

送粉者の訪花の確率性が花の資源配分に与える影響

大阪府立大学大学院理学系研究科生物科学専攻 江副 日出夫 (Hideo Ezoe)
Department of Biological Science, Graduate School of Science
Osaka Prefecture University

1 はじめに

動物によって花粉を運んでもらう花(動物媒花)をつける植物は、雄機能(雄蕊、花粉など)、雌機能(雌蕊、種子など)へ資源を投資する以外に、送粉者を惹きつけるための誘引器官(花びらなど)にも投資する必要がある。誘引器官に投資しない花には、送粉者が訪れず、自殖による種子しか生産できないので、近交弱勢により種子の生存力が低下する。しかし、大きな誘引器官を付けることによって多くの送粉者を惹きつけることができれば、他殖種子を生産するのに十分な数の花粉を他の花から受け取ることができると同時に、自分の花粉をより広い範囲の花に運んでもらうことができ、より多くの繁殖成功度を得ることができると期待される。

しかし一般に、送粉者は環境中に均一に分布してはいないので、送粉者の訪花には大きな確率性が伴うと考えられる。たとえ同程度の誘引器官を付けていても、たまたま多くの送粉者に恵まれる花もあれば、不運にもまったく送粉者が訪れない花もあるだろう。実際、動物媒花では、自然の送粉者による受粉よりも人工受粉によるほうが多くの種子を生産するという、花粉制限という現象がよく知られている。これは、花が期待値よりも少ない花粉しか受け取れなかったために起こる現象であると解釈できる。

しかし、このような送粉者の訪花の確率性を数理モデルに組み入れた例はほとんどない。花粉制限を扱った以前のモデル(Haig and Westoby 1988, Sato 2002 など)では、誘引器官への投資とともに送粉者の訪花頻度の期待値および受け取る花粉の数が増加すると仮定しているが、訪花の確率性は明示的に考慮されていない。さらに別のモデル(Ashman et al. 2004, Burd 2008 など)では、訪花の確率性が花粉制限(つまり雌としてどれだけ他殖種子を生産できるか)を通じて植物の雄機能・雌機能・誘引器官の間の投資配分に影響を及ぼすことを示唆しているが、雄機能(花粉をどれだけ他の花の種子を受精できるか)を通じた投資配分への影響を考慮してはいない。

そこでこの研究では、送粉者の訪花の確率性を明示的に組み込んだ数理モデルを立てて、訪花の確率性が、雌機能・雄機能の両方を通じて、植物の繁殖投資配分にどのような影響を及ぼすのかを解析した(Ezoe and Washizu 2009)。まず最初に、自殖が起こらない場合(自家不和合)について、訪花回数が花間で相関がないと仮定し、誘引器官と雌機能の間の進化的に安定な投資配分を扱う。次に、自家不和合で訪花回数が花間で相関がある場合を考え、最後に、一部の胚珠が自殖する場合(自家和合)について考えることにする。

2 モデルと解析

まず、両性花(雄蕊と雌蕊の両方を備えた花)を1個だけつける1年生植物の個体群を考える。各個体は同じだけの資源量 R を繁殖(花および種子の生産)に投資すると仮定する。簡単のため、ここでは雄機能への投資は無視し、誘引器官(花びら)と雌機能(胚珠や種子など)への投資のトレードオフのみを考える。資源を誘引器官へ x 、雌機能へ $R-x$ だけ投資するとき、この花が送粉者を誘引する能力を $r(x)$ 、種子生産量を $f(x)$ とおく。

ある個体の繁殖成功率 ϕ は、花粉親としての(自分の花粉が胚珠を受精させてできた種子を通じた)成功率 ϕ_M と、種子親としての(自分で生産する種子を通じた)成功率 ϕ_F の和で表される:

$$\phi = \phi_F + \phi_M. \quad (1)$$

2.1 自家不和合の場合

まず最初に、自家不和合性の(自殖しない)場合を考える。簡単のため、1回の送粉者の訪花によって、個体は全ての胚珠を受精させるのに十分な個数の花粉を受け取ることができるとする。一方、1回も訪花されなければ、他の花の花粉を受け取ることができないので、種子の生産はできない。このとき、種子親としての成功率は

$$\phi_F(x) = \phi_F = (1-A)f(x) \quad (2)$$

ここで A は、この個体が1回も訪花されない確率である。個体が訪花される回数は個体群中での個体の相対的な誘引力に依存すると考え、 A は、その個体自身の誘引器官の誘引力だけでなく、個体群中の他の個体の誘引力にも依存するとする。すなわち、個体群のうちのほとんどの個体(野生型)の誘引器官への資源配分を y とすると、この個体群において配分 x の個体が訪花されない確率は $A(r(x), r(y))$ である。

一方、花粉親としての繁殖成功を得るためにも、送粉者に自分の花粉を他の花へと運んでもらう必要がある。花粉が運ばれた花の上では、他の花から来た花粉との間で受精競争が生じる。花粉の間には受精能力の優劣はないものとし、また、送粉者は訪花ごとに異なる花から花粉を運んでくるとする。このとき、注目している花の花粉が、運ばれた先で花のある胚珠を受精する確率は、その花の訪花回数の逆数に等しくなる。したがって、ある個体の花粉親としての成功率は

$$\phi_M = \sum_{i=1} P_{r(x)r(y)}(i) i \sum_{j=1} \frac{f(y)}{j} \hat{P}_{r(x)r(y)}(j). \quad (3)$$

ここで $P_{r(x)r(y)}(i)$ は、注目している花が i 回だけ送粉者によって訪問される確率、 $\hat{P}_{r(x)r(y)}(j)$ は、この花が i 回だけ訪問されたとき、送粉者がこの花の花粉を運んだ先の花が、合計 j 回だけ訪問される確率である。

2.1.1 花間に訪花回数の相関がない場合

注目している花の訪花回数と、送粉者がこの花の花粉を運んだ先の花の訪花回数に相関がない場合、送粉者の利用可能性(個体群全体の訪花回数の平均)を c とおくと $\hat{P}_{r(x)r(y);i}(j) = j/c P_{r(y)r(y)}(j)$ が成り立つので、式(3)は

$$\phi_M = \sum_{i=1} P_{r(x)r(y)}(i) i \sum_{j=1} \frac{f(y)}{r(y)} P_{r(y)r(y)}(j) = \frac{r(x)}{r(y)} (1 - A(r(y), r(y))) f(y) \quad (4)$$

となる。進化的に安定な誘引器官への資源配分を $x = \bar{x}$ とすると、式(1), (2), (4)から、 \bar{x} は

$$\left. \frac{\partial}{\partial x} \phi(x, y) \right|_{x=y=\bar{x}} = (1 - A)f' - A'r'f + \frac{r'}{r}(1 - A)f = 0 \quad (5)$$

を満たす必要がある。ここで $A' = \partial A(r(x), r(y))/\partial r(x)$ である。式(5)を変形すると

$$(rf)' - \frac{A'}{1 - A} rr'f = 0 \quad (6)$$

となる。

まず、送粉者の訪花回数が花間でばらつかず一様分布である(決定論的モデル)とすると、 $A = A' = 0$ である。このとき式(6)は $(rf)' = 0$ となる。 $f(x) = R - x$, $r(x) = x^k$ ($0 < k \leq 1$) においてこの式を解くと、この場合の進化的に安定な配分 $x = \bar{x}_{de}$ は

$$\bar{x}_{de} = \frac{k}{k+1}. \quad (7)$$

と得られる。

次に、送粉者の訪花が確率論的で、各訪花が互いに独立に生じる場合を考える。このとき、確率分布 $P_{r(x)r(y)}$ は Poisson 分布に従う：

$$P_{r(x)r(y)}(i) = \frac{1}{i!} \left(c \frac{r(x)}{r(y)} \right)^i \exp\left(-c \frac{r(x)}{r(y)}\right), \quad A(r(x), r(y)) = \exp\left(-c \frac{r(x)}{r(y)}\right). \quad (8)$$

関数 $f(x)$, $r(x)$ について上と同じ形を用いて式(6)を解くと、進化的に安定な配分 $x = \bar{x}_{po}$ は

$$\bar{x}_{po} = \frac{k(1+C)}{k(1+C)+1} R \quad \left(C = \frac{c}{\exp c - 1} \right). \quad (9)$$

また、送粉者の訪花が集中分布するとし、確率分布 $P_{r(x)r(y)}$ が負の2項分布

$$P_{r(x)r(y)}(i) = \binom{n+i-1}{i} \left(\frac{n}{n+c \frac{r(x)}{r(y)}} \right)^n \left(\frac{c \frac{r(x)}{r(y)}}{n+c \frac{r(x)}{r(y)}} \right)^i, \quad A(r(x), r(y)) = \left\{ \frac{n}{n+c \frac{r(x)}{r(y)}} \right\}^n \quad (10)$$

に従うと仮定した場合の進化的に安定な配分 \bar{x}_{nb} も、式(6)から計算することができる。

これら3つの進化的に安定な配分を比較する(図1)。決定論的モデルでの配分 \bar{x}_{de} は環境中における送粉者の利用可能性 c に依存しないが、2つの確率論的モデルでの投資配分 \bar{x}_{po} 、 \bar{x}_{nb} は両方とも \bar{x}_{de} より大きく、 c が増加するにつれて同じように単調減少して \bar{x}_{de} に漸近するということがわかる(したがって、以降の解析では確率論的モデルとして Poisson 分布のみを用いる)。これは、確率論的モデルでは c が小さいときは他殖種子を生産するための花粉が受け取りにくくなるので、誘引器官への配分を増やしたほうが有利であるという理由による。

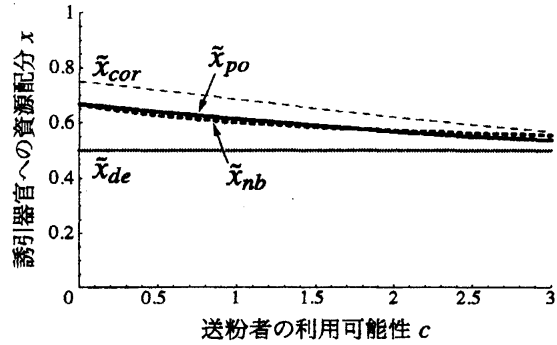


図1: 進化的に安定な誘引器官への資源配分。 $R = 1$, $f(x) = R - x$, $r(x) = x$.

2.1.2 花間に訪花回数の正の相関がある場合

一般的には、送粉者の訪花回数に関して、花間にある程度の正の相関があると予想される。例えば、送粉者の分布に空間的な偏りがあるような場合は、送粉者の密度が大きい生息地ではどの花も訪花回数が大きくなり、逆に送粉者の密度が小さい生息地では訪花回数が小さくなるだろう。

そのような正の相関の効果を考慮するために、花間の訪花回数に線形の関係があると仮定する:

$$\hat{P}_{r(x)r(y)}(i,j) = \begin{cases} 1 & j = \frac{r(y)}{r(x)} i \\ 0 & \text{それ以外} \end{cases} \quad (11)$$

ここで訪花回数 i, j は定義上は正の整数だが、 $r(x)/r(y)$ が整数であるとは限らないので、式(11)は正の相関を表すための形式的な表現である。式(11)を式(3)に代入すると

$$\phi_M = \sum_{i=1} P_{r(x)r(y)}(i) i \sum_{j=1} \frac{f(y)}{\frac{r(y)}{r(x)} i} = \frac{r(x)}{r(y)} (1 - A(r(x), r(y))) f(y) \quad (12)$$

となる。2.1.1節と同様、 $\partial\phi(x, y)/\partial x|_{x=y=\bar{x}} = 0$ から、進化的に安定な配分に関する条件式を得る:

$$(rf)' - \frac{2A'}{1-A} rr'f = 0. \quad (13)$$

決定論的モデルでは $A = A' = 0$ なので、進化的に安定な配分は前節と同じ (\bar{x}_{de}) である。一方、確率論的モデル (Poisson 分布) の場合の進化的に安定な配分 \bar{x}_{cor} は、式(6)に式(8)および $f(x) = R - x$, $r(x) = x^k$ ($0 < k \leq 1$) を代入して解くと

$$\bar{x}_{cor} = \frac{k(1+2C)}{k(1+2C)+1} R. \quad (14)$$

となる。式(14)を式(9)と比較すると、 $\bar{x}_{po} < \bar{x}_{cor}$ が成り立つ(図1)。つまり、花間に訪花回数の正の相関がある場合は、そうでない場合に較べて誘引器官への配分を増やすということがわかる。

2.2 自殖種子も生産する場合

次に、自家和合性の花で、種子の一部が自殖によってできる場合を考える。自殖には、送粉者の訪花に依らず種子を生産できるという利点とともに、自殖種子は近交弱勢によって他殖種子よりも生存率が小さくなるという欠点がある。

胚珠のうちの一定の割合 s を他殖に先んじて自殖し、残りの $1-s$ の割合の胚珠を他殖するとき、雌機能を通じた適応度は

$$\phi_F = hsf(x) + (1-s)(1-A(r(x), r(y)))f(x) \quad (15)$$

とかける。右辺第1項、第2項はそれぞれ自殖種子、他殖種子の生産による適応度への寄与である。 h は他殖種子に対する自殖種子の相対的な生存率を表す。

一方、雄機能を通じた適応度は、花間に訪花回数の相関がない場合、2.1.1節と同様

$$\phi_M = hsf(x) + (1-s)\frac{r(x)}{r(y)}(1-A(r(y), r(y)))f(y) \quad (16)$$

とかける。ここで、自殖に使われる花粉の数はわずかなので、他の花に運ばれる花粉の量には影響しないとしている。右辺第1項、第2項はそれぞれ自殖種子、他殖種子の花粉親としての適応度への寄与である。

式(1), (15), (16)より、進化的に安定な配分の条件は

$$\frac{\partial}{\partial x}\phi(x, y)\Big|_{x=y=\bar{x}} = \{2hs + (1-s)(1-A)\}f' - (1-s)r'f\left(A' + \frac{1-A}{r}\right) = 0 \quad (17)$$

となる。

決定論的モデル ($A=0$) における進化的に安定な配分 \bar{x}_{de} は、自家不和合の場合と同様に送粉者の利用可能性 c には依存しないが、自家不和合の場合の配分よりは小さくなる(図2)。これは、自殖によって一定の繁殖成功度が確保されるため、送粉者誘引の重要性が小さくなるからである。

一方、訪花回数が花間に相関がなく、かつ式(8)のPoisson分布に従う場合の進化的に安定な配分 \bar{x}_{po} は、 c が大きい場合は自家不和合の場合と同様に単調減少して \bar{x}_{de} に漸近するが、 c が小さい場合には逆に c が小さくなるほど減少し、 $c=0$ の極限では0となる。結果として、 \bar{x}_{po} は c に関する一山型の関数となる(図2)。花間に訪花回数の正の相関がある場合の進化的に安定な配分 \bar{x}_{cor} も、これと同様の傾向を示す。これは、環境中の送粉者がある程度多い場合は、他殖用の花粉を得る確率を大きくするために誘引器官に資源を配分するが、送粉者が少なければ、むしろ他殖をあきらめて自殖種子の生産により多くの資源を投資するほうが有利になるからである。

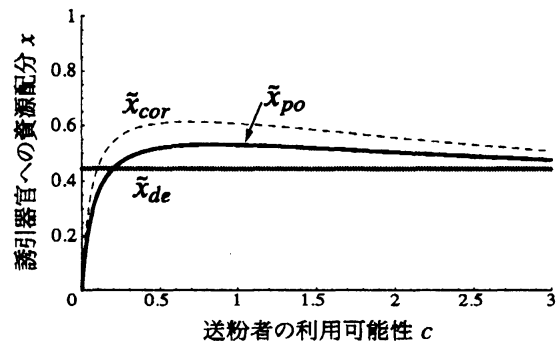


図2: 一部の胚珠が自殖する場合の、進化的に安定な誘引器官への資源配分。 $f(x) = R - x$, $r(x) = x$, $R = 1$, $s = 0.2$, $h = 0.5$ 。

また、確率論的モデルの場合、 c が大きくなると A は単調減少するため、胚珠全体に対する自殖種子の割合 s が一定でも実際の自殖率 (生産された種子のうちの自殖種子の割合) $\delta = s/[s+(1-s)(1-A)]$ は単調減少する。したがって、 δ に対する \bar{x}_{po} , \bar{x}_{cor} の依存性は、単調減少ではなく、一山型の関数になる (図 3)。

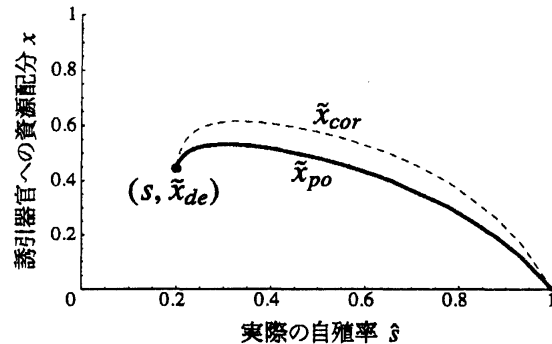


図 3: 実際の自殖率 δ と進化的に安定な資源配分 \bar{x} の関係。 $f(x) = R - x$, $r(x) = x$, $R = 1$, $s = 0.2$, $h = 0.5$ 。

3 考察

本研究では、送粉者の訪花の確率性を明示的に組み込んだ数理モデルを立てて、訪花の確率性が植物の進化的に安定な誘引器官への配分にどのような影響を及ぼすのかを解析した。その結果、(1) 自家不和合の場合、進化的に安定な誘引器官への配分は、送粉者の利用可能性とともに減少する (2) 花間の訪花回数に花間で正の相関がある場合は、誘引器官への配分が大きくなる (3) 自家和合の場合、誘引器官への配分は送粉者の利用可能性に関して一山型の関数になるという結果が得られた。結果 (1) は、花粉制限が生じるような状況では、自分の花粉を他の花に運んでもらう雄機能以外に、他殖用の花粉を受け取るという雌機能からみても、誘引器官が重要になるということを示している。これは、従来の決定論的モデルでも示唆されている (例えば Sato 2002, Burd 2008)。これに対して、結果 (2) は、花粉がどのように他の花に運ばれるかという花粉動態もまた繁殖配分に影響することを示唆している。また、結果 (3) は、自殖率が大きい花ほど誘引器官への投資量が小さいという一般的な知見とは矛盾する部分がある。今回のモデルでは自殖率 s を一定であると仮定しているため、 s が進化した場合の解析は将来の課題である。

参考文献

- Ashman, T.-L., Knight, T.M., Steets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mazer, S. J., Mitchell, R. J., Morgan, M. T., Wilson, W. G., 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* **85**, 2408–2421.
- Burd, M., 2008. The haig-Westoby model revisited. *Am. Nat.* **171**, 400–404.
- Ezoe, H., Washizu, N., 2009. Effect of stochasticity in the availability of pollinators on the resource allocation within a flower. *J. Theor. Biol.* **258**, 630–636
- Haig, D., Westoby, M., 1988. On limits to seed production. *Am. Nat.* **131**, 757–759.
- Sato, H., 2002. Invasion of unisexuals in hermaphrodite populations of animal-pollinated plants: effects of pollination ecology and floral size-number trade-offs. *Evolution* **56**, 2374–2382.