fは繁殖個体を表す。矢印に付された記号は推移確率を意味する。

殖体由来の子を識別して記述してある。栄養繁殖体由来の子Jは翌年に a_{FJ} の確率で繁殖個体になり、繁殖個体はその次の年に v 個の栄養繁殖体由来の子を作る。推移行列中左3列が種子由来の子の運命を、右2列が栄養繁殖体由来の子の運命を示している。ここで、栄養繁殖由来の子と種子繁殖由来の子に対する負の密度効果の効きかたとしてもっとも極端な場合を考える。すなわち、栄養繁殖体由来の子にのみ負の密度効果が働き、種子繁殖由来の子には密度効果が働かないと仮定するわけである。具体的には図2に示した行列中、右2列にある f , v , a_{FJ} を栄養繁殖体由来の子の総数 ($n_J + n_F$) の減少関数として与える。そして、種子繁殖と栄養繁殖へのそれぞれの分配割合をいろいろにかえた生活史行列について平衡個体群密度 (K) を計算した。その結果、100%栄養繁殖に投資する場合に平衡個体群密度は最大になると予想された。また、100%種子繁殖する場合は密度効果が働かないため推移行列の固有値が計算できる。しかし、この固有値は1より小さく（したがって $r < 0$ ）な

り個体群は絶滅すると予想された。

これまで考えてきたのは、安定した林床に成立するヤブレガサの局所個体群の動態である。ヤブレガサの種子は冠毛を持っており、局所個体群の外に散布されて新たな生育地を獲得する可能性がある。散布された場所が林床の場合は、たとえ種子由来の子に負の密度効果がかからないとしても、その新たな生育地で平衡個体群密度を最大化するには栄養繁殖だけをすべきであるというのが西谷らのシミュレーションの結論であった。したがって、種子による分散の積極的な意義のひとつは、芽生えや幼個体の生存率や成長率が林床環境下よりはるかに高くなる環境に種子が到達することにあると考えられる。実際、種間・種内の競争がない環境下での芽生えの生存率と成長率を用い、かつ密度効果が働かないと仮定すると、林冠が開いた場所では個体群の内的自然増殖率は100%種子繁殖した場合に最大になった（Nishitani *et al.*, 1995）。しかし、上記の条件は現実にはおこりにくいであろう。なぜなら、林冠が空いた明るい林床では植物の成長が早く、小さな芽生えはそれらの植物に被陰され成長や生存が制限される場合が多いからである。種子分散のもうひとつの意義は、大きな攪乱による局所個体群の絶滅がおこる場合に、その局所個体群の外に新たな子孫を逃避させることである。上記の種子分散の意義を検証するためには、局所個体群の集合としてのメタ個体群の動態に関する個体群統計の研究が不可欠である。しかし、実証的な研究にもとづく情報はまだ限られている（Husband & Barret, 1996）。

生活史進化の条件

個体群統計にもとづく生活史進化の研究では、注目する生活史特性が変化した時に適応度がどの程度影響を受けるかを解析するのが一般的である。その際にそうした変化が現実の生物でも起こりうるかどうかを検討することは重要である。これにはふたつの検討内容が含まれる。ひとつはその生活史パラメータが遺伝的な基礎をもっているかという点である。遺伝しない形質は自然選択によって進化することはない。生活史形質の遺伝的な基礎を実証するには集団遺伝学、とくに量的遺伝学的な解析が必要である。量的遺伝学の理論的な側面についてはFalconer（1989）の教科書（邦訳：田中・野村，1993）やMaynard Smith（1989）の教科書（邦訳：巖佐・原田，1995）が参考になる。量的遺伝学の手法を用いた植物の生活史の研究は今後飛躍的な発展が期待できる分野である（Vantienderen, 1992; Bennington & McGraw, 1995; Shibaike *et al.*, 1996）。また種間比較によっても生活史形質の進化の過程を推定することができる。日本では粕谷ら（粕谷 1995; Harvey

& Pagel, 1991; 邦訳: 粕谷, 1996) によって精力的に紹介されてきたが, 植物の生活史特性の種間比較も現在実証の段階へと進みつつある (Eriksson, 1992; Sakai, 1996)。

もうひとつの検討課題は生活史特性の生理的基礎である。植物が実際に取りうる生活史形質はさまざまな生理的制約を受ける。これを考慮せずに個体群動態モデルをつくると, 非現実的な条件を仮定してしまうことがある。たとえば, 可変性二年草の繁殖のタイミングの進化を論ずるには, 最適繁殖齢ではなく最適繁殖サイズを問題にすべきである。なぜなら, 可変性二年草の抽だいのタイミングはサイズと関係しているという生理的な制約があるからである。一般に二年草や越年草が繁殖するためにはロゼットの頂端分裂組織が冬の低温にさらされた後に長日条件のもとにおかれる必要がある。オオマツヨイグサでは, 実験的にロゼットを覆ってロゼットの中心部を長日条件に, 中心部以外を短日条件にさらすと, 本来抽だいするはずの大きなロゼットであっても抽だいない (Kachi & Hirose, 1983)。これは, 長日の日長刺激を受けるためには, ある一定量以上の葉 (ロゼットの直径で10 cm 以上に相当する葉量) を必要とすることによる。アメリカの放棄畑跡地に出現するオニナベナ *Dipsacus sylvestris* やオランダの海岸砂丘に自生する *Cynoglossum officinale* でも (de Jong *et al.*, 1986; Werner, 1975), ロゼットが一定以上の大きさにならないと繁殖しない点では同じである。しかし, これらの植物では春のロゼットサイズではなく前年の秋のロゼットサイズが関係している。このように, どの時期のロゼットサイズに依存しているかは抽だいをひきおこす生理的な機構によって異なる。そのため, 個体群動態モデルを構築する場合, 抽だいが決定される時期, あるいはその時期になるべく近い時期のロゼットサイズをパラメータとして組み込むことが重要である。

変動する環境下での生活史の進化

これまでの多くの生活史進化の研究では一定の生存と繁殖のスケジュールのもとで期待される内的自然増殖率を適応度の尺度として採用してきた。しかし, 現実には環境は年ごとに変動し, それに応じて生存率や種子生産量も変動するのが普通である。変動する環境での適応度の尺度としては, 長期間の平均的な増殖速度や積算の子の数などが考えられる。ここでもシミュレーション・モデルは有用である。たとえば, 前述のオオマツヨイグサ個体群のシミュレーション・モデルを改変し, 実生の出現率がよい年と悪い年がそれぞれ50%の確率でくるような環境での個体群動態を予測することができる。ここ

でいう出現率とは, ある年に生産された種子が, 翌年に芽生えとして定着できる確率のことである。シミュレーションでは, 10000個の芽生え集団を初期条件として与え, 以後毎年各個体の生存と成長, および繁殖の有無を追跡した。繁殖した個体については生産した種子数を計算し, その数に翌年の出現率をかけて新たな芽生え集団の個体数を求めた。さらに, その芽生え集団の運命についても同様に追跡した。このようにして30年間にこの個体群が生産した積算の種子数を計算した。図3はさまざまな繁殖臨界サイズをもつ個体群について上記のシミュレーションを20回繰り返した時の30年間の積算種子生産数の平均を示したものである。どの繁殖サイズでも発芽率が2%で一定の時に積算種子生産量が最も高く, 発芽率の年変動が大きくなればなるほど積算の種子生産も低下した。一方, 積算の種子生産を最大にする最適な繁殖サイズは, 発芽率の年変動の程度によらずほぼ一定であった。

変動する環境下での適応度の尺度として, 積算の種子数や平均の増殖速度以外に個体群の絶滅確率が考えられる。推移確率行列モデルを用いると, 絶滅した個体群だけについての平均絶滅時間を解析的に計算することがで

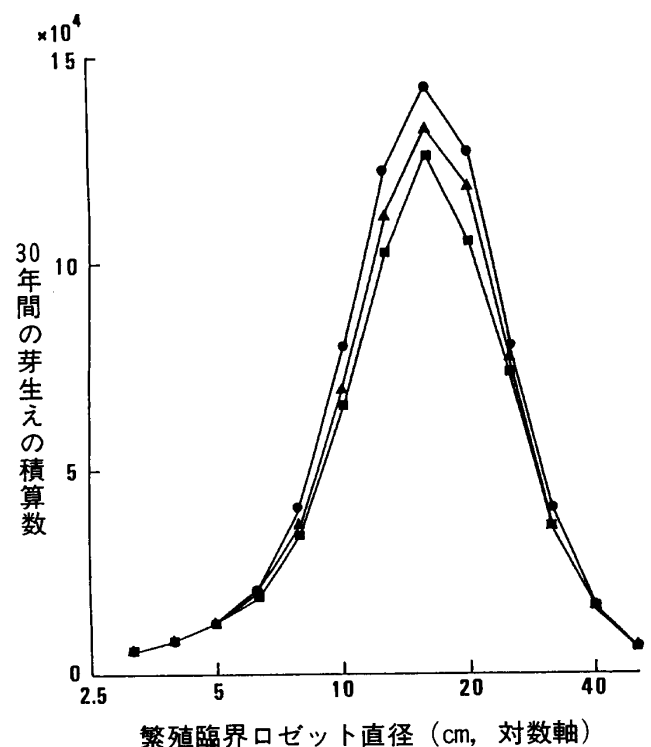


図3. さまざまな繁殖サイズ (ロゼット・サイズ) を想定した個体群における, 積算総種子生産数と繁殖サイズとの関係 (可知原図)。

積算総種子生産数は, 芽生えの出現率が年変動する条件下で個体群をシミュレーション・モデルにより30年間追跡し, その間に生産された種子生産数から計算した。

●: 年変動なし (2%), ▲: 1%と2%の年が50%の確率で出現する場合, ■: 0.5%と3.5%の年が50%の確率で出現する場合。

きる (Caswell, 1989). しかし, これは絶滅しなかった個体群を考慮していないため, その生活史の適応度の尺度としては不適當である. もし, 初期の個体群のサイズ (あるいは年齢) 分布, 環境のよい年と悪い年の出現頻度およびそれぞれの年の推移確率行列から絶滅確率を解析的に求めることができれば, 推移確率行列モデルの有用性はさらに高まるであろう (Tuljapurker, 1990).

お わ り に

この小論では, 生活史の進化に対する個体群統計にもとづくアプローチについて, 筆者らの可変性二年草の研究と西谷らの林床の多年草の研究を中心に振り返った. 生活史の進化を考える上で重要でありながら取り上げなかったテーマも多い. たとえば, 本稿で解説したヤブレガサの個体群動態モデルでは, 親の分身ともいえる栄養繁殖体由来の子と種子繁殖という有性生殖の結果つくられた子を, とともに1個体として同等に扱っている. 有性生殖の結果できた子が遺伝的な意味で本来の子であるとする, 栄養繁殖体だけで増えていたのでは, 個体サイズが増大するだけでジェネットは1個のままである (Eriksson, 1993). 有性生殖に由来する個々のジェネットはふつう遺伝的に異なっており, 生存や繁殖などの個体群統計的な特性も異なる可能性がある. そこで, 種子由来の子であるジェネット数の増殖速度あるいはその平衡個体群密度を最大にするように選択圧が働くかもしれない. この考えの妥当性を検討するためには, 有性生殖の意義を明らかにしなければならない. 有性生殖の進化的な意義については, 矢原 (1995) およびその第2章の参考文献を参照されたい. いずれにしろ, ジェネットとラメットの二重構造をもつ多年生草本の個体群動態の実証的研究は, 植物の生活史の進化に対するわれわれの理解をさらに深めてくれるであろう (Eriksson, 1994; Hamilton *et al.*, 1987; Watkinson & Powell, 1993).

また, 埋土種子集団の動態も植物の生活史進化を考える上で重要である. この問題に関する実証的な研究が最近矢継ぎ早に発表されているので以下に簡単に紹介する. Kalisz & Mcpeek (1992) は越年草の *Collinsia verna* について年齢構造のある種子バンクを考慮したマトリックス・モデルをつくり, 変動する環境では種子バンクが個体群の安定化に重要であることを定量的に示した. Evans & Cabin (1995) は, ある年に生産された種子集団が異なる環境の年に発芽する場合は異なる選択圧を受けると予想されるため, もし発芽特性と発芽後の表現形質との間に遺伝相関があれば, 発芽した個体に働く選択圧が発芽特性の進化に影響する可能性を示唆し

た. 彼らはアブラナ科の多年草 *Lesquerella fendleri* を材料にした人為選択実験によって上記の可能性を追求した.

DNA やアイソザイムなどの遺伝マーカーを用いることによって, 植物集団の遺伝的構造や (Alvarezbuylly & Garay, 1994; Alvarezbuylly *et al.*, 1996; Eriksson & Bremer, 1993), 地域個体群間の種子散布や花粉媒介など (Young & Schmitt, 1995), これまで実測や定量化が困難であった個体群動態のパラメータの推定も可能になってきた. これらの知見と技術に支えられた植物の生活史進化の研究の新たな展開が期待される (Orive, 1995). こうした研究の詳細については本号に掲載されている他の総説を参照されたい. また, 遺伝マーカーを武器にした研究以外に, 植物の物質生産過程や光合成産物の転流あるいはファイトクロームやホルモンが関与する生活環の制御など植物の生理機能に関する知見に基礎においた生活史進化の研究も新たなパラダイムに向けての突破口となると筆者は確信している. 生活史研究の未来は明るい.

本稿をまとめるにあたり, 日本医科大学の西谷里美氏と北海道東海大学の高田壮則氏から多くの助言と示唆を受けた. また, 査読者の方からは草稿に対する本質的に重要かつ有益なコメントをいただいた. ここに記して深謝する.

引 用 文 献

- Abrahamson, W.G. & M. Gadgil. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *American Naturalist* 107: 651-661.
- Alvarezbuylly, E.R. & A.A. Garay. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* 48: 437-453.
- Alvarezbuylly, E.R., A. Chaos, D. Pinero & A.A. Garay. 1996. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: Patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution* 50: 1155-1166.
- Bennington, C.C. & J.B. McGraw. 1995. Natural selection and ecotypic differentiation in *Impatiens pallida*. *Ecological Monographs* 65: 303-323.
- Calvo, R.N. 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology* 74: 1033-1042.

- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Associates, Sunderland.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Quarterly Review of Biology 29 : 103-137.
- Enright, N. J., M. Franco & J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: The importance of life span and the number of life-cycle stages. Oecologia 104 : 79-84.
- Eriksson, O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. Oikos 63 : 439-448.
- Eriksson, O. 1993. Dynamics of genet in clonal plants. Trends in Ecology and Evolution 8 : 313-317.
- Eriksson, O. & B. Bremer. 1993. Genet dynamics of the clonal plant *Rubus saxatilis*. Journal of Ecology 81 : 533-542.
- Eriksson, O. 1994. Stochastic population dynamics of clonal plants; numerical experiments with ramet and genet models. Ecological Research 9 : 257-268.
- Evans, A.S. & R.J. Cabin. 1995. Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendleri*. Ecology 76 : 344-356.
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics. 3rd ed. Longman, New York.
- Falconer, D.S. & T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th ed. Longman, New York.
- Ferriere, R. & J. Clobert. 1992. Evolutionarily stable age at first reproduction in a density-dependent model. Journal of Theoretical Biology 157 : 253-267.
- Gadgil, M. & W.H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. American Naturalist 104 : 1-24.
- Gadgil, M. & O.T. Solbrig. 1972. The concept of r-and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical consideration. American Naturalist 106 : 14-31.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111 : 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt. 1988. Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species. Unwin Hyman, London.
- Groenendaal, J. van, H. de Kroon, S. Kalisz & S. Tuljapurkar. 1994. Loop analysis: Evaluating life history pathways in population projection matrices. Ecology 75 : 2410-2415.
- Hamilton, N.R.S., B. Schmid & J.L. Harper. 1987. Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 232 : 35-57.
- Harada, Y. & Y. Iwasa. 1994. Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. Researches on Population Ecology 36 : 237-249.
- Harada, Y. & Y. Iwasa. 1996. Analyses of spatial pattern and population processes of clonal plants. Researches on Population Ecology 38 : 153-164.
- Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. Journal of Ecology 55 : 247-270.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harvey, P.H. & M.D. Pagel. 1991. The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hirose, T. 1983. A graphical analysis of life history evolution in biennial plants. Botanical Magazine, Tokyo 96 : 37-47.
- Husband, B. & S.C.H. Barrett. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. Journal of Ecology 84 : 461-469.
- 伊藤嘉昭・山村靖夫・嶋田正和 1992. 動物生態学 蒼樹書房
- 巖佐庸・原田祐子 (訳) 1995. ジョン・メイナード＝スミス進化遺伝学 産業図書
- Johnson, W.C. 1994. Woodland expansion in the Platte river, Nebraska-Patterns and causes. Ecological Monographs 64 : 45-84.
- Jong, T.J. de & P.G.L. Klinkhamer. 1988. Population ecology of the biennial *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area. Journal of Ecology 76 : 366-

- 382.
- Jong, T.J. de, P.G.L. Klinkhamer & A.H. Prins. 1986. Flowering behaviour of the monocarpic perennial *Cynoglossum officinale* L. *New Phytologist* 103 : 2 19-229.
- Kachi, N. & T. Hirose. 1983. Bolting induction in *Oenothera erythrosepala* Borbás in relation to rosette size, vernalization and photoperiod. *Oecologia* 60 : 6-9.
- Kachi, N. & T. Hirose. 1985. Population dynamics of *Oenothera graziioviana* in a sand dune system with special reference to the adaptive significance of size-dependent reproduction. *Journal of Ecology* 73 : 887-901.
- 可知直毅 1986. 二年生草本の生活史の進化 日本生態学会誌 36 : 19-27.
- Kachi, N. 1990. Evolution of sizedependent reproduction in biennial plants: a demographic approach. In: S. Kawano (ed.), *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. p.367-385. Academic Press, London.
- Kalisz, S. & M.A. Mcpeek. 1992. Demography of an age-structured annual-resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects. *Ecology* 73 : 1082-1093.
- 粕谷英一 1995. 最近の比較生態学の方法の発展—種間比較には系統関係が必要である—日本生態学会誌 45 : 277-288.
- 粕谷英一(訳) 1996. 進化生態学における比較法 北海道大学図書刊行会
- 河野昭一(編著) 1984a. 植物の生活史と進化①林床植物の個体群統計学 培風館
- 河野昭一(編著) 1984b. 植物の生活史と進化②雑草の個体群統計学 培風館
- 河野昭一・高田壮則・大原雅(訳) 1992. 植物の個体群生態学 第2版 東海大学出版会
- Keddy, P.A. 1982. Population ecology on an environmental gradient: *Cakile edentula* on sand dune. *Oecologia* 52 : 348-355.
- Kroon, H. de, A. Plaisier & J.V. Groenendaal. 1987. Density dependent simulation of the population dynamics of a perennial grassland species, *Hypochaeris radicata*. *Oikos* 50 : 3-12.
- Lesica, P. & J.S. Shelly. 1995. Effects of reproductive mode on demography and life history in *Arabis fecunda* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 82 : 752-762.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biology*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Matsuda, H. & Y. Harada. 1990. Evolutionarily stable stalk to spore ratio in cellular slime models and the law of equalization in net income. *Journal of Theoretical Biology* 147 : 329-344.
- Maynard Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press. Oxford
- Meijden, E. van der & R.E. van der WaalsKooi. 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system I. Reproductive strategy and the biennial habit. *Journal of Ecology* 67 : 131-153.
- Nishitani, S. & M. Kimura. 1993. Resource allocation to sexual and vegetative reproduction in a forest herb *Syneilesis palmata* (Compositae). *Ecological Research* 8 : 173-183.
- Nishitani, S. & M. Kimura. 1995. Contrasting demographic characteristics of seeds and vegetative propagules in an understory herb *Syneilesis palmata* (Compositae). *Plant Species Biology* 10 : 1-10.
- Nishitani, S., T. Takada & N. Kachi. 1995. Optimal resource allocation to seeds and vegetative propagules in the understory herb *Syneilesis palmata* (Compositae). *Plant Species Biology* 10 : 127-135.
- Orive, M. E. 1995. Senescence in organisms with clonal reproduction and complex life histories. *American Naturalist* 145 : 90-108.
- Pianka, E.R. 1970. On r and K selection. *American Naturalist* 104 : 592-597.
- Pianka, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproductive traits. *American Zoology* 16 : 775-784.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.
- Sakai, S. 1996. Using phylogenies to explain seed size variation among plants. *Journal of Evolutionary Biology* 9 : 243-252.
- Schaffer, W.M. 1974. Selection for optimal life histories: The effects of age structure. *Ecology* 55 : 291-303.

- Schaffer, W.M. & M.D. Gadgil. 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.
- Schaffer, W.M. 1977. Selection for optimal life histories. II. Multiple equilibria and the evolution of alternative reproductive strategies. *Ecology* 58 : 60-72.
- Schaffer, W.M. & M.V. Schaffer. 1979. The adaptive significance of variations in reproductive habit in the Agavaceae II: Pollinator foraging behavior and selection for increased reproductive expenditure. *Ecology* 60 : 1051-1069.
- Shea, K., M. Rees & S. N. Wood. 1994. Trade-offs, elasticities and the comparative method. *Journal of Ecology* 82 : 951-957.
- Shibaike, H., Y. Ishiguri & S. Kawano. 1996. Population differentiation in floral and life history traits of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae) with style length polymorphism. *Journal of Plant Research* 109 : 315-325.
- Silvertown, J. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology* (2nd ed.). Longman, New York.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty & A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81 : 465-476.
- Takada, T. 1995. Evolution of semelparous and iteroparous perennial plants: The comparison between the density-dependent and the density-independent dynamics. *Journal of Theoretical Biology* 173 : 51-60.
- 高田壯則 1990. 植物個体群のサイズ構造モデル 個体群生態学会会報 46 : 52-61.
- Takada, T. & H. Nakajima. 1992. An analysis of life history evolution in terms of the density-dependent Lefkovich matrix model. *Mathematical Biosciences* 112 : 155-176.
- Takada, T. & H. Nakajima. 1996. The optimal allocation to seed reproduction and vegetative reproduction in perennial plants: An application of the density-dependent transition matrix model. *Journal of Theoretical Biology* 182 : 179-191.
- 高田壯則・西谷里美 1994. 推移行列を用いた生活史進化の解析 —理論とその応用— 個体群生態学会報 51 : 21-28.
- 田中嘉成・野村哲郎(共訳) 1993. *ファルコナー量的遺伝学入門* 蒼樹書房
- Tuljapurker, S. 1990. *Population Dynamics in Variable Environments*. Lecture Notes in Biomathematics 85. Springer, Berlin.
- Vantienderen, P.H. 1992. Variation in a Population of *Plantago lanceolata* A long a Topographical Gradient. *Oikos* 64 : 560-572.
- Vantienderen, P.H. 1995. Life cycle trade-offs in matrix population models. *Ecology* 76 : 2482-2489.
- Watkinson, A.R. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. II. The dynamics of seed populations. *Journal of Ecology* 66 : 35-44.
- Watkinson, A.R. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. III. The dispersal of seeds. *Journal of Ecology* 66 : 483-498.
- Watkinson, A. R. & J. L. Harper. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology* 66 : 15-33.
- Watkinson, A. R. & J. C. Powell. 1993. Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations-a computer simulation of *Ranunculus repens*. *Journal of Ecology* 81 : 707-717.
- Werner, P. A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia* 20 : 197-201.
- 矢原徹一 1995. 花の性その進化を探る 東京大学出版会
- Young, T. P. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya *Lobelias*. *Evolutionary Ecology* 4 : 157-171.
- Young, K. A. & J. Schmitt. 1995. Genetic variation and phenotypic plasticity of pollen release and capture height in *Plantago lanceolata*. *Functional Ecology* 9 : 725-733.

(1996年12月25日受領)