

# Size-dependent ESS sex allocation in wind-pollinated cosexual plants: fecundity vs. stature effects

富田 基史\*

March 18, 2005

## 1 Introduction

雌雄同種の植物では、個体サイズによって雌雄機能への資源配分が変化することが知られており (size-dependent sex allocation; SDS), 特に風媒花の場合は 2 つのまったく反対のサイズ依存的性配分パターンが知られている。1 つ目の仮説は、大きい個体ほど雄機能への投資量が増えるというもので、これまでの報告の中では、こちらのほうが多い。一方、2 つ目の仮説は、大きい個体ほど雌機能への投資が増えるという仮説である。

サイズ依存的に雄機能への投資が増えるというモデルに関しては、自己の適応度を最大化するために性配分を変化させることという原理のもとに、2 つの仮説が提唱されてきた。1 つ目は、繁殖能力 (fecundity) のサイズ依存性 (ここでは、“fecundity effect” と呼ぶ) に基づいており、大きい個体ほど繁殖力が大きくなると仮定したときに、性配分がどのようになるかを予測している。この理由としては、雄機能を通じた適応度は、花粉は大気中で飽和することはないので、花粉の生産への投資の増加関数になっている一方で、雌機能への投資は、実生同士の競争が働くため (Local Resource Competition; LRC), 種子への投資量の減少関数になっていると思われるからである。よって、このモデルでは、繁殖力の大きい個体は、より雄機能へ投資すると予測される。

2 つ目の仮説は、個体の背丈 (stature) の違いが花粉・種子の散布面積に影響を与えるという仮定に基づいている (ここでは、“stature effect” と呼ぶ)。一般的に、個体サイズが大きくなると背丈も高くなり、より高いところに花序をつけるようになる。一方、大気の流れは地表から高くなるほど早くなり、逆に群落に階層構造がある場合では、地表面付近では他個体の枝葉によって花粉が飛びにくくなるので、大きい個体ほどより遠くまで花粉を飛ばせると考えられる。一方で、花粉に比べて種子は重量があるので、花粉ほどサイズによる散布面積の違いはあられず、大きい個体ほどより雄機能に投資するほうが有利となると予想される。

これまで、実際の植物で両方の仮説が検証されており、個体重による影響と背丈による影響が確認されており、おそらくこれらの両者が適応的な性配分に影響を与えているのだろう。しかしながら、これらの交互作用を含めた包括的なモデルに関する理論的な研究はまだ進んでいない。

一方で、大きい個体ほど雌機能に投資するといったような、前述のパターン以外のサイズ依存性については、ほとんど議論されていない。Bickel and Freeman (1993) は、個体サイズが大きくなるにつれて樹冠サイ

---

\* 造林学分野 3 年, motoshi@sea.plala.or.jp

ズが大きくなるような植物でこのようなサイズ依存性を示すとしているが、理論的に要因を明らかにした例はない。

Sakai and Sakai (2003) は、ゲーム理論モデルを用いて、風媒花をもつ両性個体の適応的な性配分戦略について、fecundity effect と stature effect の両者から検証した。これらの要因は、パラメータの組み合わせによって、雄機能の増加、雌機能の増加と両方のサイズ依存パターンを示した。

## 2 The model

このモデルでは、集団は2つの大きさを持つ個体から構成されており、大きい個体と小さい個体のあいだでは、繁殖力（種子および花粉に配分される資源の合計）と種子・花粉の散布面積のどちらか、または両方が違うと仮定されている。基本的なパラメータは、Table 1 のとおりである。小さい個体と大きな個体はそれぞれ繁殖に投資する資源として、 $T, tT$  ( $t \geq 1$ ) をもち、小さい個体の種子・花粉の散布領域をそれぞれ  $A_F, A_P$  とすると、大きい個体の散布領域は、 $kA_F, lA_P$  ( $k, l \geq 1$ ) と定義した。種子・花粉は散布領域内に一様に散布され、母個体からの距離による散布密度の低下は仮定してない。小さい個体と大きい個体は、空間に一様またはランダムに分布し、サイズ構造は一定の平衡状態にあると仮定した。また、個体の生育環境は一様であるか、あるいはサイズによらずランダムであると仮定した。

小さい個体と大きい個体が、それぞれ雄機能（花粉）へ投資する資源の割合を  $x_S, x_L$  とすると、雌機能（種子）へ投資する割合は、それぞれ  $1 - x_S, 1 - x_L$  とあらわせる。ここから、雌機能・雄機能への投資する資源量は、小さい個体と大きい個体でそれぞれ、 $F_S = T(1 - x_S), F_L = tT(1 - x_L)$  (雌機能)、 $M_S = Tx_S, M_L = tTx_L$  とあらわせる。

ここで、小さい個体と大きい個体の雌機能を通した適応度を  $f_S, f_L$  とすると、以下の式 (1)(2) のように、散布面積内にある自分の種子の割合と散布領域の関数になる。以下の式の  $SEEDS_S, SEED_L$  は、他個体由来を含む散布域内のすべての種子の量をあらわし、これは雌機能に配分される資源量  $F_S, F_L$ 、散布領域  $A_F$ 、散布域内の個体数  $N_{FS}, N_{FL}$  と定数  $k$  によって決まる。 $a$  は、実際に発生する実生の数に変換する定数である。

$$f_S = \frac{F_S}{SEEDS_S} A_F a \quad (1)$$

$$f_L = \frac{F_L}{SEEDS_L} k A_F a \quad (2)$$

同様に雄機能を通した適応度を  $m_S, m_L$  とすると、これは以下の式 (3)(4) のようにあらわせる。 $f_S, f_L$  が散布域内の自分の種子の割合と散布領域の関数になっているのに対して、 $m_S, m_L$  は散布域内の自分の花粉の割合に加えて、交配する雌の適応度の合計の関数になっている。 $POLLENS_S, POLLENS_L$  は、散布域内のすべての花粉の量であり、 $SEEDS_S, SEEDS_L$  と同様に求めることができる。このモデルでは、自殖による適応度の低下は想定していない。

$$m_S = \frac{M_S}{POLLENS_S} f_S N_{PS} + \frac{M_S}{POLLENS_S} f_L N_{PL} \quad (3)$$

$$m_L = \frac{M_L}{POLLENS_L} f_S l N_{PS} + \frac{M_L}{POLLENS_L} f_L l N_{PL} \quad (4)$$

以上の式から、小さい個体と大きい個体の全体の適応度は、以下の式であらわせる。

$$\phi_S = f_S + m_S$$

$$\phi_L = f_L + m_L$$

ここで、進化的に安定な (ESS) 性配分戦略を見つけるために、集団の中に、集団の大半を占める wild の性配分 ( $x_{Sw}, x_{Lw}$ ) とは異なる  $x_S, x_L$  をもつ mutant が、大小 1 個体ずつ存在する状況を考える。mutant の性配分以外のパラメータは wild と同じであり、小さい mutant と大きい mutant は相互に直接的な相互作用をもたないと仮定する。つまり、このモデルでは集団は wild と小さな mutant をもつ集団 ( $G_S$ )、wild と大きな mutant ともつ集団 ( $G_L$ )、mutant を持たない集団 ( $G_0$ ) の 3 つに分けられる。散布域内の種子・花粉の量 ( $SEEDS_S, SEEDS_L, POLLENS_S, POLLENS_L$ ) は、これらの集団間で異なり、mutant の雄機能・雌機能を通じた適応度に影響を与える。このモデルでは、集団の大半は wild なので、ESS となる状態は、以下の式で表せる。

$$\phi_S(x_{Sw}|G_0) > \phi_S(x_S|G_S), x_S \neq x_{Sw}$$

$$\phi_S(x_{Lw}|G_0) > \phi_S(x_L|G_L), x_L \neq x_{Lw}$$

本来、植物は潜在的にサイズによる性配分戦略を持っているはずなので、上記の適応度は、 $\phi_S(x_{Sw}, x_{Lw}|G_0), \phi_L(x_{Sw}, x_{Lw}|G_0)$  のように、あるサイズにおける適応度は、すべてのサイズにおける性配分で説明されなければいけないのだが、このモデルでは、小さいときと大きいときに性配分を決定する遺伝子は同時に働かず、また相互作用はないと仮定した。この仮定の下では、小さい個体と大きい個体は、上の式のように遺伝的に独立なものとして扱うことができる。

ここで、進化的に安定な (ESS) 性配分戦略 ( $x_S^*, x_L^*$ ) を計算するためには、下のような偏微分連立方程式をとけばよい。ただし、ここではパラメータの次数が多いので、解析的な手法ではなく、数値的に解いた。解析には、Mathematica 4 を用いた。この式では、個体の花粉と種子の散布面積がサイズによって変化しないとき、性配分は  $A_F, A_P$  の絶対値ではなく、相対的な比率  $A_P/A_F$  に影響されることがわかった。よって、ここでは  $A_f, A_p$  の絶対値ではなく、比率  $A_P/A_F$  を考慮することとする。また、 $a, T$  の 2 つのパラメータは、この偏微分方程式からキャンセルされたため、考慮しない。

$$\frac{\partial \phi(x_S|G_S)}{\partial x_S} \Big|_{x_S=x_{Sw}=x_S^*} = 0$$

$$\frac{\partial \phi(x_L|G_L)}{\partial x_L} \Big|_{x_L=x_{Lw}=x_L^*} = 0$$

### 3 Results

#### 3.1 Fecundity effect ( $t > 1, l = 1, k = 1$ )

まず、サイズによる繁殖力の違い ( $t$ ) の影響を検討するために、種子・花粉の散布能力の違いがない状態 ( $k = 1, l = 1$ ) で、さまざまな  $t$  における進化的に安定な (ESS) 性配分 ( $x_S^*, x_L^*$ ) を計算した (Fig. 1a-c, 2a and b) .

進化的に安定な (ESS) 性配分 ( $x_S^*, x_L^*$ ) は、花粉/種子の散布面積の比 ( $A_P/A_F$ ) によってさまざまな値をとり、両者が等しいとき ( $A_P/A_F = 1$ ) に、性配分はサイズによらず 1 : 1 ( $x_S^* = x_L^* = 0.5$ ) となった . しかしながら、花粉/種子の散布面積が等しくないとき ( $A_P/A_F \neq 1$ )、小さい個体と大きい個体は正反対の性配分戦略をとった (Fig. 2a and b)、種子に対して花粉の散布距離が大きい場合 ( $A_P/A_F > 1$ ) に大きい個体は雄機能へ、小さい個体は雌機能へより投資するようになり ( $x_L^* > x_S^*$ )、反対に花粉に対して種子の散布面積が大きい場合 ( $A_P/A_F < 1$ ) に大きい個体は雌機能へ、小さい個体は雄機能へ、それぞれ投資する傾向 ( $x_L^* < x_S^*$ ) が見られた . この傾向は、 $t$  ( $t > 1$ ) の値によらず変化しなかった (Fig. 1a-c) .

大きい個体ほど繁殖力が大きい ( $t > 1$ ) とするとき、大きい個体は小さい個体に比べて、自分の種子間 (Local Resource Competition; LRC) ・花粉間 (Local Mate Competition; LMC) 競争の影響を強く受けているはずである . さきほどの結果で、 $A_P/A_F > 1$  のとき、大きい個体の花粉間の競争 (LMC) は、種子間の競争 (LRC) よりも、相対的にゆるいはずであり、よって大きい個体はより雄機能へ投資するようになる . 反対に、 $A_P/A_F < 1$  のときは、LMC よりも LRC のほうがゆるくなるので、大きい個体はより雌機能へ投資するようになる .

#### 3.2 Stature effects

つぎに、小さい個体と大きい個体の背丈の違いによる影響を検討するために、さきほどとは反対にサイズ間で繁殖に投資される資源の量が変化しない ( $t = 1$ ) と仮定したときに、花粉・種子の散布面積の違いが、性配分にどのように影響するか調べてみた .

##### 3.2.1 Effect of expansion of pollen dispersal area ( $l > 1, k = 1, t = 1$ )

まず、サイズ間で花粉の散布面積のみが違う場合の影響を検討してみたところ、すべてのパラメータの組み合わせにおいて、大きい個体は雄機能へ ( $x_L^* > 0.5$ )、小さい個体は雌機能へ ( $x_S^* < 0.5$ ) より投資する傾向がみられた (Fig. 1d-f, 2c and d) . これは、全体として繁殖に投資する資源がサイズ間で同じときは、花粉の散布面積が大きいほうが花粉間の競争 (LMC) がゆるいいため、大きい個体はより雄機能へ投資したほうが有利となるためである .

散布面積の違い  $l$  の効果は、小さい個体の花粉/種子の散布域の違い  $A_P/A_F$  によって変化し、種子散布に比べて花粉の散布面積が小さくなるほど、小さい個体と大きい個体の差は大きくなった (Fig. 2c and d) . 逆に、花粉の散布域が相対的に大きくなるほど、サイズによる性配分の差は小さくなり、両方のサイズでほぼ中央の値をとるようになった . これは、雄機能を通した適応度は、散布域内の自個体に由来する花粉の割合  $M_L/POLLENS_L$  によって決定されるためであり、散布域が小さい場合は、相対的に自個体由来の花粉の量  $M_L$  が適応度に大きく貢献するが、逆に散布域が大きい場合は、全体の花粉の量  $POLLENS_L$  に対して、自個体由来の花粉  $M_L$  の割合が、極端に小さくなるので、サイズ間の散布能力の違いはあらわれにくくなる .

また、Fig.1d-fのように、 $l$ の増加に対する性配分の割合  $x_S^*, x_L^*$  の増加の割合は、すべてのパラメータの組み合わせにおいて、減速的であり、すぐに収束してしまう。この減速率は高く、サイズによる散布域の拡大の効果はすぐに飽和してしまうことがわかる。これも、上記のように散布域が拡大するほど自由由来の花粉の割合が下がり、LMC が緩和されることによる適応度の増加が小さくなるからである。

### 3.2.2 Effect of expansion of seed dispersal area ( $k > 1, l = 1, t = 1$ )

今度は逆に、サイズ間で種子の散布面積のみが違ふときの性配分を検討してみたところ、他のパラメータの組み合わせによらず、常に大きい個体は雌機能へ ( $x_L^* < 0.5$ )、小さい個体は雄機能へ ( $x_S^* > 0.5$ ) より投資をするという結果になった。これも、さきほどとは正反対に大きい個体のほうが、種子の散布域が大きい分、自個体由来の実生間の競争 (LRC) がゆるくなるため、雌機能に投資するほうが有利になるためである。

サイズ間の種子散布面積の違い  $k$  の効果は、3.2.1 と同様に、 $A_P/A_F$  の値によって変化した (Fig.2e and f)。サイズ間の性配分の差は、花粉の散布面積に対して、種子の散布面積が小さくなるほど拡大したが、これは 3.2.1 と同様に、散布面積が大きくなるほど散布域内の自分の種子の比率  $F_L/SEEDS_L$  が小さくなり、LRC が緩和されることによる雌機能を通した適応度への貢献が小さくなるからである。逆に、種子の散布域が相対的に小さいとき、散布域内の自個体由来の種子の割合は高くなるので、大きい個体で LRC が緩和されることによる適応度への貢献が大きくなる。このとき、大きい個体はより雌機能へ投資したほうが有利となり、逆に小さい個体は雄機能へ投資したほうが有利となる。

### 3.2.3 Compound effect of expansion of pollen and seed dispersal area ( $l > 1, k > 1, t = 1$ )

これまで、サイズによる種子  $k$  または花粉  $l$  の散布能力の違いが、進化的に安定な (ESS) 性配分戦略に及ぼす影響を調べてきたが、ここでは、サイズによって種子  $k$  と花粉  $l$  の両方の散布面積が違ふときの影響を検討する。 $k, l$  単独のときと同様に、サイズによる性配分戦略は、相対的な花粉/種子の散布面積の比率  $A_P/A_F$  に大きく影響された。これ以降は、単純化のためにサイズ間の性比の大小関係 ( $x_L^* > x_S^*$  or  $x_L^* < x_S^*$ ) のみについて議論することにする。

Fig.3a-c は、ある  $k$  の値に対して、大きい個体が雄機能へ、小さい個体が雌機能へ投資する場合 ( $x_L^* > x_S^*$ ) の  $l$  の最小値をあらわしており、線の上側が  $x_L^* > x_S^*$ 、下側が  $x_L^* < x_S^*$  をあらわしている。Fig.3a では、サイズ間で繁殖力が変化しないとき ( $t = 1$ )、性比が  $k, l$  の変化にどのように影響されるかを検討した結果が示されているが、種子に対して花粉の散布域が比較的小さいとき ( $A_P/A_F < 3/2$ ) は、サイズ間での種子散布能力の差  $k$  の効果が花粉散布能力の差  $l$  を上回っていたが、逆に種子に対して花粉の散布域が大きいとき ( $A_P/A_F > 2$ ) は、サイズ間での  $k$  の効果のほうが大きく、 $l$  の効果は小さかった。現実的には、このような状況では、 $k$  がよほど小さくない限り、大きい個体がより雄機能へ投資するという形質は現れにくいと思われる。さらに Fig.4a をみると、stature effect のみが働くとき ( $t = 1$ )、サイズによる性配分戦略は、大きい個体の散布面積の比  $lA_P/kA_F$  に関わらず、小さい個体の花粉/種子の散布面積の比  $A_P/A_F$  によって決定されることがわかる。

$k, l$  が性配分の差に及ぼす影響は、まったく等しいというわけではなく、 $l$  の効果のほうが  $k$  に比べてやや大きい。これは、3.2.1 および 3.2.2 で、 $A_P/A_F$  が逆転しているもの同士 (Fig.2e and i, Fig.2f and h) を比較したときに、 $l$  の変化に対してより性比の差が大きくなることからわかる。この研究で用いたモデルでは、花粉の散布距離の差  $l$  は、そのまま雄機能を通した適応度のみ反映されるが (式 (3)(4))、種子の散布面積の差  $k$  は、雌機能を通した適応度のほかに (式 (1)(2))、雄機能を通した適応度にも反映されるので (式 (3)(4) に雌機能を通した適応度が含まれている)。そのため、 $k$  はそれぞれの性を通した適応度に影響を与え

ることによって、適応度の差の効果が相殺されて、サイズ間の性比の差が小さくなったのだろう。Fig.3a で、 $t = 1, A_P/A_F = 1$  のときに、 $k = l$  ならば大きい個体が雄に投資するのは、このためである。しかしながら、 $k, l$  の効果が非対称であることは、fecundity effect を考慮する場合には、これから説明するようにあまり重要ではない。

### 3.2.4 Compound effect of fecundity and stature ( $t > 1, k > 1, l > 1$ )

これまで、サイズによって花粉・種子の散布面積が違ふことによる性配分の影響 (stature effect) を検討してきたが、ここでは stature effect に加えて、サイズによる繁殖力の影響の差との影響 (fecundity effect) についても、同時に検討することにする。Fig.3b and c および Fig.4 は、様々な  $t$  における  $k, l$  および  $A_P/A_F, lA_P/kA_F$  の効果を示したものである。Fig.3b は、 $A_P/A_F < 1$  のとき、 $t$  の値が大きくなるにつれて、大きい個体がより雄へと投資するための  $l$  の最小値が大きくなることがわかり、大きい個体は相対的により雌へ投資するようになるだろうという傾向がみられた。一方で、 $A_P/A_F > 1$  のときは、逆に  $t$  が大きくなるにつれて、大きな個体が雌へ投資するための  $k$  の最大値は大きくなり、大きな個体ほど雄機能へ投資する領域が増加する傾向にあることがわかった。これは、3.1 で議論した  $t$  単体のときの場合と同じ傾向をしめしている。

同時に、Fig.4 では  $t$  が増加するにつれて、 $A_P/A_F$  に比べて、大きな個体の花粉/種子の散布面積の比  $lA_P/kA_F$  が、サイズ間の性配分に大きな影響を与えるようになるということを示している。Fig.4a-b をみると、同じ  $k$  の値において、 $t$  が増加するにつれて、次第に曲線が  $lA_P/kA_F = 1$  に近づいていることがわかる。これは、大きい個体で繁殖力が大きくなるほど、大きい個体における LRC と LMC の影響が大きくなるためである。

また、Fig.4 をみると、 $k = t$  のときに性配分の境界線の傾きがほぼ 1 となっており、サイズによらず、種子に対して花粉の散布域が大きいものが雄へ、小さいものが雌へ投資するようになることを示唆している。 $k > t$  の場合は、この曲線の傾きが急になり、性配分は小さな個体の散布域の比  $A_P/A_F$  により影響されるようになる。これは、繁殖力の差  $t$  に比べて種子散布域  $k$  の差のほうが大きくなり、小さい個体での LRC が重要になるからである。逆に  $k < t$  の場合は、曲線の傾きは緩やかになり、さきほどとは逆に大きい個体の LRC の効果が強くなるので、性配分は大きい個体の散布域の差  $lA_P/kA_F$  により影響されるようになる。

ここで、ある  $A_P/A_F, k$  における  $lA_P/kA_F$  の値は  $l$  によって決まり、 $lA_P/kA_F < A_P/A_F$  のとき、 $l$  は  $k$  よりも小さくなる。よって、Fig.4 の曲線が、 $lA_P/kA_F < A_P/A_F$  の領域に含まれるとき、大きい個体が雄機能へより投資するための  $l$  の最小値は、 $k$  の値よりも低い。Fig.4 では、このような状況は、主に  $k < t$  かつ  $lA_P/kA_F > 1$  のときにみられる。

これらの結果から、大きい個体の花粉の散布面積が種子の散布面積よりも大きく ( $lA_P/kA_F > 1$ )、資源量の増加  $t$  に対して種子の散布域の増加が小さい ( $k < t$ ) ために LRC の影響をより強く受けているときに、大きい個体は雄機能へ投資する傾向があることがわかる。このとき、 $l < k$  という状況でも、大きい個体が雄へ投資する状況は発生し、必ずしも大きい個体でより大きな花粉の散布域をもつということだけが条件とは限らないようだ。

## 4 Discussion

この結果から、まず fecundity effect や stature effect 単独の効果では、本当にサイズ依存的性配分を説明することはできないことがわかった。まず、fecundity effect についてだが、このときに現れる結果は、種子に

対して花粉の散布域が大きいとき ( $A_P/A_F > 1$ )、サイズに伴う雄機能の増加という 1 種類の結果のみである。一般的に、風媒花で種子散布面積が花粉散布面積よりも大きいというのは仮定しがたく、サイズに伴う雌機能の増加という減少はこのモデルでは説明できない。しかしながら、現実には少なからぬ植物でサイズに伴う雌機能の増加の例が報告されており、fecundity effect のみではサイズ依存的性配分戦略を説明できなかった。

逆に、stature effect のみを考慮した場合、種子に対して花粉の散布面積が比較的小さい場合 ( $A_P/A_F < 3/2$ )、大きい個体は雄機能、小さい個体は雌機能へそれぞれ投資し、花粉の散布面積が大きい場合 ( $A_P/A_F > 2$ )、逆に大きい個体は雌機能、小さい個体は雄機能へより投資するようになる。しかしながら、Fig.4a が示すとおり、 $t = 1$  としたとき、性配分の割合は小さい個体の散布面積の比  $A_P/A_F$  によって決定されてしまい、特に  $A_P/A_F > 2$  になると、大きい個体の花粉散布面積が無限に大きくても、すべて大きい個体は雌へ投資するという結果になってしまう。Stature effect の単独効果について検討した例では、Burd and Allen (1988) が大きい個体では花粉の飛散距離が種子の飛散距離よりも、よりサイズ依存的に大きくなるという仮定から (ここでは、 $l/k \gg 1$ )、大きい個体は雄機能に投資するほうが有利であると述べているが、3.2.3 で述べたとおり、サイズ依存的な雄機能の増加は、より複雑な変数によって決定されているため、 $l/k$  が主な要因であるとは言えない。

それに対して、fecundity effect と stature effect の両者を考慮したときは、サイズに伴う雄・雌の両方の増加パターンが認められ、これらはパラメータの組み合わせによって変化した。よって、この研究で使用したモデルが実際の植物のサイズ依存的性配分戦略の進化を説明できることをいうためには、これらのパラメータの実際の値を知る必要がある。

これまで樹木の花粉・種子の散布面積を推定する試みは数多く行われてきたが、散布面積と個体サイズとの関係まで言及した報告は少ない。しかしながら、一般的に風媒性の植物では、種子に比べて花粉の散布面積は非常に大きく、ここでは  $lA_P/kA_F$  は十分に 1 よりも大きくしておくことができる。Fig.4 から、性配分は  $lA_P/kA_F = 1$  付近で急激に変化しているため、この程度の推定でも十分であると思われる。

しかしながら、花粉・種子の散布面積の違い自体の効果は、一概にサイズによる雄機能の増加という結果にはつながらず、性配分の比はまちまちである。これは、花粉  $l$ ・種子  $k$  の散布面積の拡大は、それぞれ逆の効果を持っているからである (Fig.1,2)。サイズによる性配分は、 $l, k$  の比と同様に  $A_P, A_F$  の比によっても変化したことから (Fig.3a)、これらのパラメータのどちらが関与しているのかが、モデルによる予測に重要になる。

サイズによる種子散布能力の違いは、これまで理論・実験的に研究されており、Okubo and Levin (1989) によれば、種子が十分に重いとき、その飛散距離は  $Hu/Ws$  ( $H$ :高さ,  $u$ :水平方向の平均風速,  $Ws$ :定数) であらわせる。これによれば、風速が高さによってそれほど変化しないとき、種子の散布面積は高さの自乗に比例することがわかる。このような状態は、特に疎で開けた林分で期待される。逆に密な林分では、水平方向の風速  $u$  は、高さの減少に伴い、より早く減少すると考えられるので、サイズ間での散布面積のばらつきは大きく、 $k$  の値も大きくなると思われる。

花粉の散布に関しては、高さの影響は明らかではないが、粒子が小さい花粉では水平方向の風速がより重要になると思われる。また複雑な乱流の状態を考慮すると、予測は簡単ではない。ひとつの可能性としては、小さい個体に由来する花粉は、種子と同じくすぐ下に落ちるか、上昇気流によって林冠に達するかのどちらかの動きをされると考えられる。この場合、前者では  $A_P/A_F$  は小さく、 $l$  は大きい。後者の場合はその逆である。このように、花粉・種子の動態は一定ではなく、 $A_P/A_F$  と  $l/k$  のどちらがより  $lA_P/kA_F$  の値に貢献しているのかは、結局どちらの可能性もありうる。

この研究で用いたモデルでは、 $lA_P/kA_F > 1$  かつ  $A_P/A_F$  が十分に小さいとき ( $A_P/A_F < 2$ ) は、大きい個体と小さい個体はそれぞれ雄、雌機能へより投資するようになる。言い換えれば、 $l/k$  が十分に大きいとい

うことが、必ずしもサイズに伴う雄機能の増加の原因にはならないということである。

そこで、今度は  $lA_P/kA_F > 1$  かつ  $A_P/A_F$  が小さくないとき ( $A_P/A_F > 2$ ) について考えてみると、ここではサイズ依存的な性配分は、 $k, t$  の比によって決まっていることがわかる。そこで、今度は  $t$  の値に着目してみることにする。サイズと繁殖力の allometry を調べたいいくつかの例によると、だいたい繁殖力は高さの 3–6 乗くらいのスケールで変化していた。ここで、前述のように種子の散布面積が高さの 2 乗に比例するとすると、たいてい  $k$  は  $t$  よりも小さくなる。モデルでは、 $k$  が  $t$  よりも小さいとき、 $lA_P/kA_F > 1, A_P/A_F > 2$  のとき、大きい個体はより雄機能へ投資するようになった。これは、大きな個体のほうが LRC の影響が強いからである。

全体的にみれば、大きい個体の花粉/種子の散布面積の比  $lA_P/kA_F$  が 1 より大きいときは、このモデルは大きい個体は雄機能へ、小さい個体は雌機能へそれぞれ投資するというを示した。これは、1 で述べたように、サイズ依存的に雄機能へ投資するパターンのほうが一般的であるという、従来知見に合致する。しかしながら、サイズ依存的な雄機能の増加に関する要因は、単純ではない。すくなくとも、サイズが大きくなるにつれて、花粉の飛散距離が種子の飛散距離に比べて大きくなる ( $l/k$  が大きくなる) 効果が重要ではないのは、確かだ。また、サイズ依存的に雌機能が增加するといった、他のタイプのサイズ依存性についても、このモデルはあてはまった。

## References

Sakai, A. and S. Sakai. 2003. Size-dependent ESS sex allocation in wind-pollinated cosexual plants: fecundity vs. stature effects. *Journal of Theoretical Biology* **222**:283–295.

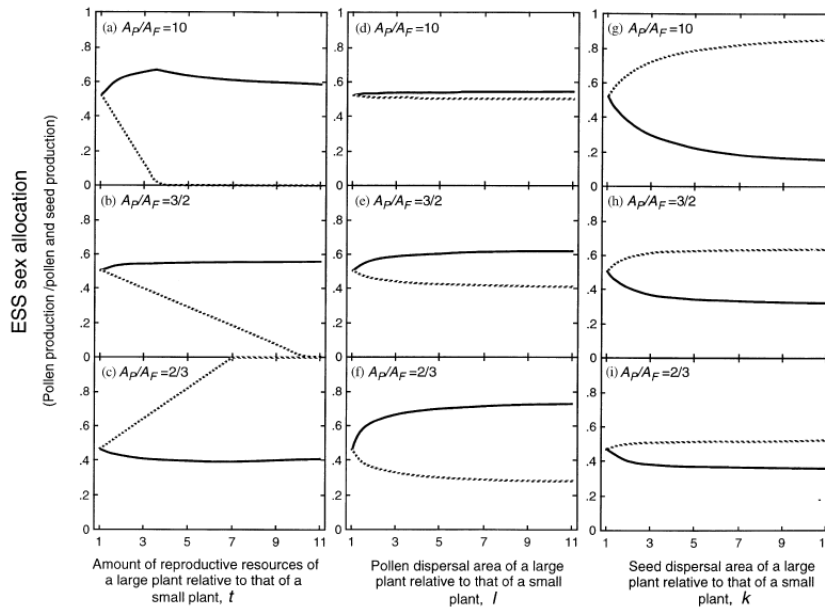


Fig. 1. Single effects of relative fecundity (a–c) and stature (d–i) on ESS sex allocation, i.e. relative amount of resources allocated to pollen production among total resources for pollen and seed production, of large plants (solid lines) and small plants (broken lines). As the stature effects, the effects of relative size of pollen dispersal area (d–f) and seed dispersal area (g–i) are shown.  $A_P$  and  $A_F$  indicate pollen and seed dispersal areas of small plants, respectively. Small plants have  $T$  resources for reproduction. Large plants have  $tT$  reproductive resources,  $lA_P$  pollen dispersal area and  $kA_F$  seed dispersal area. In the figures,  $t, l$  and  $k$  are fixed at 1, excluding the parameter concerned.  $A_F = 10, d_S = 0.5$  and  $d_L = 0.5$  are adopted for the calculations.  $T$  has been canceled out.



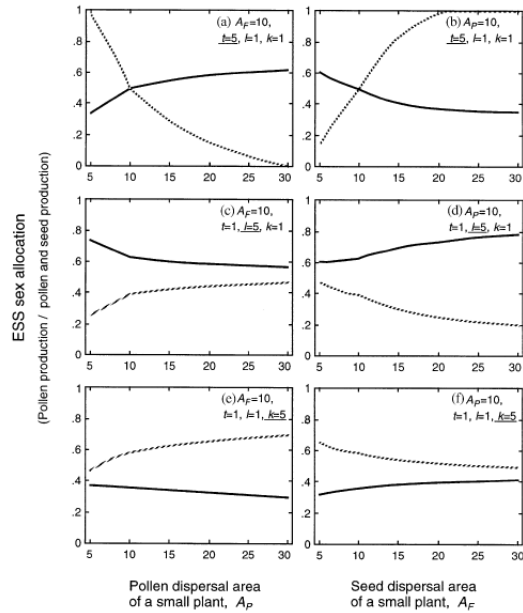


Fig. 2. Single effects of relative fecundity ( $t$ ; (a) and (b)), relative size of pollen dispersal area ( $l$ ; (c) and (d)) and relative size of seed dispersal area ( $k$ ; (e) and (f)) of large plants compared with those of small plants on ESS sex allocation. The ESS sex allocations of large (solid lines) and small (broken lines) plants are expressed as the relative amount of resources allocated to pollen production among total resources for pollen and seed production.  $d_S = d_L = 0.5$ .

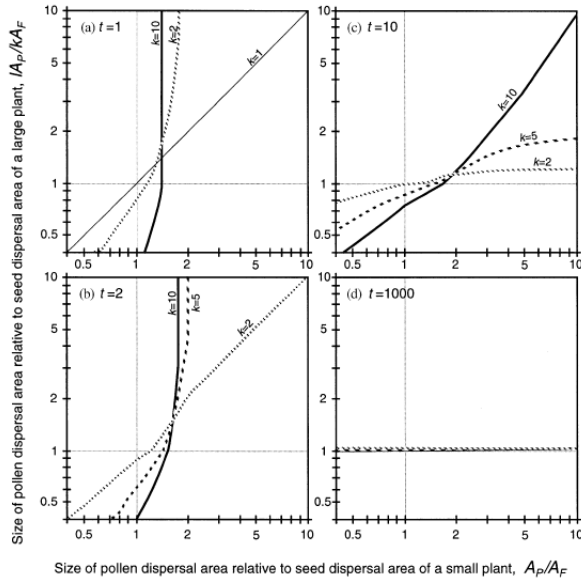


Fig. 4. Relative gender in ESS at various combinations of relative sizes of pollen to seed dispersal areas of small plants ( $A_P/A_F$ ) and large plants ( $A_P/kA_F$ ). Lines in the figures indicate the minimum value of  $A_P/kA_F$  for a given value of  $A_P/A_F$ , over which large plants have male-biased and small plants have female-biased ESS sex allocation ( $x_L^* > x_S^*$ ).  $k$  is relative seed dispersal area of large to small plants. In (a), only stature effects are included ( $t = 1$ ), and in the order of (b), (c) and (d), relative fecundity of large to small plants ( $t$ ) is larger.  $A_F = 10$ ,  $d_S = 0.5$  and  $d_L = 0.5$  are adopted for the calculations.

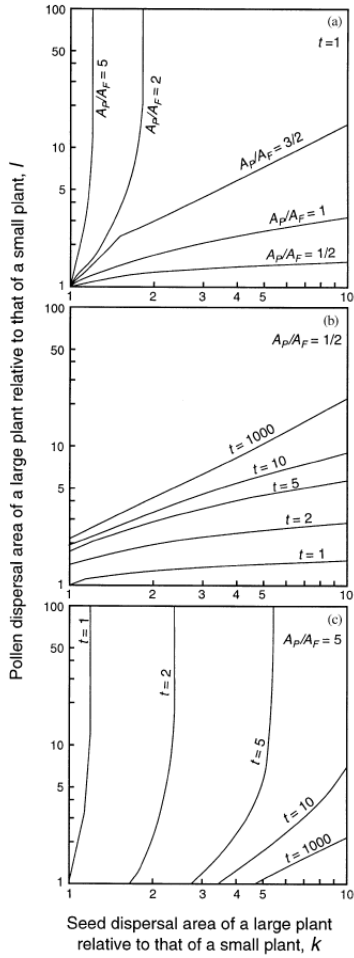


Fig. 3. Compound effects of relative pollen ( $l$ ) and seed ( $k$ ) dispersal area of large to small plants on ESS sex allocation. Lines in the figures indicate the minimum  $l$  over which large plants have male-biased and small plants have female-biased ESS sex allocation ( $x_L^* > x_S^*$ ) for a given value of  $k$ . In (a), only the effects of stature are implicated, i.e. relative fecundity of a large to a small plant ( $t$ ) is fixed at 1.  $A_P/A_F$  is the relative size of pollen to the seed dispersal area of small plants. In addition to the effects of stature, the fecundity effect ( $t > 1$ ) is implicated in (b), for a case of  $A_P/A_F < 1$ , and (c), for a case of  $A_P/A_F > 1$ .  $A_F = 10$ ,  $d_S = 0.5$  and  $d_L = 0.5$  are adopted for the calculations.

Table 1: Basic parameters (redrawn from original paper)

	Small plants	Large plants
繁殖に利用される資源量	$T$	$tT$ ( $t \geq 1$ )
種子の散布領域	$A_F$	$kA_F$ ( $k \geq 1$ )
花粉の散布領域	$A_P$	$lA_P$ ( $l \geq 1$ )
個体密度	$d_S$	$d_L$
種子散布領域の中にある小さい個体の数	$N_{FS} = d_S A_F$	$kN_{FS} = d_S k A_F$
種子散布領域の中にある大きい個体の数	$N_{FL} = d_L A_F$	$kN_{FL} = d_L k A_F$
花粉散布領域の中にある小さい個体の数	$N_{PS} = d_S A_P$	$lN_{PS} = d_S l A_P$
花粉散布領域の中にある大きい個体の数	$N_{PL} = d_L A_P$	$lN_{PL} = d_L l A_P$
花粉への資源配分比	S-mutant	L-mutant
	S-wild	L-wild
種子への資源配分比	$x_S$ ( $0 \leq x_S \leq 1$ )	$x_L$ ( $0 \leq x_L \leq 1$ )
花粉への資源配分量	$1 - x_S$	$1 - x_L$
種子への資源配分量	$M_S = T x_S$	$M_L = tT x_L$
	$F_S = T(1 - x_S)$	$F_L = tT(1 - x_L)$
	$x_{Sw}$ ( $0 \leq x_{Sw} \leq 1$ )	$x_{Lw}$ ( $0 \leq x_{Lw} \leq 1$ )
	$1 - x_{Sw}$	$1 - x_{Lw}$
	$M_{Sw} = T x_{Sw}$	$M_{Lw} = tT x_{Lw}$
	$F_{Sw} = T(1 - x_{Sw})$	$F_{Lw} = tT(1 - x_{Lw})$