

PLANT RESOURCE ALLOCATION  
(1997, Bazzaz and Grace eds.) 輪読会

第 9 章

# Size-Dependent Allocation to Male and Female Reproduction

## オス・メス繁殖への サイズ依存的な資源配分

この章の著者：Peter G.L. Klinkhamer and T.J. de Jong

この章の紹介：久保拓弥 kubo@ees.hokudai.ac.jp

L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X によって整形出力

「わーぶる」ではないし、ましてや「わーど」なんぞであるはずもない

Leiden の観念論者たちとその下請いんちき進化計算業者という関係でした

(一パラグラフがひとつの箇条書きに対応する構造になっています)

## I Introduction

### 前口上

- 生活史理論の三つの疑問

「生活史理論」というのは、Sterns (1992) や Roff (1992) によると.....

1. どんな齢やサイズで繁殖を始めるか?
2. 資源のどれだけを繁殖に回すか?
3. 資源をオス・メスにどのように分割するか?

ということを扱う。

- 何もかも資源配分の問題だ

生活史理論てのは上の三問題つまり繁殖への資源配分問題に関して、さまざまな生物に共通にみられるパターンを記述するだけでなく、それに進化的説明をつけ加えるし、ここで生理生態学との研究の関連が重要になってくる。

- ここでは雌雄同株一回繁殖性植物を

この章では雌雄同株 (hermaphrodite) 一回繁殖性 (monocarpic) 植物に限定して上の「オス・メスへの資源配分」問題を取り扱う。雌雄同株の植物は植物界では72% を占める多数派だけれど、これまであまり「オス・メス資源配分問題」考える材料に使われていなかった。むしろ雌雄異株 (dioecy) の進化や雌性両全性異

ただしこの研究は当方にまわってきたやつじゃない

.....とか、できとーに言っではみたけど、本章において生理学に関する言及はまるでなし

本来、生理学とは無関係に成立する点が進化生物学的「説明」のウリだったはずだが

株 (gynodioecious) の集団でオスの不稔が維持されていることなんか研究されてきた。

- 雌雄同株 (両性花) であっても雌雄同量じゃなくてよい

Horovitz (1978), Loyd and Bawa (1984), Charnov (1984), Goldman and Willson (1986) そして Burnet (1992) などなどの研究によって、雌雄同株の植物においては「有効な」(effective) オス・メスの量が同じである必要はないと認識されるようになってきた。

むかしむかしは.....

- どうやって資源配分を変えるか

雌雄同株植物において性配分を変えるやり方は二通りあって.....

1. 花あたりの花粉数と胚珠数を変える
2. 花あたりの種子数を変える

多くの雌雄同株植物では種子を作らない花を多数つける。これは「オスの花」とみなしてよいかも。

- 同じ投資あたりの適応度増分最大化へ

性配分理論ではオスとメスの間のトレードオフを仮定するのがふつーだ。単位投資あたり適応度もっとも増えるように自然淘汰は働いてるに違いないと考えられている (たーくさんの論文一覽)。

- 適応度利得曲線を描け

ある配分パターンが「適応的」かどうかを調べるには適応度曲線を描け。これは「オスもしくはメスに対する投資」に対して「適応度の利得」をあらわす曲線である。

植物では hermaphrodite といった場合、両性花をさすことが多いらしい。異性花で同株は雌雄異花 (monoecy)

いつまでそんな寝言を

ええ、ええ、なにしろみんなそう言ってるんですから、そうに決まっていますとも

ところが本章ではついにそのような適応度曲線が描かれることはない

## II Fitness Gain Curves in Animal-Pollinated Plants

### 動物媒植物の適応度利得曲線

- 一回繁殖性なら植物の総重量調べればよい

ここでは雌雄同株であると同時に一回繁殖性であるような種を取り扱う。一回しか繁殖できないような植物なので、入手可能な資源はすべて繁殖に回される。適応度曲線を描く場合には、植物の重量が繁殖への投資と密接な関係にある。動物と違って、集団内での繁殖個体のサイズのばらつきは大きい。動物 (花粉) 媒植物にとって、体のサイズが適応度が与える影響はさまざまである。ここではわれわれがもっとも重要と考える問題だけ議論する。

強引

「ここは本質的で重要だ」(モデル屋語) ⇔ 「ここは容易に着手できそう」(ふつーの言い方)

#### A Female Performance (Seed Production)

##### メスのすること (種子生産)

- サイズが上昇するとメスの適応度曲線は頭打ちに

大きな花をつけているとより多くの花粉媒介者を誘因できるので、たくさんより良い種子を作れるから、サイズの大きな個体は「よい」母親になれるかもしれない。

しかし多くの植物では、花粉の獲得数は種子生産の制約になってない (Willson and Burley, 1983; ただし Burd, 1994 も見よ) . 同じく質の点でもサイズはあまり影響してないみたいだ . Dudash (1991) は *Sabatia angularis* ではサイズによって種子生産数は 20-40 倍ほど違うんだけど、種子散布範囲は有意差はなかった . うーん、ということで、まだホントかどうかわからないんだけど、同じ範囲にたくさんの種子がばらまかれて局所的な資源競争がキビしくなるから、大きな植物ほど投資に対する利得が悪くなる、つまりメスの適応度曲線が頭打ちになるってことにしちゃいましょう .

なんで種子散布範囲?

じゃないと計算できないもんね、ひひひ

## B Male Performance (Number of Seeds Sired)

### オスのすること (受粉させる種子の数)

- オスの適応度曲線もそうだよ

花が大きいほどたくさん花粉媒介者が来るみたいけど、そうなると問題になってくるのは、こいつらは同じ植物個体の別の花に花粉を運んじゃうんで、他の個体に運ぶのに効果的じゃあない . 大きな植物ほどこういう隣花受粉 (geitonogamy) をやってるみたいだ (Dudash, 1991; de Jong *et al.*, 1992) . 自家不和合だったり他家由来の花粉より受精率悪かったり受精しても近交弱勢で適応度下がるんなら隣花受粉はオスとして資源の無駄だ . それだけでなく、自家不和合や近交弱勢がないときでも、もしサイズとともに自殖率増えるんなら、オスの適応度曲線は頭打ちになる (de Jong *et al.*, 1997) .

こりゃあ何で? 単に「サイズとともに自殖率増える」ってあらかじめ仮定してるからってことかな

- オスの曲線がへたるのが先か? それともメスか

オス・メスへの資源配分様式を自由に換えられるなら、たとえば Fig.1 の左みたいにメスの適応度曲線がオスより先にへたるんなら、植物はサイズ大きくなるにつれ種子に資源を回さなくなるだろう .

Fig.1 ってのは見れば見るほど意味不明な図で……魚かなんかの性転換と間違えてません、このヒトたち?

- 適応度曲線を描くためのデータはない

いままでこういう二つの可能な資源配分方式について議論できるような実際のデータはない . ということで、みなさんがんばってデータ取ってください . 当節流行してる分子生物学的テクニック使えば、種子がどの個体の花粉でできてるかわかってますます便利かもね (Snow and Lewis, 1993) .

観念論者たちは明るい未来を約束して人々を働かせる

「モデルにあわせてデータとれ」って言うのはこういう人たちに共通するピョーキだな

## III Plant Size and Gender in *Cynoglossum officinale*

### *Cynoglossum officinale* のサイズとジェンダー

ジェンダーは「性的な役割」かな

- *Cynoglossum officinale* という生き方

*Cynoglossum officinale* は一回繁殖性の多年草 (perennial) で、われわれはこれを Hague 近くの Meijendel の砂丘で研究した . いつ繁殖するかは齢にはあまり関係なくて、むしろサイズに依存している . この *Cynoglossum* の生活サイクルは…… (中略) ……花を三つ同時につける . もっとも多い訪花者は *Bombus* のたぐいで、ミツバチはめったに来ない . 自殖種子の割合はサイズとともに増大し、最大 60% に達する (Vrieling *et al.*, 1997) .

ついでにできました、恐怖のアルカロイド転流植物さいのぐるっさむ

ホントにサイズ依存か?

- *Cynoglossum* : 種子が数えやすく便利

この *Cynoglossum* は種子が熟したあとでもしばらく植物上にとどまり、しかも Fig.2 で示しているように最大 4 個までしか作らないので、数えるのがとても便利だ。

- 簡単なアロメトリモデル

植物の重量  $X$  に対する種子または花の生産量  $Y$  の関係を見るためにこういう数式モデルを導入しよう。

$$Y = aX^b \quad \text{すなわち} \quad \log Y = \log a + b \log X$$

意味もなく log なんかつるな!

## A Plant Mass and Seed Production

### 植物の重さと種子生産

- 種子の数と総重量は体重に比例

何年もいろんな集団で調べただけで、傾向はおなじみだから、ひとつにまとめちゃいます。Fig.3A は個体あたりの種子総数対個体の総重量なんですけど、これってほとんど比例といってよいでしょう。なにしろ傾きは 1 に近いんですから。Fig.4A 見てもらったらわかりますけど、植物のサイズにかかわらず種子数 / 総重量は一定だ。ということで、以上二点から種子総重量も個体サイズに比例します。

ホントか?

log-log で直線回帰というマヌケな解析です

自己相関あるグラフ描いて、しかもグラフ上に見えるばらつきなど「なかったことにして」一定と言いつけるか

## B Plant Mass and Flower Production

### 植物の重さと花生産

- 小さい個体ほど花への投資が大きい

Fig.3C 見てもらいますと、個体あたりの花の数とサイズって、log-log でプロットすると傾きが 1 より有意に小さい。Fig.4B に示されてるとおり、小さい植物のほうが体重あたりではたくさんの花を作っているということだ。なにしろこれは有意なんだからね。サイズ 1g → 2g だと花が 90 個も増えるのに、サイズ 60g → 61g だと 12 個しか増えないってことだね。

どー見てもデータに正規性無いのに直線回帰したり  $F$  検定やってるよ

何が「有意」だ、自己相関だらそんなには増えてねーよ

## C Plant Mass and Seed-Flower Ratio

### 植物の重さと種子：花の比

- 比もサイズ依存で増える

5% の花でだけ種子が 4 個もできる一方で、62% の花では種子がなかった。個体あたりの「花あたりの種子数」の平均値のレンジは 0 から 2 となった (Fig.3D)。Fig.3A と C から、この比もサイズとともに増える。

この Fig.3D だけは Spearman の順位相関か (しかしこの回帰直線らしきモノは何だ?) .....さすがに正規性がないと気づいたのか、それともまさか  $F$  検定だと「有意」じゃあなかったからとか.....

## D Plant Mass and Pollen Production

### 植物の重さと花粉生産

- 花粉数はサイズに依存しない

9 個体しか調べてないんだけど、「花あたりの花粉数」の平均は 30,000 から 155,000 まであってばらついてるけど、サイズへの依存性は有意じゃなかったんで、「花あたりの花粉数」は平均 54,000 に SD 12,000 だった (大小サイズグループそれぞれから 10 サンプル)。

元データ示されてないけど、SD (そもそも何で SD?) 見ると、これも正規性なさそう

## E Plant Mass and Gender

### 植物の重さとジェンダー

- 大きくなるほどメスとして繁殖

「花あたりの花粉数」はサイズに依存してなかった。「個体の重量あたりの花数」はサイズとともに減少してた。ということで、小さい個体はオスとしての繁殖に資源を投資し (花あたりより少ない種子数の花を相対的にたくさんつける) 大きな個体はメスとしての繁殖している (花あたりより多い種子数の花を相対的に少数つける)、と結論する。

本章中ではこれがプロバガンダのごとく繰り返される

## IV Causal Explanations for Increasing Femaleness with Plant Size

### 「大きい植物はメス」の因果律的説明

「なんで大きい植物個体ほど『メスっぽく』 (increasing femaleness) なるのか」

「因果律」なるこの奇怪な用語、使い間違っているんじゃない

- 作業仮説 1 (Fig.5A). 花粉媒介者をたくさん引き付けるから

大きなサイズの個体は花をたくさんつけるので、より多くの花粉媒介者を引き付け、花粉をたくさん入手できるので、花粉による種子生産の制限なくなる。

- *Cynoglossum* には花粉獲得による制限なし

たしかにこの *Cynoglossum* の場合、花 10 個の個体に比べ、花 100 個の個体に来たマルハナバチの数は 50% も多かった。そこで花粉と水を制限する野外実験をやってみた (hand-pollination による花粉追加、水追加、両方の三区)。水追加によって、個体あたりの種子数と花あたりの種子数は増えたが、花粉追加ではどちらも増えず、花粉・水の交互作用はなかった。花を 50% ほど除去すると、残された花は倍の種子を作ることできるだろう。よって *Cynoglossum* の種子生産は資源 (水) によって制限されているが、花粉による制限はない。

これよくわからん……って思ったら、後ろのほうまで読んでいくと解説が……「因果律的」ならざる順番で説明してますね

- 作業仮説 2 (Fig.5B). 「良い」環境が花あたりの種子数を増やす

土壌の栄養塩類や水といった環境要因は植物のサイズを増加させるだけでなく、植物体内の栄養塩類や水を増やすので花あたりの種子数が増えるだろう。

でもあいかわらず説明になってない

- 支持する証拠ほとんどなし

なんでなんで

たしかに水を与える実験では、それによって種子生産が 50% 増えた。しかし Fig.6 に見られるように、水条件はサイズとは独立なのに、オス・メスへの配分はサイズ依存になった。そのうえ、この仮説では、この *Cynoglossum* において見られるような小さい個体ほど「個体重量あたりの花数」が多いということを説明できない。だから却下。

だからどうした

このヒトたちって結論決めてから強引な論を作ってません？ ひょっとして

- 作業仮説 3 (Fig.5C). 小さい植物個体では種子を捨てる

環境とは独立に植物のサイズに依存して、種子を捨てる (abortion) 割合が違ってくる。小さい個体ほどたくさん捨てているので「花あたりの種子数」が小さい。

- これかな

この仮説は種子と花の生産の間のトレードオフを仮定してる。花粉制限の実験の結果だと、この *Cynoglossum* では花と種子の生産の間にトレードオフがあった。ハンドポリネーションした花だと 0.72 個種子をつけるが、やらないと 0.18 個。しかしながら、個体重量あたりの花数は 20 から 45 になった。それから、花を半分除くと、残された花は種子を二倍作った。このあたりの機構はよくわからんが、個体の重量が「種子を捨てること」に影響してるよーだ。少なくとも二つの観察がこの第三の仮説との一致を示しているぞ。

これってトレードオフ?

だから、何で handpollination と重量に関係があるんだ

1. 環境同じなら、花と種子への資源配分のサイズ依存性は維持される
2. 大きい個体に比べ、小さいのは 3-8 倍ほど「個体重量あたりの花数」が多い

……って列挙して、何なのコレ?

## V Is the Sex Allocation Pattern Found in *Cynoglossum officinate* Representative for Other Hermaphrodite Animal-Pollinated Monocalrpic Plants?

以上は他の雌雄同株動物媒一回繁殖性植物でも再現?

果てしなく長い section 名

- 比較不可能な調査結果の莫大な文献

*Cynoglossum officinate* に見られたオス・メスへの資源配分が他の植物でも再現されてるか文献を調べてみた。けど、ほとんど役に立たなかった。種子生産についてはいっぱいあるんだけど、オスの繁殖についてはほとんど調べてないんだよね。花粉まできちんと調べてるのは、やっぱり *Cynoglossum* ぐらいかな。あ、それから皆さんいろいろ測ってるんだけど、サイズ依存性みたいなそれらの関連はちゃんと見てないんだよね。もひとつ困ったのは、植物のサイズといったときに「高さ」とか一次元的な量は測ってるんだけど、バイオマスとかはやってない。ここがカンジンなんだけどねえ。いやあ、いっぱい調べたんだけど、動物媒の雌雄同株一回繁殖性の植物で、ボクたちの研究ほどまともなヤツってのはたった一つだけでした。 *Yucca whipplei* の研究 (Aker, 1982) ではおんなじような結果出してるしね。ま、あとは個体重と「花あたりの種子数」の増加に有意な関係あったりなかったり、で、果実あたりの種子数か花あたりの種子数どっちか一方しか測ってない困ったヤツらが多いんだけど、そういう結果も入れてやると、植物の重量が増えたときにメスへの相対的な投資が増えるのは 28 事例、無関係なのは 1 事例、有意じゃないけど負になってるのが 5 事例だった。

ひどく優越感にひたってるようです

あやしい

- 文献もうちょっとはありそうか

Dudash (1991) が調べた *Sabatia angularis* だと、サイズが大きくなったときに花あたりの果実数は 2 倍になるけど花粉数のほうが 1.4 倍にしかかってない。ということで、これもまた「サイズ大きくなるとメスっぽくなる」ということだね。Damgaard and Loeschcke (1994) の *Brassica napus* のジェンダーの研究によると、花あたりの種子重ってのは遺伝的系列によって有意に異なっていて地上部の重量が重くなると増えるよーだ。

- 比較対象を 7 種選ぶ

文献だけじゃなくて、データを追加して検討してみた。オランダの砂丘の 6 種類の植物、それから Rocky 山脈の *Ipomopsis aggregate* でいずれも一回繁殖性だ。

- 種間で首尾一貫してないアロメトリー

Table I にその結果をまとめたんだけど、*Cynoglossum* も含めて 8 種類の植物のアロメトリー関係って首尾一貫してない。8 種類のうち 6 種類は  $\log$  種子数 /  $\log$  個体重量の傾きが 1 より大きかったけど、有意だったのは 2 種だけだった。傾き 1 より小さかったうちのひとつは有意だった。個体あたりの花生産だと状況は逆転する。8 のうち 6 種で傾きは 1 より小さい。有意なのはそのうち 3 つと、傾きが 1 より小さかった 1 種。一番首尾一貫してたのは、「花あたりの種子数」と個体重量の順位相関とったやつで 8 のうち 6 種で正の相関がゆーいにあった。これらの我々自身の研究と文献調査の結果から得られる結論はまことに明白である：一回繁殖性の動物媒の植物では、小さければオス、大きければメスとして繁殖している。

このヒトたち Table I を下 → 上の順で解説してます

というか、何がなんでもこの結論にしたらしい

## VI Is Increased Emphasis on Female Reproduction with Plant Size in Insect-Pollinated Plants Adaptive? A Comparison between Animal- Wind-Pollinated Plants

### 動物媒植物と風媒植物の比較

- 「オス → メス」ってホントか

まあ、いろいろとケチはつけたいだろうけど、ともかくボクたちの結論では、一回繁殖性の動物媒の植物では小さければオス、大きければメスとして繁殖しているんだからね。で、こいつはオスの適応度曲線がメスのより先にへたってしまう、ってことで何もかも説明できてしまうんだ。あー、だけど困ったことに「オスだけ」ってのは実際にはあまりいないみたいだね。文献しらべてみると、種子を作らない個体ってのは 43 事例中にふたつしかなかった「逐次的雌雄同株」(sequential hermaphrodites, あるときはオスまたべつなときはメスになる株) だと「小さければオス、大きければメス」ってのがはっきりしてるようだ。劣悪な環境ではこれが逆転するとか (Freeman *et al.*, 1994 と Niklas, 1994 の文献一覧を見よ)。

また果てしなく……

いったいこれで何回同じコト言ってるんだ

そんなインチキな説明あるか

- サイズ依存的な性配分に関する三つの予想

こーいうサイズ依存性が自然淘汰の帰結だとすると、他にもあれこれ憶測できそうだね。

1. 局所的な資源競争が少なければ、メスの適応度曲線は頭打ちにならないんで、「でかければメス」って傾向がますます強くなるだろう。

2. 自家不和合で隣花受粉の影響が深刻な種では、オスの適応度曲線が頭打ちになりやすいから、自家和合の種にくらべて「でかければメス」って傾向がますます強くなるだろう。
3. もし隣花受粉の程度が植物個体のサイズに無関係であるなら、「でかければメス」という資源配分様式は解消されるかもしくは逆転するだろう。

● オス・メス配分のサイズ依存性が逆転するとき

.....とか何とか言っちゃったりはしてみたものの、そもそも最初のふたつはそんなこと検討できるようなデータがそもそもないんで、まあ皆さんがこれからがんばってデータとってください。三つ目の仮説調べるには、動物媒と風媒の植物比べればいいんじゃないかと思う。Charnov (1982) とか Charlesworth and Charlesworth (1981) その他みーんな「風媒の植物ではオスの適応度曲線は線型だ」っていつてるから、まあそういうことにしましょう。Burd and Allen (1988) なんかだと下に凸だと言ってるぐらいだしね。こういうのだと「サイズ大きくなればメスへの投資減る」と期待してよいだろう。動物媒なんかとは逆だね。うーん、ところが困ったことに、データがある *Vulpia fasciculata* と *Beta maritima* の二種類の風媒の雌雄同株植物だと、「でかければメス」なんだよね (Watkinson, 1982; Boutin-Stadler, 1987)。いやあ、ただありがたいことに、雌雄異花 (monoecy) の植物なんかだと (Freeman *et al.*, 1981; Bickell and Freeman, 1993), Table II (全 23 種) に示してるように、昆虫媒 (entomophilous) だと 8 種が「でかければメス」なのに、風媒 (anemophilous) 15 種のうち 9 種が「でかければオス」なんだよね。

「観念論者たちは明るい未来を約束して.....」というパターンは再現性ありそう

これって実際に測定できたの？

● まとめだ

1. 性配分はサイズに依存する
2. 花粉媒介方式によってサイズ依存性は異なる
3. こういうパターンは適応的なんだけど (ええ、そうに決まってるけど)、もうちょっと調べてみないとわからん
4. 花・花粉・種子の生産に関する制御ならびに胚珠と種子の放棄 (abortion) についての生理学的なよりよい理解のための研究が必要だ。

「言ったもん勝ち」の世界です

あるいは「言い逃げ」か

もうめんどうになったから、あとは生理学のほうで何とかしてくれ、ということのよーだ