

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 27 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2012

課題番号：22570011

研究課題名（和文） 繁殖スケジュールの変動パターンが多年生植物の絶滅確率に与える影響の数理的解析

研究課題名（英文） A MATHEMATICAL ANALYSIS ON EFFECT OF REPRODUCTIVE SCHEDULE PATTERN ON EXTINCTION PROBABILITY OF PERENNIAL PLANTS

研究代表者

高田 壮則 (TAKADA TAKENORI)

北海道大学・地球環境科学研究所・教授

研究者番号：80206755

研究成果の概要（和文）：

生活史パラメーターの変動が個体群の増加率に与える影響を評価する理論的研究を行うとともに、木本種2種（トチノキ，サワグルミ）について、推移行列モデルを応用してその影響を評価した。トチノキでは、生命表反応実験（LTRE）という手法によって、集団動態のKey stageは幼植物段階、Key processはその段階の個体の成長であることが同定された。また、地形変化モデルを下部構造に持つシミュレーションプログラムを開発し、トチノキはマスティングがなければ個体群を維持できない種であること、サワグルミは現在の台風襲来頻度では、マスティング頻度が低くなくても集団を維持できることなどが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：

Theoretical study is conducted to evaluate the effects of variation in life history parameters on population growth rate. The effects in two riparian tree species are also evaluated, applying population matrix models. In *Aesculus turbinata*, key process and stage of population dynamics is identified as growth of juvenile individuals, by life table response experiment (LTRE). Furthermore, a simulation program, which is based on population matrix models and incorporated by landscape dynamics, is developed. We found in *Aesculus turbinata*, that the population cannot be maintained without mast behavior. On the other hand, in *Pterocarya rhoifolia*, it is maintained even if the frequency of masting is very low.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	1,900,000	570,000	2,470,000
2011 年度	900,000	270,000	1,170,000
2012 年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：多年生植物、繁殖スケジュール、絶滅確率、攪乱パターン

1. 研究開始当初の背景

生物の歴史がはじまってから三十数億年が過ぎた現在、地球上にはその長遠な時間が育んだ多様な植物種が存在する我々が研究対象としている多年生植物の生活史にも驚くほどのバリエーションがあり、適応度に直接関連する繁殖様式にも多くのパターンがあることが国内外の数多くの研究によって明らかになって来た。その中でも特殊なものは、二年以上の寿命を持ちながら生涯に一回だけ繁殖を行い死んでいくようにプログラムされている種（一回繁殖型）が存在することである。ササ、オオウバユリやシシウドなどがそれに当たる。その一方で、多くの多年生植物は樹木も含めて多回繁殖型であり、樹木の繁殖様式においてよく取り上げられる現象は、ブナや溪畔林樹種のサワグルミまで広く見られる種子数の大きな年変動であり、隔年結実と呼ばれる。

その一方で、生育環境にも大きな変動がみられ、溪畔林では河川の氾濫の影響を受けるが、攪乱パターンにもほぼ等間隔に訪れる周期的な攪乱もあれば、周期ははっきりしないものの数年に一度は訪れると予想される台風のような擬周期的攪乱がある。したがって、繁殖スケジュールと攪乱パターンの時間的変動の組み合わせが生物集団の絶滅するリスクを大きく支配していると考えられる。多様な繁殖スケジュールと攪乱パターンの組み合わせに対して生物集団がどのような影響を受けているのかを理解することが重要である。

2. 研究の目的

前述の背景のもとで、

(1) 個体の成長率や生存率が確率的に変動する場合の動態を記述する基礎方程式を構築する。

(2) 自然攪乱パターンおよび繁殖スケジュールの多様性を組み込んだ数理モデルを用いることによって、生活史パラメーターの変動が個体群の増加率に与える影響を評価する手法を開発する。

(3) 地形変化モデルを下部構造に持つシミュレーションプログラムを開発し、どのような繁殖スケジュールをもつ植物種がどのような生育環境（攪乱パターンの違い）において個体群の増加率が最大になるかを評価する手法を開発する。

(4) (1)から(3)で開発されたモデルを、多年生草本種（エンレイソウ、オオウバユリ、バイケイソウ）、溪畔林樹種（トチノキ、サワグルミ）に対して応用し、多様な繁殖スケジュールと攪乱パターンの組み合わせに対して生物集団がどのような影響を受けているのかを明らかにする。

(5) 上記の研究対象種5種に対して、どの種がどのような攪乱パターンに対して絶滅しやすいかを議論する。

3. 研究の方法

センサスデータの解析

(1) データ整理：すでに個体数の動態に関するデータが蓄積されている草本種3種、木本種2種についてデータ整理を行なう。

(2) 基本統計量の推定および攪乱パターンの同定：整理されたデータに基づいて、時間的に変動する（生育段階依存的な）生存率、成長率（以下では基本統計量と呼ぶ）の推定を行う。また、生存率・成長率の時間変化から攪乱パターンの同定を行う。

(3) 繁殖スケジュールの同定：整理されたデータに基づいて繁殖率の時間的変動を推定し、繁殖スケジュールのパターンを同定する。

(4) 不足データの補充：一連の推定作業の中で見いだされると予想される不足データ（補充データ）を明らかにする。

数理モデルの構築

(1) 確率微分方程式モデルの構築：個体の成長率や生存率が確率的に変動する場合の動態を記述する確率微分方程式を構築し、偏微分方程式に関する基礎研究を応用して、その方程式の解析手法を開発する。その結果として、個体群増加率を求めるための確率的 Euler-Lotka 方程式を見いだす。

(2) 新たな推移行列モデルの構築：個体群持続可能性分析 (PVA) を行うために、推移行列モデルを構成する。従来の推移行列モデル (Caswell 2000) を変形し、

$$\mathbf{x}_{t+1} = (\mathbf{T}_t + \mathbf{F}_t)\mathbf{x}_t$$

とする。ここで、 \mathbf{T}_t は生存率、成長率から構成される行列、 \mathbf{F}_t は繁殖率から構成される行列である。

(3) 個体群増加率の変動要因の同定：(2) で構築されたモデルより、生活史パラメーター（推移行列の要素）が変動したときの個体群増加率の変動幅を求める手法を使って、個体群の増加率に大きく影響を与える生活史過程および生育段階を評価する。

(4) 繁殖スケジュール・攪乱パターンの定式化：上記の \mathbf{F}_t を変化させることによって、隔年結実などの繁殖スケジュールの定式化を行う。また、自然攪乱の頻度は生存率や成長率に影響を与えるため、 \mathbf{T}_t を用いて、攪乱パターンを組み込んだ定式化を行う。

(5) 地形変化モデルの導入：自然攪乱は生育地の環境条件も変化させるため、環境条件の異なる生育地の頻度分布に影響を与える。

その頻度分布の動態を記述する地形変化モデルを構築する。

(6) シミュレーションプログラムの作成：各植物種の推移行列を用いてシミュレーションプログラムを作成・実行し、多様な繁殖スケジュールと攪乱パターンの組み合わせに対して生物集団がどのような影響を受けているのかを明らかにする。

4. 研究成果

(1) トチノキの生命表反応実験 (LTRE)：研究対象種のうち溪畔林樹種トチノキについては、生命表反応実験という手法を用いることによって、台風という自然攪乱が生息場所依存的に異なる影響を集団に与えることや、集団動態の Key stage, Key process が同定された。台風が訪れた年と訪れなかった年の間での個体群増加率の差への寄与は、幼植物第一段階（稚樹）の個体の成長率の違いが大きく寄与していることがわかった（図 1）。

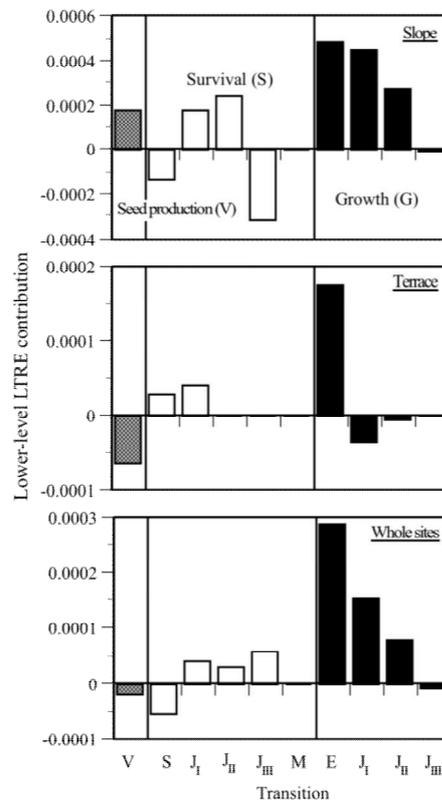


図 1 各生育段階・生活史過程における LTRE contribution

この成果については、英文論文が受理された。

(2) 地形変化・繁殖率変動モデルの導入：
 これまでの解析によって、溪畔林樹種の各生活史段階の個体が、溪畔域のさまざまな立地に生育しており、それぞれの立地において生存率や成長速度が異なっていることが明らかになった。それらの立地を、3つの生息場所として、斜面部、段丘部、氾濫原野に分類した場合、間欠的に訪れる大型台風は、以前は段丘部であった場所が氾濫原に変わるなど各立地の状態および環境条件を変更し、その結果各生息場所の面積を変えることだろう。また、台風と隔年結実とは異なった周期で訪れるため、溪畔林樹種では3種類の個体群行列が構成される（平年、台風年、豊作年行列）。したがって、それぞれの生息地、それぞれの年の組み合わせ () $3 \times 3 = 9$ 通りの個体群行列が求められることになる。したがって、地形変化後の翌年の生育段階ベクトルは

$$\begin{aligned} \mathbf{x}_{S,t+1} &= g_{11}\mathbf{A}_S\mathbf{x}_{S,t} + g_{12}\mathbf{A}_T\mathbf{x}_{T,t} + g_{13}\mathbf{A}_F\mathbf{x}_{F,t} \\ \mathbf{x}_{T,t+1} &= g_{21}\mathbf{A}_S\mathbf{x}_{S,t} + g_{22}\mathbf{A}_T\mathbf{x}_{T,t} + g_{23}\mathbf{A}_F\mathbf{x}_{F,t} \\ \mathbf{x}_{F,t+1} &= g_{31}\mathbf{A}_S\mathbf{x}_{S,t} + g_{32}\mathbf{A}_T\mathbf{x}_{T,t} + g_{33}\mathbf{A}_F\mathbf{x}_{F,t} \end{aligned}$$

となる。式中 \mathbf{A}_i は各生育地における集団推移行列、 g_{ij} は地形変化行列の i 行 j 列目の要素を表す。 \mathbf{A}_i 、 g_{ij} はともに平年の場合と台風が訪れた年では異なる行列を用いることになる。この推移行列モデルを用いて、コンピューターシミュレーションを行った。台風年では仮想の地形変化にもとづいた推移行列を採用した。平均 k 年間隔で台風が確率的に訪れると仮定したトチノキのコンピューターシミュレーションでは、

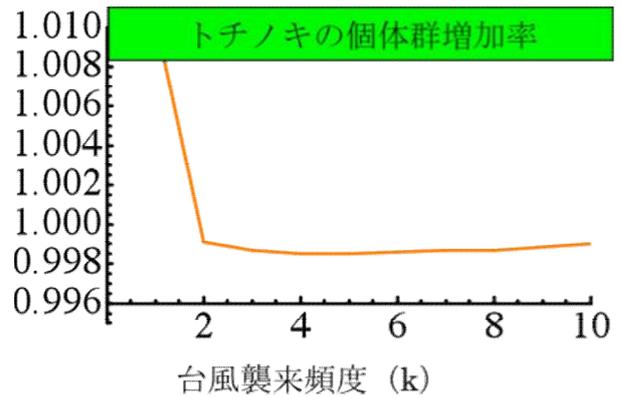


図2 台風襲来頻度と個体群増加率

隔年結実がない場合には集団を維持できないことがわかった (図2)。一方、サワグルミでは、隔年結実がなくても集団増加率は1を超えており、集団を維持できることがわかった。さらに、隔年結実の効果を導入してシミュレーションを行った結果、トチノキでは、隔年結実の頻度が高く、台風襲来頻度も高い方が個体群増加率を最大にすることがわかった (図3)。図2の結果と

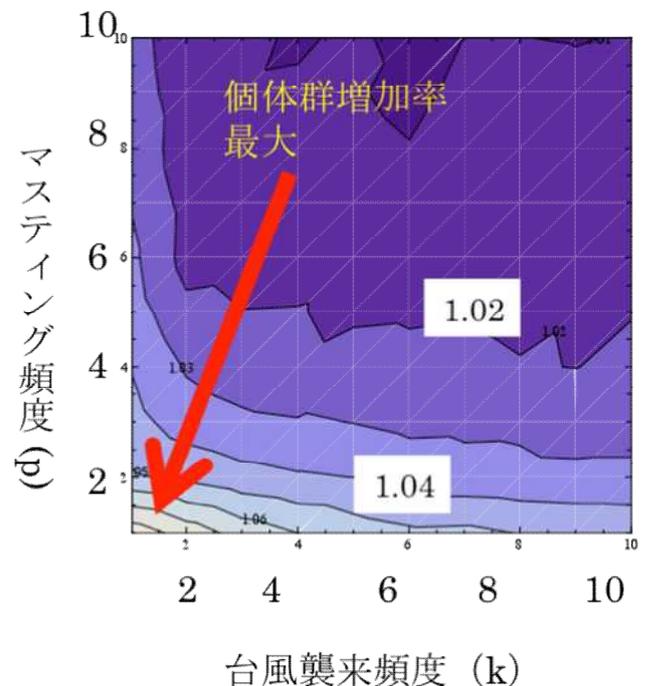


図3 トチノキ集団の個体群増加率

図3の結果を総合すると、マस्टィングと台風襲来が同時的におこるとトチノキ集団にはせいの効果がもたらされることを示唆する。

一方、サワグルミでは、隔年結実の頻度が高く、台風襲来頻度が低い方が個体群増加率を最大にするという順当な結果となった。この成果は現在英文論文として投稿準備中である。

(3) 個体の成長率や生存率が確率的に変動する場合の動態を記述する確率微分方程式モデルを構築する試みも行われた。その結果、動態を記述する基礎方程式が求められ、個体群増加率を求めるための確率的Euler-Lotka方程式を求めることができた(下式)。

$$\int_0^{\infty} \exp(-\lambda a) E[F(X_a)S(a)] da = 1$$

式中、 λ は個体群増加率、 a は齢、 F 、 S はそれぞれ、齢別繁殖率、齢別生存率を表す。 $E[\]$ は括弧内のサンプルパス期待値を表す。この成果はOizumi & Takada (2013)として出版されている(下記雑誌論文の項参照)。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計8件)

(1) Kaneko, Y. & Takada, T., Pair-wise analyses of the effects of demographic processes, vital rates, and life stages on the spatiotemporal variation in the population dynamics of the riparian tree *Aesculus turbinata* Blume. *Population Ecology*, 査読有 (in press).

DOI: 未定

(2) Oizumi, R. & Takada, T., Optimal life schedule with stochastic growth in

age-size structured models: Theory and an application, 査読有, 323, 2013, 76-89.

DOI: 10.1016/j.jtbi.2013.01.020

(3) 高田壯則, Cost-benefit model を用いた最適葉寿命モデル —最適戦略基準の検討—, *日本生態学会誌*, 査読有, 63, 2012, 69-80.

DOI, URLなし

(4) Kohyama, T. & Takada, T., One-sided competition for light promotes coexistence of forest trees that share the same adult height, *Journal of Ecology*, 査読有, 100, 2012, 1501-1511.

DOI: 10.1111/j.1365-2745.2012.02029.x

(5) Ishizaki, S., Shiojiri, K., Karban, R. and Ohara, M., Clonal growth of sagebrush (*Artemisia tridentata*) (Asteraceae) and its relation to volatile communication., *Plant Species Biology*, 査読有, 27, 2012, 69-76.

DOI: 10.1111/j.1442-1984.2011.00333.x

(6) Sugahara K, Kaneko Y et al.. Phylogeography of Japanese horse chestnut (*Aesculus turbinata*) in the Japanese archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Plant Research*, 査読有, 124, 2011, 75-83.

DOI: 10.1007/s10265-010-0356-z

(7) J. C. Djietror, M. Ohara & C. Appiah, Predicting the establishment and spread of Siam weed in Australia: A test of abiotic cues on seed dormancy and germination, *Research Journal of Forestry*, 査読有, 5, 2011, 115-127.

DOI: 10.3923/rjf.2011

(8) Takada, T., Miyamoto, A. & Hasegawa, FS., Derivation of a yearly transition probability matrix for land-use dynamics and its applications., *Landscape Ecology*, 査読有, 25, 2010, 561-572.

DOI: 10.1007/s10980-009-9433-x

[学会発表] (計7件)

(1) 高田壯則、金子有子, 河川氾濫原環境における樹木集団の動態シミュレーション

- ン, 日本生態学会, 2013. 3. 6, グランシップ静岡 (静岡市)
- (2) Takada, T., Application of matrix population models, Biomathematics of Structured Populations with a Mini-Symposium in Honor of Professor Yasuhiro Takeuchi (招待講演), 2012. 11. 1, University of Tokyo (Tokyo).
- (3) 大泉嶺, 高田壯則, 確率変動を伴う最適生活史戦略と個体群動態, 日本数理生物学会, 2012. 9. 12, 岡山大学 (岡山)
- (4) Takada, T., A mathematical analysis of multi-layer system of forest dynamics, International symposium: Advances in theory of species interactions (招待講演), 2012. 6. 18, Kyoto University (Kyoto).
- (5) 草嶋乃美、加藤優希、大原雅, 一斉開花するバイケイソウの種子繁殖とクローン成長が個体群構造に及ぼす影響, 日本生態学会, 2011. 3. 10, 札幌コンベンションセンター (札幌)
- (6) 早船琢磨、西澤美幸、大原雅, 一回繁殖型多年生草本オオウバユリにおける集団間の遺伝的および形態的変異, 日本生態学会, 2011. 3. 9, 札幌コンベンションセンター (札幌)
- (7) 高田壯則, 土地利用推移行列の利用をめぐる問題点—一年推移行列の求め方—, 日本写真測量学会 (招待講演), 2010.6.18., カデル2・7 (札幌)

[図書] (計 1 件)

- (1) 酒井聡樹、高田壯則、東樹 宏和、共立出版、生き物の進化ゲーム改訂版、2012、252ページ

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

該当なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高田 壯則 (TAKADA TAKENORI)
北海道大学・地球環境科学研究所・教授

研究者番号 : 80206755

(2) 研究分担者

大原 雅 (OHARA MASASHI)
北海道大学・地球環境科学研究所・教授
研究者番号 : 90194274

金子 有子 (KANEKO YUKO)

滋賀県琵琶湖環境科学研究所センター・総合解析部門・専門研究員
研究者番号 : 90280817

(3) 連携研究者

該当なし