

一回繁殖型植物の Evolutionary demography
 – 数理モデル解析とデータベース解析の融合 –

Evolutionary demography in semelparous plants
 – Intersection between mathematical analysis and database analysis –

高田 壮則 (北海道大学)

Takenori TAKADA (Hokkaido University)

takada@ees.hokudai.ac.jp

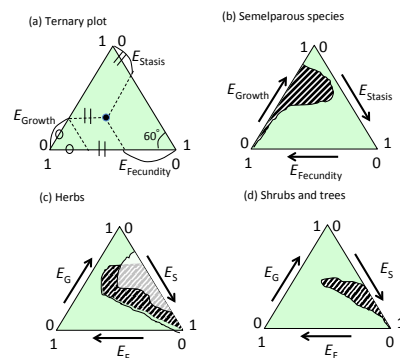
一回繁殖型生物(semelparous species)の進化に関する研究は、進化人口学分野において古典的な研究テーマの一つである。一回繁殖型の生活史は、広い生物系統群で見出され、動物では有名なサケ科魚類、植物ではタケ亜科や多年生草本に多く見られるが、木本でも数例が見出されている。成熟するまで数年あるいは数十年をかけた生物が、なぜその後の多回繁殖の可能性を選ばずに一回繁殖の生活史を選ぶのか、は自然淘汰理論上の重要な疑問と考えられてきた。古くは、Cole (1954)の理論的研究に始まり、現在まで様々な理論的研究や生物の人口学的データに基づく研究が行われてきている(Charnov and Schaffer 1973; Pianka 1976, 1978)。その結果、一回繁殖型生物は「繁殖後死亡に見合うだけの多産的な繁殖形質(big-bang reproduction)をもつとともに、成熟個体の生存率をゼロにして(immediate death after reproduction)世代交代を速めている生物」と解釈され、生き物に必然的に備わる繁殖と生存の間のトレードオフが重要であると考えられている。実際、一回繁殖型ヤシ科植物や二年草において極端な繁殖率の高さが報告されている(Harper and White 1974; Pianka 1976; Meekins and McCarthy 2002)。

Silvertown の研究グループは 1990 年代に弾性度を用いて現存する多年生植物の特性を分類する試みを行った。弾性度は、個体群行列モデルを用いた研究で最もよく用いられる個体群統計量で、生活史パラメーターを変化させた時の集団成長率 (すなわち一年あたりの適応度) の変化を見積もる指標である。そのため、どの生活史プロセスを変化させればもっとも集団成長率を高めることができるのか、を同定し、集団成長率が大きくなる進化の方向を見積もるために用いられる。また、すべての生活史プロセスに関する弾性度の和が1になるという特徴を持っている。そこで、Silvertown et al. (1996)は、繁殖、滞留、成長の三つの弾性度をベクトル

$$(E_{\text{Fecundity}}, E_{\text{Growth}}, E_{\text{Stasis}})$$

として、二次元単体と呼ばれる三角形図 (弾性度空間グラフ) 上にプロットするという手法を考案した(図 1 a)。一番目の要素、 $E_{\text{Fecundity}}$ 、が大きい植物種は、繁殖率を上昇させることによって、他の行列要素を大きくさせるよりも、より大きく集団成長率を変化させることができる。84 種の植物の人口学的データをもとに、弾性度ベクトルをプロ

Fig. 1



ットすると草本・木本、一回繁殖型、多回繁殖型のそれぞれについて、三角形図上のある領域をプロットされることを明らかにした (図 1)。特に一回繁殖型植物は、弾性度ベクトルのグラフ上で左上に多く分布することを示した (図 1b)。しかし、どのようなプロセスを経て一回繁殖型が特殊な弾性度ベクトル群を獲得したかについては解明されていない。

そこで本研究では、三つのアプローチを用いてどのような理由で特殊な弾性度ベクトル群が構成されているかを明らかにした。一番目のアプローチは、現在公表されている個体群行列データベース、COMPADRE、を用いて一回繁殖型の弾性度分布を求め、過去に Silvertown グループによって得られた結果を再検証するとともに、弾性度分布と集団成長率の関係を明らかにする。二番目のアプローチは、一回繁殖型生物に見られる二つの特徴 (**big-bang reproduction** と **immediate death after reproduction**) が実際に弾性度ベクトルを三角形図上で左上に位置させる原因になるのかを、人工的に作られたランダム行列によって確かめる試みである。ランダム行列とは、ランダムに選ばれたパラメータを用いて人工的に構成された個体群行列を指す。ランダム行列を構成する際には、繁殖の要素には平均 p のポアソン分布、それ以外の要素には一様分布から乱数を抽出して、3種類の 3000 個の行列を生成する。さらに、各個体群行列の弾性度を求め、三角形図内の弾性度ベクトルの分布を求めるものである。三番目のアプローチは、一回繁殖形質の進化に重要であると考えられている繁殖と生存の間のトレードオフ関係をアприオリに仮定する解析である。ランダム行列を構成し、様々な繁殖率と成熟個体生存率の組み合わせに対して集団成長率と弾性度ベクトルを求め、集団成長率が増加する順に三角形図内に弾性度ベクトルを配置し、弾性度ベクトルの集団成長率が最大となる進化の方向とそのゴール地点を求めるものである。

第一のアプローチの結果、COMPADRE データベースには一回繁殖型草本 17 種にわたる 68 個体群行列があり、それらの弾性度ベクトルを三角形図内に配置したところ、左上から右下に広がる広い分布が見られ、その結果は Silvertown グループの結果と大きく異なっていた。さらに詳しくそれぞれの弾性度ベクトルに対応する個体群行列の集団成長率を求めてみると、右下に配置される弾性度ベクトルの個体群行列の集団成長率は、大半が 1 より小さく、生育に不適な環境における集団のものであることがわかった。この結果は、一回繁殖型植物の中から自然淘汰上有利なものが残された結果、弾性度ベクトルが三角形図内の左上に偏った可能性を示唆している。第二のアプローチの結果は、(i) 繁殖率の平均(p) = 5 である一回繁殖型タイプのランダム行列、(ii) 繁殖率の平均(p) = 20 である一回繁殖型タイプのランダム行列、(iii) 繁殖率の平均(p) = 5 である多回繁殖型タイプのランダム行列を各 3000 個作成し、それぞれのタイプの弾性度ベクトルを比較することによって得られた。(i),(ii)の比較によって、**big-bang reproduction** は弾性度ベクトル分布を左上に移動させることが明らかになった。また、(i),(iii)の比較によって、**immediate death after reproduction** もまた、弾性度ベクトル分布を左上に移動させることが明らかになった。第三のアプローチでは、繁殖・生存の間のトレードオフ関係が仮定された 3000 個のランダム行列が用いられた。それぞれの行列で進化の方向と進化のゴールが求められた結果、一回繁殖型行列が進化のゴールである場合には、多回繁殖型の場合よりも、弾性度ベクトルは三角形図内でより左上に配置されることがわかった。これら一連の解析によって、一回繁殖型の生活史の二つの特徴とトレードオフ条件下の自然選択は、平均的に弾性度ベクトルを左上に動かす動因であることが明らかになった。