

動物媒植物の性表現進化についての理論的研究

佐藤永（九州大学 生物環境調節研究センター）

hisashi@agr.kyushu-u.ac.jp

http://plaza7.mbn.or.jp/~Hisashi_SATO/

要旨

植物の性表現には多くの様式があり、それぞれの性表現の出現頻度は大きく異なる。この多様性と各性表現の出現頻度の違いを説明するために、花の大きさと数との間のトレードオフを仮定した ESS モデルを構築し、それぞれの性表現の進化条件を検討した。その結果、花弁など送粉動物を誘因する器官への資源配分量を増やしたときの送粉動物訪問数の上昇パターン（以下、訪問カーブ）が、対数曲線であることを仮定した場合、高い自殖率と強い近交弱勢の元で、Gynodioecy（集団が両性株と♀株から構成されるという性表現）が進化することができるという予測が得られた。この予測は、従来のモデルからの予測と何ら変わらない。他方、訪問カーブにシグモイド型曲線を仮定した場合、Androdioecy（集団が両性株と♂株から構成されるという性表現）が進化することのできるパラメーター範囲が極めて広いことが示された。しかし、Androdioecy は極めて稀な性表現であり、この予測は現実と矛盾している。こらから、現実に見られる性表現様式を説明する上で、従来考えられてきた要素だけでは不十分であることを議論する。

はじめに

植物の性表現には大きな多様性が存在する。最も一般的であるのは、集団が両性株のみから構成される Hermaphrodite であるが、♂株と♀株から集団が構成される Dioecy、また両性株と♀株から集団が構成される Gynodioecy という性表現をもつ植物種も少なくはない。また、極めてまれにはあるが、両性株と♂株から集団がなる性表現、Androdioecy をもつ種も知られている。このように多様な性表現が何故存在し、そして何故それぞれの出現頻度が大きく異なるのかという疑問は、植物の繁殖生態学における一つの中心的な課題であった。Hermaphrodite がもっとも広く見られる性表現であることの一般的な説明は、両性株は繁殖成功を種子と花粉の両方から得られるのに対して、単性株はそのいずれか片方からだけしか得られないことに帰されている。つまり、♀株・♂株が両性株集団で進化するには、それぞれの種子・花粉による繁殖成功度は、両性株のそのの少なくとも2倍なくてはならないのである。

以上の説明では、♂株と♀株の侵入条件は等しいことになるが、両性株上で自殖が生じる場合には、それぞれの侵入条件は異なってくる。すなわち両性株上の自殖は、♀株の侵入条件を緩めることができ、逆に♂株の侵入条件を更に厳しくする(Lloyd 1975 など)。前者の理由は、自殖は、ある程度以上の近交弱勢の元で両性株の繁殖成功度を減少させることにより、他殖種子のみを生産する♀株の相対的な繁殖成功度を高めるからである。後者の理由は、♂株は両性株上の他殖種子を受精させることだけに繁殖を依存するので、自殖は両性株上の他殖種子数を減少させ、したがって♂株の繁殖機会を減少させるからである。これが、Gynodioecy が比較的多くの種で観察されるのに対して、Androdioecy がきわめて珍しい性表現であることの説明とされている（詳細については補遺を参照）。

その一方で、Hermaphrodite がもっとも一般的な性表現である理由には、送粉者を誘引する為

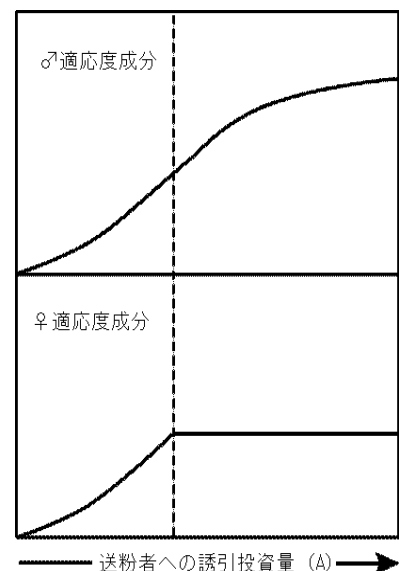
の器官（花弁など）が花の♂♀両機能にとっての共通コストであることも挙げられてきた。つまり、せっかく有限な繁殖資源を投じて作った花弁なのだから、それを花粉の受取・送付の両方に使い回す両性株が、受取か送付の片方だけに使用する単性株よりも優れた資源配分を行っているという説明である。このような誘因器官の存在が性表現の進化に与える影響について、Morgan(1992)は ESS モデルを用いた解析を行った。その結果、Hermaphrodite 集団に単性株が侵入できるためには、両性株の繁殖の自殖依存度に関わらず、次の 2 条件のうち少なくとも片方が満たされていなければならないと予測された。1) 誘因器官への投資量に応じて、受粉量・送粉量が大きく異なったカーブで上昇する、2) ♀ 器官・♂ 器官の大きさは、それらへの投資量に対して加速度的に上昇する。しかし Morgan 自身も認めているように、これらのいずれの条件も過去の経験的な研究からは支持されていない。これは言い換えると、花に送粉者を誘引するためのコストがある場合、現実的な条件では単性株は進化できないという予測であり、したがって、虫媒花における Hermaphrodite 以外の性表現の進化については、現実的な予測が得られていないのが現状である（詳細については補遺を参照）。

今回、繁殖資源のトレードオフの構造とゲインカーブに関して、より現実的な構造（次の節を参照）を有するモデルを構築し、両性株集団に単性株が侵入できる条件について再検討してみた。その結果、「花に送粉者誘引のための器官がある場合にも、現実的な条件下で単性株が進化することができる」など過去のモデルとは異なる予測が得られたので、ここで紹介したい。

過去の性表現進化モデルからの変更ポイント

新たに、1 花当りの繁殖資源投資量と花数間のトレードオフを仮定した。その理由は、繁殖資源をめぐるトレードオフは 1 花内よりも、花数と花サイズとの間でより顕著に生じることが示されてきており（e.g. Sato & Yahara 1999）、これを無視することは不適当と考えたからである。

両性株の送粉者誘引投資量について、片方の性機能だけが飽和しているという状況（以下、Priority と呼ぶ）が生じうることを仮定した。例えば、送粉者への誘引投資量 A に対して、♂♀の適応度成分が右図の様な関係にあるとき、A が点線よりも小さな値であれば Equal Priority、大きな値であれば♂ Priority となる。また、誘因器官への投資量に対して、「他家受粉胚珠数」とも「花粉送り出し量」は同じカーブを描いて上昇することを仮定した。



モデルの構造

両性株のモデルの基本構造は、Sakai(1995)に準じた。なお Sakai(1995)は Hermaphrodite 集団の ESS 自殖率を求める為にこのモデルを構築した。私の解析では、単性株を新たにモデルに加え、Hermaphrodite の祖先集団に単性株が侵入できるパラメーター範囲を求めた。

$$\text{資源制約式} \quad \left(\begin{array}{ll} \text{両生株} & T = N_h (A_h + c_o F_h + c_p M_h + \beta)^\alpha \\ \text{♀ 株} & T = N_f (A_f + c_o F_f + \beta)^\alpha \\ \text{♂ 株} & T = N_m (A_m + c_p M_m + \beta)^\alpha \end{array} \right)$$

$$\text{適応度式} \quad \left(\begin{array}{ll} \text{両生株} & N_h \times \{ \text{自殖の適応度} + \text{他殖種子の適応度} + \text{他殖花粉の適応度} \} \\ & = N_h \times \{ 2s(1-d)F_h + \min[(1-s)F_h, e_o V] + W \min[M_h, e_p V] \} \\ \text{♀ 株} & N_f \times \{ \text{他殖種子の適応度} \} = N_f \times \{ \min[F_f, e_o V] \} \\ \text{♂ 株} & N_m \times \{ \text{他殖花粉の適応度} \} = N_m \times \{ W \min[M_m, e_p V] \} \end{array} \right)$$

・ $\min[x, y]$ は, x と y のうちの小さい方の値を示す

・ $\{ \}$ 内のパラメーターは全て 1 花当たりの値である

パラメーターの定義

パラメーター	定義
戦略パラメーター．添え字の x の位置には h, f, m のいずれか 1 つが入り, それぞれ両性株, ♀ 株, ♂ 株のパラメーターであることを示す．	
N_x	1 個体当たりの花数
A_x	1 花当たりの送粉者誘引投資量
F_x	1 花当たりの胚珠数
M_x	1 花当たりの花粉数
繁殖資源分配に関する定数	
T	1 個体当たりの全繁殖投資量 (> 0)
c_o	胚珠の生産から果実の生産まで, 胚珠 1 つにかかるコスト (> 0)
c_p	花粉 1 つの生産コスト (> 0)
α	花の大きさに関する非線形制約 (≥ 1)
β	花 1 つの生産に必要な固定コスト (≥ 0)
繁殖成功度に関する定数	
e_o	送粉者の 1 回訪花当に他家受粉される胚珠数
e_p	送粉者の 1 回訪花当に送粉される胚珠数
s	自殖率 (0-1)
d	近交弱勢 (0-1)
W	(1 花当の他殖種子数の集団平均) / (1 花から送出された花粉数の集団平均)
訪問カーブ	
$V(A)$	1 花が受ける送粉者訪問数． A についての関数である．

他殖種子の適応度が $\min[(1-s)F_h, e_o V]$, 又は $\min[F_f, e_o V]$, つまり $\min[\text{他殖用の胚珠数}, \text{獲得した他家花粉数}]$ で与えたことにより, 種子生産について次の二つの仮定をおいたことになる．もし「他殖用の胚珠数 $>$ 獲得した他家花粉数」であれば, 獲得した他家花粉数と同数の胚珠のみが他殖種子になり, 「他殖用の胚珠数 $<$ 獲得した他家花粉数」であれば, 他殖用胚珠のすべてが他殖種子になる．他殖花粉による適応度の式についても同様の論理が成り立つ．

分析に際しては, 祖先集団の両性株は, 資源制約式の元で繁殖成功度が最大になるような (したがって ESS となる) 繁殖資源分配を有していると仮定した．そしてそのような祖先集団に, 単性株が 1 個体生じた際に, その適応度が両性株の適応度よりも大きいのであれば, 単性株は進化可能であるとした．その際 Morgan(1992)同様に, 単性株の繁殖資源分配は, 侵入時に最大の繁殖成功度が得られる繁殖資

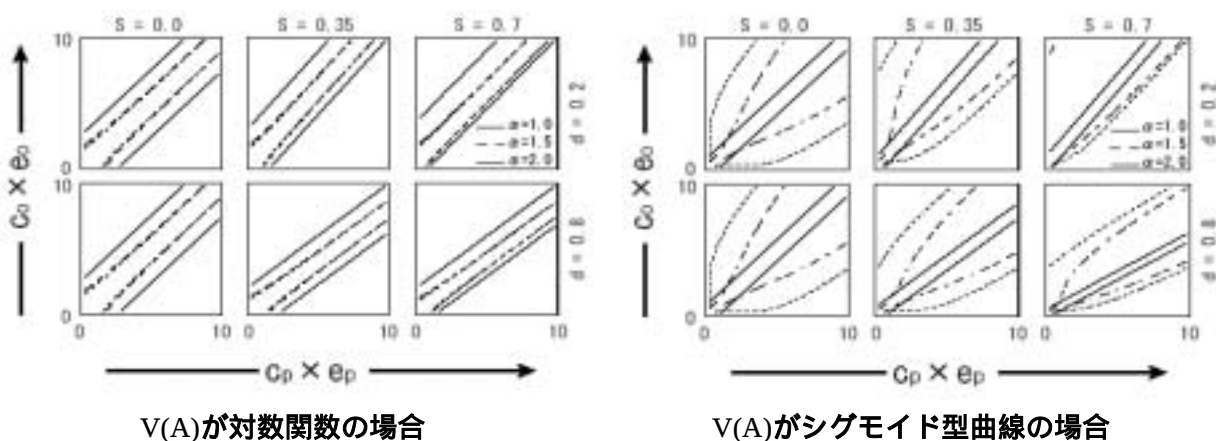
源分配パターンを持つことを仮定した．この仮定により，Hermaphrodite が ESS となると予測されたパラメーター領域では，いかなるタイプの単性株も侵入できないことになる．

具体的な計算手順は次の通り．まず一定範囲のパラメーター空間を細かな Cell に分割して，各 Cell の Priority の種類 (Male, Female, Equal) を求めた．そして，その Priority の情報を用いて各 Cell における両性株，単性株の繁殖資源分配を求め，これをもとに両性株の適応度，その両性株集団に侵入した単性株の適応度，をそれぞれ求め比較した．繁殖資源分配の算出には Sakai (1993) 同様にラグランジュの未定乗数法を用いた．解析解を得るのが困難だった計算については，ニュートン法を用いて数値的に解を得た．また，すべての数値計算において， $\beta = 1$ を仮定した．訪問カーブについては， $V(A) = \text{Log}(1+A)$ と $V(A) = \left[k / \left(1 + \frac{k-a}{e^{rA}} \right) \right] - a$ ($r=1, k=10, a=1$) の 2 通りについて解析を行った．後者は，[] 内の式が切片 a のロジスティック曲線式であり，したがって $V(0)=0$ を満たす A についてのシグモイド型関数である．

両性株集団における，各 Priority のパラメーター範囲

祖先集団と仮定した両性株の ESS 集団において，どの Priority が生じるかは，主に $c_p e_p$ と $c_o e_o$ の相対的な大きさによって決定された；一般的に $c_p e_p < c_o e_o$ 時には σ priority，逆に $c_p e_p > c_o e_o$ 時には η Priority，そして $c_p e_p = c_o e_o$ 時には Equal Priority と予測された (図 1)．ここで $c_p e_p$ と $c_o e_o$ は「配偶子コスト $\times$ Pollination efficiency」，それぞれポリネーター 1 回訪問当の他殖 σ 投資量・他殖 η 投資量 (いずれの性機能も飽和していない場合の) に相当する．言い換えると，両性花の σ 機能と η 機能は，ポリネーター単位訪問当コストの高い方の性から先に飽和する傾向にあると予測された．

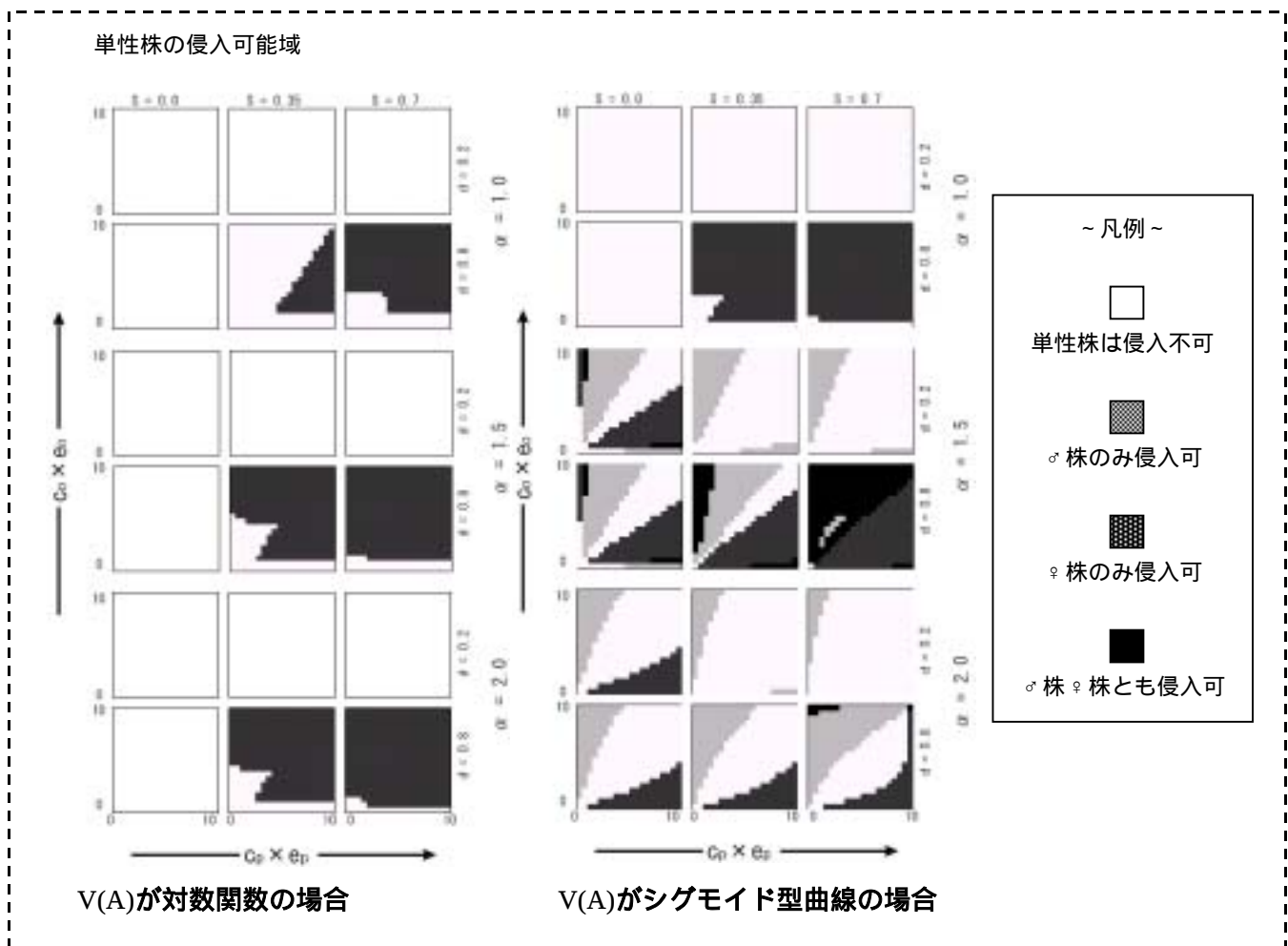
Hermaphrodite 祖先集団における各 Priority のパラメーター範囲．各線について，二本の線に挟まれた領域が Equal-Priority，その左上の領域が σ Priority，右下が η Priority となった．



Hermaphrodite の進化的安定性

花が送粉昆虫の誘引器官を有していたとしても，広いパラメーター集団において単性株が進化可能であることが示された．Morgan(1992)は，花に送粉者への誘因コストがある場合に「誘因器官への投資量に応じて，受粉量・送粉量がそれぞれ異なったカーブで上昇する」ことが単性株の進化する 1 つの条件であると示した．他方，経験的な研究からは，開花初期のポリネーター訪問に対する σ η の各ゲインカーブは一致することが一般的であることが示されている．これが，動物媒花における

hermaphrodite 以外の性表現が進化できる条件について不明な点であった．今回のモデルでは，♂・♀ 共に同じゲインカーブを仮定していたものの，♂ または ♀ priority である際には，片方の性だけが先に飽和する状況も同時に仮定していた．そしてこの仮定が誘因器官が ♂ ♀ の共通コストになる比率を低め，Hermaphrodite を進化的に不安定にさせた一因となったと考えられる．実際，Equal Priority 領域の広くで Hermaphrodite が ESS となる傾向がみられたのは，この領域では広告コストは完全に ♂ ♀ の共通コストであることに起因していると考えられる．



Androdioecy は進化しにくい性表現か？

いずれの訪問カーブにおいても，高い自殖率と強い近交弱勢の元で，Gynodioecy（集団が両性株と♀株から構成されるという性表現）が進化することができるという予測が得られた．この予測は，従来のモデルからの予測と何ら変わらない．この解析で最もユニークであった点は，Androdioecy（両性株と♂株とが共存する性表現様式）が，広いパラメーター領域において進化できると予測された点である．Androdioecy は，主に次の条件下で進化可能となった．

- 非線形な size-number トレードオフがある (i.e. $\alpha > 1.0$).
- ♂ Priority である．
- 訪問カーブがシグモイド型である．

このような条件で♂株のみが侵入可能となる理由については，直感的には次のように理解できる：

条件 「非線形な Size-number tradeoff」,つまりあまり大きな花が作れないという選択により,花1つあたりに分配する配偶子数は低下する.条件 「♂ Priority 領域」の大部分では,送粉者訪問1回あたりに送受粉される配偶子サイズが,♂機能より♀機能で高い($c_{pep} < c_{oeo}$)ため,♀株は♂株よりも各花に少数の胚珠を分配することになる.これから,必要となる送粉者訪問数は,♀株で♂株よりも少なくなる.しかし,条件 「訪問カーブがシグモイド型」により,♀株にとって必要な送粉者訪問数が大幅に少なくなったとしても,送粉者を得るのに必要なコストはあまり下がらない.つまり,花の受粉効率は♀株で♂株よりも低下する.よって,繁殖資源の利用効率の高い♂株のみが侵入できる.

次に,これら3条件が現実を満たされることができるのか,それぞれ考えてみよう.条件 : Size-number trade-offs は,表現型レベルでは検出されている (Sato & Yahara 1999).これが非線形であることは実測はされていないものの,理論的に予測されており (Sakai & Harada 2001),傍証もある (Sakai 2000).条件 : 過去の経験的な研究からは,一般的に虫媒花を持つ種は♂ Priority であることが知られている (Bell 1985).条件 : 実測例なし.しかし,虫媒花では妥当な仮定では?

以上より,従来の理論的研究とは異なり,Androdioecy は現実的なパラメーター範囲で容易に進化することのできる性表現であることを予測した.しかし,この予測はAndrodioecy が極めて稀な性表現であるという現実と,明らかに反している.この違いは何故生じたのだろうか?第一に考えられるのは,条件 の訪問カーブの仮定が,現実的には満たされにくいという可能性である.この点については,今後,経験的な研究が必要とされるだろう.第二に考えられるのは,このモデルで仮定していない諸要素が,性表現の進化において重要な役割を有している可能性である.例えば次のような要素が挙げられる: Whole-flower attraction, 隣花受粉, Pollen-discounting, 他家受粉の程度に応じて変動する自殖率.これらの点については,今後,理論的な解析を行う必要がある.特に については,Androdioecy や Gynodioecy の種では個々の花が小さく花序を形成することが多い傾向があるため,解析を行ってみたい要素である.

Androdioecy が極めて稀な性表現である理由については,従来 Lloyd(1975)の枠組み,つまり「両性株上で生じる自殖が♂株の繁殖機会を奪う」だけで説明可能とされてきた.しかし誘引器官における Priority と花サイズと花数間のトレードオフといった,より現実的な構造を仮定したモデルでは,この枠組みだけでは不十分であることが示された.これらから,虫媒植物の性表現進化については,さらなる理論的・経験的な研究が必要となることを示唆した.

参考文献

- Bell, G. (1985) On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London* B224: 223-265.
- Lloyd, D.G. (1975) The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica* 45: 325-339.
- Morgan, M.T. (1992) Attractive structures and the stability of hermaphroditic sex expression in flowering plants. *Evolution* 46: 1199-1213.
- Sakai, S. (1995) Evolutionarily stable selfing rates of hermaphroditic plants in competing and delayed selfing modes with allocation to attractive structures. *Evolution* 49: 557-564.
- Sakai, S. (2000) Size-number trade-off and allocation to flower production in animal-pollinated flowers. *Plant Species Biology* 15: 261-268.
- Sakai, S. & Y. Harada (2001) Sink-limitation and size-number trade-off of organs. *Evolution in*

press.

Sato, H., & T. Yahara. (1999) Trade-offs between flower number and investment to a flower in selfing and outcrossing varieties of *Impatiens hypophylla* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 86: 1699-1707.

(補遺) 植物の性表現進化についての理論的研究の歩み

主要な研究のみをまとめた。なお、いずれのモデルでも両性株集団を祖先集団と仮定し、ここに ♀ 株と ♂ 株が侵入できる条件について検討している。

Lloyd(1975), Charlesworth & Charlesworth (1978)

両性株上の自殖は、♀ 株の侵入条件を緩めることができ、逆に ♂ 株の侵入条件を厳しくすることを予測した。そしてこれが、Gynodioecy が比較的よく観察されるのに対して、Androdioecy がほとんど観察されることの理由であると議論した。

・ ♀ 株の侵入条件

♀ 株適応度 (via 他殖種子) > 両性株適応度 (via 他殖種子 + 他殖花粉 + 自殖)

よって、 $1 + A > (1 - s) + (1 - s) + 2s(1 - d)$ 。よって、 $1 + A > 2(1 - sd)$ 。

→ 近交弱勢が 0.5 以上の時、自殖率が上がるにつれ ♀ 株は侵入しやすくなる。

・ ♂ 株の侵入条件

♂ 株適応度 (via 他殖花粉) > 両性株適応度 (via 他殖種子 + 他殖花粉 + 自殖)

よって、 $(1 + B)(1 - s) > (1 - s) + (1 - s) + 2s(1 - d)$ 。よって、 $1 + B > 2(1 - sd) / (1 - s)$ 。

→ 近交弱勢の大きさに関わらず、自殖率が上がるにつれ ♂ 株は侵入にくくなる。

s は自殖率 (0 ~ 1), d は近交弱勢 (0 ~ 1)

♀ 株は両性株に比べ $(1 + A)$ 倍の種子を生産する。

♂ 株は両性株に比べ $(1 + B)$ 倍の花粉を生産する。

Morgan (1992)

送粉昆虫を誘引するためのコストが単性株の進化に与える影響について検討した。また、両性花上で生じる自殖の効果についての検討も同じモデル上で行った。彼のモデルでは、ESS allocation が実現された両性株集団を祖先集団と仮定して、そこに単性株が侵入できるパラメーター範囲を検討している。また、侵入する単性株についても、最大の適応度が達成される繁殖資源分配を持つと仮定している。モデルは以下のような構造を有している。なお、両性株の ESS allocation、及び侵入する単性株の allocation の求め方については割愛した。まず、資源制約式を次のように定義した。

$$A + B + G = 1$$

A:	♂ 器官への投資量	(戦略パラメーター変数)
B:	♀ 器官への投資量	(戦略パラメーター変数)
G:	送粉者誘因器官への投資量	(戦略パラメーター変数)

そして、♂・♀ 機能に A と B の資源を分配した場合に期待される他殖種子数・花粉送出数を、それぞれ $f(A, B)$ と $m(A, B)$ として、以下のように定義した。

$$f(A, B): \text{他殖種子数 (胚珠生産数} \times \text{他家受粉率)} = (nB^\beta) (KeG^\gamma)$$

$$m(A, B): \text{花粉送出数 (花粉生産数} \times \text{花粉持ち去り率)} = (oA^\alpha) (KgG^\epsilon)$$

$\alpha, \beta, \gamma, \epsilon$	ゲインパラメーター定数
n, o, Ke, Kg	比例定数

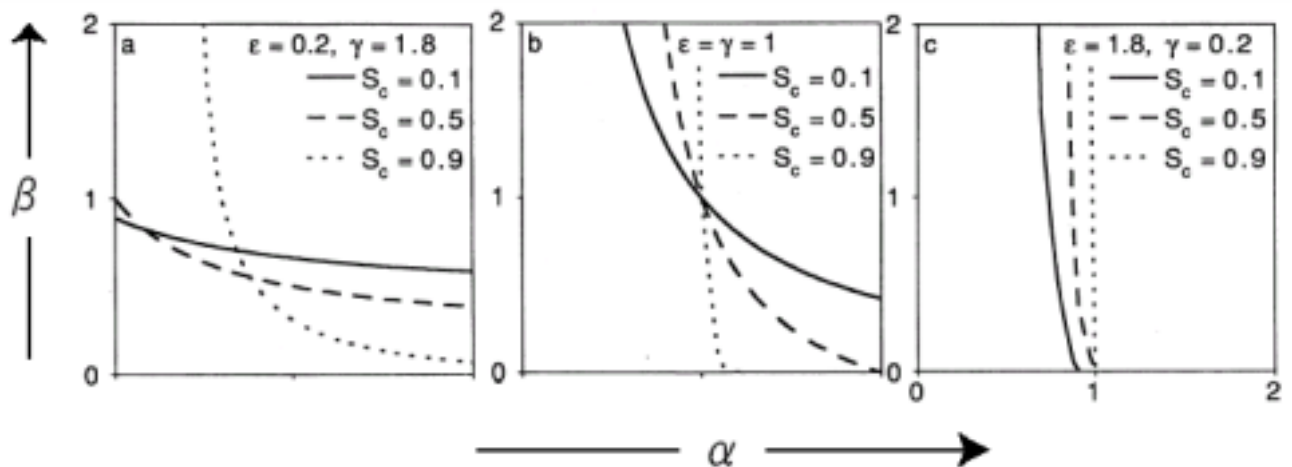
次にこの $f(A, B)$ と $m(A, B)$ を利用して、それぞれの性表現の適応度を次のように記述した

$$\text{両生株 (} A = A_*, B = B_* \text{)} \quad \{ (1-s) + 2s(1-d) \} f(A_*, B_*) + (1-s) m(A_*, B_*)$$

$$\text{♀ 株 (} A = 0, B = B_f \text{)} \quad f(0, B_f) = (nB_f^\beta) [Ke(1-B_f)^\gamma]$$

$$\text{♂ 株 (} A = A_m, B = 0 \text{)} \quad m(A_m, 0) = (oA_m^\alpha) [Kg(1-A_m)^\epsilon]$$

結果



各曲線の上側のパラメーター領域で単性株が侵入可能と予測された。 γ と ϵ の差が大きいほど（つまり誘因器官への投資に対する他家花粉の受粉量と花粉散布量とのカーブの形の差が大きいほど）、単性株が侵入しやすくなることが予測された。その上で、このような Gain カーブの違いを決定する生態環境的な要因こそが、性型の進化において重要な働きをすると議論している。

Seger & Eckhart (1996)

一般に、花粉への投資時期は、種子への投資時期に先行している。よって、もし繁殖器官と光合成器官の間で資源投資をめぐるトレードオフが存在するならば、♀ 株の Life time の適応度は♂ 株のそれよりも高くなるだろう。これより、Gynodioecy は Androdioecy より進化的に安定となりやすい。

John Pannell (1997)

メタ集団（小さな生息場所が地域全体にパッチ状に散在し、その間を個体が低頻度で移動することにより、分集団が緩く結合した構造をもつ集団）を仮定したモデルを構成した。この場合、両性株は一個体のみで新集団の創設を行うことができるという利益（自家受精による）を有するため、♀ 株・♂ 株共に侵入しにくくなる。ただし Gynodioecy 集団は、Androdioecy 集団よりも集団全体の種子生産数が高いので、パッチ間の平均移住率が高いと考えられる。したがって、Gynodioecy は Androdioecy よりも進化的に安定となりやすい。