

## 様式 C-19

# 科学研究費補助金研究成果報告書

平成 21 年 5 月 20 日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007～2008

課題番号：19570011

研究課題名（和文） 攪乱環境下における植物の分集団動態—攪乱強度と絶滅確率の関係に関する数理的解析—

研究課題名（英文） Meta-population dynamics of plants under fluctuating environment – A mathematical analysis on the relationship between disturbance intensity and extinction probability. –

研究代表者

高田 壮則 (TAKADA TAKENORI)

北海道大学・大学院地球環境科学研究院・教授

研究者番号：80206755

研究成果の概要：

本研究で対象としている生活史の異なる木本種2種（トチノキ、サワグルミ）、林床植物3種（エンレイソウ、オオバナノエンレイソウ、オオウバユリ、スズラン）について、その生物集団の動態の解析を行った。生存率、成長率、繁殖率の攪乱などによる時間空間的変動が集団の増加率に与える影響を評価する従来の方法について検討が加えられ、近年発展した生命表反応実験（LTRE）という手法を用いる解析をおこなった。また、その結果をもとに絶滅確率を求める新たな手法を開発した。

交付額

（金額単位：円）

|      | 直接経費      | 間接経費      | 合計        |
|------|-----------|-----------|-----------|
| 19年度 | 2,200,000 | 660,000   | 2,860,000 |
| 20年度 | 1,300,000 | 390,000   | 1,690,000 |
| 年度   |           |           |           |
| 年度   |           |           |           |
| 年度   |           |           |           |
| 総計   | 3,500,000 | 1,050,000 | 4,550,000 |

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：個体群、集団維持機構、コンピュータシミュレーション、植物集団

## 1. 研究開始当初の背景

近年、都市化の進展や農地開発などの人間活動に伴い、身近にある自然環境が全国的な規模で急激に減少している。その事実はそのに生息する自然動植物の生息を脅かし、ひいては各地域の生物群集・各種個体群の存続を危ういものとする可能性をはらんでいる。そのため、さまざまな動植物の絶滅を危ぶむ声は日増しに増大しており、Shaffer (1990, 1991) が個体群存続可能性分析なる方法を提案するなど基礎的研究がなされてきた。しかし、具体的に保全対象種の生息環境の構造の違いに着目した保全方法を提示するためには未だ十分な研究がなされているとは言えない。

周知のように、植物は空間的に均一に分布するものではなく、パッチ状に分集団構造をもちながら生息している。そのため、近年Hanski (1999) らの著作の影響もあり、分集団構造が個体群の維持に果たす役割に注目が集まっている。と同時に、植物は自然撹乱のために時間的にも一定な環境に生息しているわけではない。人間活動による森林の分断化は、分集団間の連結を希薄なものに変え、自然撹乱による部分集団の局所的絶滅を他集団からの移入によって防ぐことを困難にすると考えられる。したがって、保全すべき対象種の繁殖様式に依存する分集団間の分散パターンと自然撹乱の頻度に依存して絶滅確率が異なることや保全対応策を変えるべきであることを我々は経験的に知っている。例えば、種子の散布様式（風散布、重力散布あるいは動物散布など）は分集団間の移入確率を大きく支配しているし、木本や草本では繁殖体散布様式が大きく異なっている。また、頻繁に河川の氾濫の影響を受ける溪畔林と比較的安定な環境条件をもつ林床などでは撹乱頻度に大きな違いがある。

研究代表者の高田は、過去に採択された文部科学省科研費を通じて植物集団の詳細な動態を記述する数理モデルの研究を行ってきた。過去のある科研費では、研究分担者の大原と集団の絶滅確率を求めるシミュレーションを行い、生活史パラメーターの統計学的解析を行った (Ohara, Takada, & Kawano, 2001; Ohara et al. 2006)。

また、研究分担者の金子とは、すでに分集団構造をもつ溪畔林の研究を共同で行い、Kaneko, Takada and Kawano (1999), Kaneko and Takada (in press) にまとめられている。

上記の研究を通じて、繁殖体の分散様式と各生息地での撹乱頻度の複合的要因が分集団構造をもつ生物集団の絶滅するリスクを大きく支配していると予想するに至った。したがって、多様な分散様式と時間的に変動する撹乱環境に対応して、分集団構造および遺伝的構造の空間的異質性が決定されていると考えられる。絶滅リスクを評価するためには、上記の集団動態学的機構を理解することが重要である。既述の視点に立った上で、実際に長期にわたる経年調査をもとに定量化し、分散様式と撹乱環境に着目して分集団構造および遺伝的構造の空間的異質性を把握した研究例は数少ない。

## 2. 研究の目的

本研究では、

(1) 分散様式と自然撹乱頻度を組み込んだ数理モデルを用いることによって、生物集団の空間構造が集団の増加率に与える影響を推定する手法を開発すること、

(2) どのような分散様式をもつ植物種がどのような生育環境（撹乱頻度の違い）において絶滅しやすいかを明らかにするために、集団動態の時空間的変動を反映する集団の維持機構、すなわち集団動態の **Key stage**, **Key process** を定量的に同定すること、

(3) 繁殖体の分散様式および生育地の異なる林床性多年生草本種（エンレイソウ、オオバナノエンレイソウ、オオウバユリ、スズラン）、溪畔林樹種（トチノキ、サワグルミ）を対象にして、センサスデータをもとに上記モデルを用いて解析し、それぞれの種の結果を比較すること、

(4) 上述の種を対象にして、遺伝的構造の空間的異質性を明らかにすること、を目的とする。

## 3. 研究の方法

本研究はその目的を達成するために数理解析と野外調査の2本の柱から構成され

る。研究の目的からわかるように、今回の数理解析を行うためにはフィールド研究者による野外調査は不可欠であり、また数理モデル・シミュレーションモデルの作成にはフィールド研究者によるモデルの妥当性の検討が不可欠である。そのため、この研究に耐えうるデータセットおよび永久調査区（Ohara, Takada, & Kawano, 2001; Ohara et al. 2006; Kaneko, Takada and Kawano, 1999; Kaneko & Takada, in press）を保有している研究分担者二名との共同研究を行った。

#### 【平成19年度】

##### (1) 数理解析 (高田):

###### ① 分散様式のパラメーター化

分集団間の距離および種子の分散様式（風散布、重力散布あるいは動物散布など）に依存して各分集団間の移入・移出が異なるため、分集団間の移入率、移出率および定着確率に関するパラメーターを算出する。

###### ② 自然撓乱の影響の評価

自然撓乱の頻度は生存率や繁殖率に影響を与えるため、生存率・繁殖率の撓乱頻度依存性を組み込んだ定式化を行う。

###### ③ 既存データの解析（およびデータ不足の場合にはデータの補充）

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（Ohara, M., Takada, T. & Kawano, S., 2001; Ohara et al. 2006; Takada & Ohara, in preparation）、木本種2種（Kaneko, Takada and Kawano, 1999; Kaneko & Takada, in press）に関して、データ整理を行い、絶滅確率推定のために不足しているデータ（補充データ）を明らかにする。

###### ④ 数理モデルの作成

上記のパラメーターの定式化をもとに絶滅確率推定のための推移行列モデル（Caswell 2000）と分集団モデル（Hanski, 1999）を結合したモデルを構築し、解析を行う。

##### (2) 野外調査 (大原・金子)

###### ① 既存データの解析

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種に関して、データ整理を行い、絶滅確率推定のために不足しているデータを明らかにする。また、データ不足の場合には、草本種3種、木本種2種に関して個体のマーキングおよびマッピングを行う。結実期には繁殖率を調査するため、処理個体の種子結実状況および生存率に関する調査を

行う。

###### ② 分散様式等に関するデータ収集

分散様式、移入率・移出率、撓乱頻度などのパラメーターを推定するためのデータ収集を行う。遺伝的構造の空間的異質性を明らかにするために、集団内の多型を検出可能なプライマーを開発し、遺伝解析を行う。

###### ③ 自然撓乱機構に関するデータ収集

個体群における自然撓乱の機構を理解するため、異なる環境に成立する複数の個体群、あるいは個体群内に環境傾度のある調査地を選定し、個体群を構成する個体の生活史段階の違いによる自然撓乱の影響の違いを把握する

#### 【平成20年度】

##### (1) 数理解析 (高田)

###### ① シミュレーションモデルの作成

前年度に調査した補充データを含めたセンサスデータを用いて統計解析を行い、林床植物4種の各種パラメーター値を求める。次の段階として、前年作成された数理モデルと求められたパラメーター値を用いてシミュレーションプログラムを作成・実行し、シミュレーション結果をセンサスデータと比較し、プログラムの適合性を検証する。

###### ② Key stage, Key process の解析

適合性が検証できた段階で、コンピューター・シミュレーションにより、集団動態の **Key stage, Key process** を定量的に同定する。また、国際自然保護連合の絶滅評価基準に基づき、各種の絶滅確率を推定する。さらに、各種の結果の比較やパラメーター値を任意に変更したシミュレーションを行うことによって、分集団動態における絶滅へのメカニズムを明らかにする

##### (2) 野外調査 (大原・金子)

###### ① 追跡調査および不足データの補充

前年度マーキングした草本種3種、木本種2種の各集団の個体の生長と生存に関する追跡調査を行う。また、補充データの検討にもとづいて、個体のマーキングおよびマッピングを行う。結実期には繁殖率を調査するため、処理個体の種子結実状況および生存率に関する調査を行う。

###### ② 遺伝的構造の評価

遺伝的構造の空間的異質性を明らかにするために、集団内の多型を検出可能なプライマーを開発し、遺伝解析を行う。

#### 4. 研究成果

本研究で対象としている生活史の異なる木本種2種(トチノキ, サワグルミ)について、集団解析に使用する目的で、オニグルミ属で開発されたマイクロサテライトマーカーの適用可能性について検討した。また、サワグルミでは2遺伝子座について集団内の多型を検出可能なプライマーが得られた。草本植物の遺伝的解析の結果、クローナル植物のスズランでは、栄養繁殖に偏る特徴的な繁殖様式と、それともなう特徴的な遺伝的構成の空間配置が見いだされた。その成果は、英文論文として2008年に公表されている。

林床植物3種(エンレイソウ, オオバナノエンレイソウ, オオウバユリ)に関して、これまで個体にマーキング処理を施してある永久調査区において、個体の成長、生存、死亡に関わる継続追跡調査を行った。新たな調査の結果と既存のセンサデータをあわせて、データの統計学的解析を行った。繁殖特性に関するそれらの成果の一部は3本の論文、3回の学会発表において公表されている。また、エンレイソウについては、時間的に変動する環境下における絶滅確率を推定する手法を開発し、現在英文論文を投稿準備中である。

数理解析的研究として、分集団間の移入率、移出率および定着確率に関するパラメータを算出し、攪乱頻度に依存した生存率・繁殖率も算出された。それらのパラメータの定式化をもとに絶滅確率推定のための推移行列モデルと分集団モデルを結合したモデルの構築を行った。また、生活史パラメータの変動が個体群の増加率に与える影響を評価する個体群増加率の感度や弾力性を用いる方法について検討が加えられ、生命表反応実験(LTRE)という手法を用いる解析をおこなった。また、森林の林床を含む層構造が生態系の安定性に与える影響を評価するモデルを構築し、2回の学会発表がなされ、英文論文として2009年に公表された。

木本植物2種(トチノキ, サワグルミ)に対しては、上記のLTRE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トチノキ・サワグルミ集団に与えることや、集団動態の時空間的変動を反映する集団の維持機構、すなわち集団動態の**Key stage, Key process**が同定された。この成果については、現在英文論文を投稿準備中である。

#### 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14件)

- ① Araki, K., Shimatani, K. and Ohara, M. (2009) Demographic-genetic studies of a clonal plant *Convallaria keiskei*: spatial structure and growth pattern of ramets and genets. 査読有、Annals of Botany (in press)
- ② Kubota, S. and Ohara, M. (2009) The evolution of self-compatible and self-incompatible populations in a hermaphroditic perennial, *Trillium camschatcense* (Melanthiaceae). 査読有、Journal of Plant Research (in press).
- ③ 前迫ゆり・藤脇崇裕・金子有子: 琵琶湖西岸流域におけるタブノキ個体群の分布と保全. 査読有. 大阪産業大学紀要. 2009 (印刷中).
- ④ 金子有子: ヨシ原保全: 何に配慮すべきなのだろうか? とりもどせ! 琵琶湖淀川原風景-琵琶湖・淀川の生物多様性保全に向けて-. 西野麻知子編著. 査読無. 31-48. サンライズ出版. 彦根. 2009 (印刷中).
- ⑤ 金子有子: サワグルミ. 日本樹木誌1巻. 大住克博・山中典和他編著. 日本林業調査会. 東京. 査読有. 2009 (印刷中)
- ⑥ Saito, Y. & Takada, T. (2009) Condition under which male-to male aggression compromises cooperation in a game without learning. 査読有、Open Evolution Journal: 3: 1-7.
- ⑦ Kohyama, T. & Takada, T. (2009) The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. 査読有、Journal of ecology: 97, 463-471.
- ⑧ Noda, T., Nakaoka, M. & Takada, T. (2009) Spatial connectivity and scaling for populations and communities. 査読有、Population ecology: 51, 3-4.
- ⑨ Kato, Y., Araki, K. and Ohara, M. (2009) Breeding system and floral visitors of *Veratrum album* subsp. *oxysepalum* (Melanthiaceae) 査読有、Plant Species Biology 24: 42-46.
- ⑩ Kaneko, Y. & Takada, T. (2008) Population Dynamics and Its Key Stages of Two Japanese Riparian Elements. 査読有、In: Ecology of riparian forests in Japan: Disturbance, life-history and regeneration. Springer-Verlag, Tokyo.
- ⑪ Araki, K. and Ohara, M. (2008) Reproductive demography of ramets and genets in a rhizomatous clonal plant *Convallaria keiskei*. 査読有、Journal of

Plant Research 121: 147-154.

⑫ Kato, Y., Araki, K., Kubota, S and Ohara, M. (2008) Development of microsatellite markers in a large perennial herb, *Veratrum album* subsp. *oxysepalum*. 査読有, Molecular Ecology Resources 8: 996-997.

⑬ Kubota, S., Kameyama, Y., Hirao, A. S. and Ohara, M. (2008) Adaptive significance of self-fertilization in a hermaphroditic perennial, *Trillium camschatcense* (Melanthiaceae) 査読有, American Journal of Botany 95: 482-489.

⑭ 藤井伸二・志賀隆・金子有子・栗林実・野間直彦：琵琶湖におけるミズヒマワリ（キク科）の侵入とその現状および駆除に関するノート。水草研究会誌89:9-21. 査読無. 2008.

〔学会発表〕（計 24 件）

① 久保田涉誠・大原雅, オオバナノエンレイソウにおける雄性不稔個体が集団の繁殖様式に与える影響. 第 56 回日本生態学会, 2009 年 3 月 19 日, 岩手県立大学

② 西澤美幸・大原雅, 一回繁殖型植物オオウバユリの繁殖特性が集団遺伝構造に与える影響. 第 56 回日本生態学会, 2009 年 3 月 19 日, 岩手県立大学.

③ Kaneko, Y. : Detecting key processes of tree population dynamics using projection matrices and the relationships among demographic parameters, retrospective and prospective analyses. 第56回日本生態学会大会. 2009. 3. 18. 盛岡

④ 高田壯則・甲山隆司・中島久男、多層構造系の二種共存安定解析、第 56 回日本生態学会、2009 年 3 月 17 日、盛岡

⑤ 菅原可奈子・金子有子・瀬戸口浩彰：日本列島におけるトチノキ (*Aesculus turbinata*) の系統地理. 日本植物分類学会第8回大会. 2009. 3. 13, 仙台

⑥ 久保田涉誠・大原雅, オオバナノエンレイソウにおける雄性不稔化現象とその適応的意義. 第 40 回日本種生物学シンポジウム, 2008 年 12 月 6 日, 茨城県守谷市デビューレックスセミナーホテル.

⑦ 山岸洋貴・久保田涉誠・大原雅, 雑種起源種コジマエンレイソウの葉緑体 DNA に基づく地域集団の系統解析. 第 72 回日本植物学会, 2008 年 9 月 25 日, 高知大学朝倉キャンパス.

⑧ 西澤美幸・大原雅, オオウバユリにおける栄養繁殖体形成の意義. 第 72 回日本植物学会, 2008 年 9 月 25 日, 高知大学朝倉キャンパス.

⑨ Takenori Takada, Asako Miyamoto, Shigeaki Hasegawa,

Masahiro Ishikawa., The algorithm to obtain annual transition matrix inland-use model. 第 18 回日本数理生物学会, 2008 年 9 月 17 日、京都

⑩ Tomohiko Yoshida, Takenori Takada., How should we obtain optimal leaf longevity, based on numerical calculation of cost-benefit model?, 第 18 回日本数理生物学会, 2008 年 9 月 17 日、京都

⑪ Ohara, Masashi ・ Araki, Kiwako ・ Shimatani, Kenichir, Growth and survival patterns of a monocarpic perennial herb *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae), based on the 13-year monitoring study. BOTANY 2008, 2008 年 7 月 28 日, ブリティッシュコロロンビア大学.

⑫ Yamagishi, Hiroki ・ Tomimatsu, Hiroshi ・ Ohara, Masashi, Edge effects on demography of a perennial understory herb, *Trillium camschatcense*, within small forest fragments. BOTANY 2008, 2008 年 7 月 28 日, ブリティッシュコロロンビア大学.

⑬ Kubota, Shosei ・ Ohara, Masashi The evolution of self-incompatible and self-compatible populations in a hermaphroditic perennial, *Trillium camschatcense*: Which is the derivative?. BOTANY 2008, 2008 年 7 月 28 日, ブリティッシュコロロンビア大学.

⑭ 山岸洋貴・富松裕・大原雅 生育地の孤立・分断化によるエッジ効果が林床性多年生草本の個体群動態に与える影響. 第 55 回日本生態学会, 2008 年 3 月 15 日, 福岡国際会議場.

⑮ 荒木希和子・島谷健一郎・大原雅 クローナル植物スズランにおけるラメットの成長・更新とジェネット成長の関係. 第 55 回日本生態学会, 2008 年 3 月 15 日, 福岡国際会議場.

⑯ 久保田涉誠・大原雅 オオバナノエンレイソウにおける繁殖様式の進化—雄蕊矮小化個体の意義—. 第 55 回日本生態学会, 2008 年 3 月 16 日, 福岡国際会議場.

⑰ 内藤弥生・佐藤志津子・大原雅 海進の影響を受けた石狩低地帯におけるオオバナノエンレイソウの集団分化に関する研究. 第 55 回日本生態学会, 2008 年 3 月 15 日, 福岡国際会議場.

⑱ T. Takada, A., Miyamoto, S. Hasegawa, Derivation of yearly transition matrix of land-use dynamics and its applications, 日本生態学会第 55 回大会, 2008 年 3 月 15 日, 福岡

⑲ 藤井伸二・志賀隆・金子有子・栗林実・野間直彦：琵琶湖におけるミズヒマワリの侵入

とその現状について. 水草研究会第30回全国集会. 2008. 8. 3. 大津

⑳ 金子有子・川瀬大樹・浜端悦治・神谷要 : 日本産リュウノヒゲモの遺伝的多様性について. 第55回日本生態学会大会. 福岡. 2008. 3. 19

㉑ 久保田涉誠・太原雅  
オオバナノエンレイソウにおける繁殖様式の進化 - 自家和合性から自家不和合性の進化-. 第 39 回種生物学シンポジウム, 2007 年 12 月 1 日, 神戸市六甲山 YMCA

㉒ 前迫ゆり・金子有子 : カワウ生息地における植生景観の変遷. 植生学会第 12 回大会. 2007. 10. 5 岡山

㉓ 荒木希和子・太原雅  
一回繁殖型多年草オオウバユリの成長様式と死亡パターン. 第 71 回日本植物学会, 2007 年 9 月 9 日, 東京理科大学野田キャンパス

㉔ Takada, T., Kohyama, T. and Nakajima, H., Local stability analysis of multi-layer system. International Conference on Mathematical and Theoretical Biology, 2007. 8. 3, San Jose, USA

[図書] (計 1 件)

高田壯則 (2008) 「植物個体群動態の数理モデル」日本数理生物学会編「数理生物学要論シリーズ 1」、共立出版、224 頁 (135-152 頁)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

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

研究者番号 : 80206755

### (2) 研究分担者

大原 雅 (OHARA MASASHI)  
北海道大学・大学院地球環境科学研究院・教授

研究者番号 : 90194274

金子 有子 (KANEKO YUKO)  
琵琶湖環境科学研究センター・琵琶湖環境研究部門・専門研究員  
研究者番号 : 90280817