

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

植物の生活史進化と気候とのかかわり

田中健太

Plants' life-history evolution and its relevance to climate

Tanaka KENTA*

*筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所

*Sugadaira Research Station, Mountain Science Center,
University of Tsukuba, Ueda, 386-2204, Japan

連絡責任者：田中健太

筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所

〒386-2204 長野県上田市菅平高原 1278-294

電話：0268-74-2002 FAX：0268-74-2016

kenta@sugadaira.tsukuba.ac.jp

1 Abstract

2 To obtain insights for the relevance of climate and
3 environment to life-history evolution, I reviewed 1) life-history
4 classification derived from r - K selection theory and C - S - R
5 triangler theory, 2) theoretical studies for life-history evolution
6 based on population growth and resource allocation, 3)
7 experimental studies to test life-history theories, 4) empirical
8 comparison studies between and within species, followed by 5) a
9 brief discussion regarding how the global climate affects plants'
10 life-history evolution.

11

12 Key words : perennial plant, annual plant, semelparity,
13 iteroparity, lifetime, age of first reproduction, number of
14 reproduction, precipitation, storage, resource allocation, life-
15 history strategy

16 キーワード : 多年草、一年草、多回繁殖、一回繁殖、寿命、繁殖開
17 始年齢、繁殖回数、降水量、貯蔵、資源分配、生活史戦略

18

19

20

21

22

23

1 I はじめに

2

3 気候や環境に対する生物の様々な適応進化が知られている。その
4 中で本稿では生活史というものについて考えたい。生物の中には、
5 一年で死んで一回だけ繁殖するものもいれば、千年以上生きて何度
6 も繁殖するものもいる。こうした一生の送り方のことを生活史とい
7 う。生活史は、生物による環境適応の中でも鍵となるものであるの
8 で、気候変動などの環境変動に対して生物がどのように応答するか
9 を理解する上でも重要である。

10 生き物によって寿命や繁殖回数が大きく変わるのはなぜなのかは、
11 昔から現在まで続く、生物学の重要な課題である (Stearns 1992;
12 Roff 1993)。また寿命や繁殖は、古代から人類が深い関心を寄せて
13 来た課題でもある。生物は、発生・成長・繁殖・死亡などの一生の
14 間の出来事の早さ・時機・回数などを適切に組み合わせることで、
15 与えられた気候や環境の中で最も多く子孫を遺すように進化してき
16 たと考えられる (Stearns 1992; Roff 1993)。

17 一般に、繁殖の量・回数等と寿命の長さの間にはトレードオフと
18 呼ばれる交換関係があり、一方を高めようとするとは方は減ってし
19 まう (Stearns 2000)。例えば、28 属・6000 種もの植物についての研
20 究を再解析した論文 (Vico *et al.* 2016)によると、一年草よりも多年
21 草の方が地下の根茎へ多くの養分を分配し、越冬・生存を可能にし
22 ているが、その反面、繁殖量は小さい。

23 そこで、人類が作物から多くの種子や果実を食糧として得ようと
24 すれば、繁殖量の大きい一年草の方が適している。もともと多年草
25 であるコムギやイネは、品種改良によって一年草並みの繁殖量に既
26 に達しているという (Vico *et al.* 2016)。しかし稲穂を刈取った後の
27 田んぼを眺めると、切り株から蘗 (ひこばえ)・稬稻 (ひつじいね)・
28 稬生 (ひつじばえ) などと呼ばれる二番穂が生えてくる。これは、
29 イネが地下に貯蔵した養分を使って再び成長しようとしている姿で
30 あり、イネがいまなお多年草であるという事実を雄弁に物語ってい

1 る。もしもこの貯蔵養分を全て種子に配分させ、イネの寿命と引き
2 替えにより多くの種子を得ることができれば食糧生産にとっては好
3 都合だが、そのような品種改良（すなわち人為的な作物の進化）は
4 まだ達成できていない。このように、生活史を適切に調整すること
5 は、食糧生産や育種にとっても重要である(Friedman and Rubin
6 2015; DeHaan and Van Tassel 2014)。

7 この総説では、植物の生活史進化と気候・環境との関係について洞
8 察を得ることを目的とする。ただし、生活史理論や進化実験など幅
9 広い生物群の間で関心が共通するものについては、対象を植物に限
10 らなかった。はじめに、生活史の類型、生活史進化の理論研究、生
11 活史進化の実証研究についての研究を概観する。これらの理論は、
12 気候・環境によって生物にとって最適な生活史が変わることを教え
13 てくれる。次に、気候変動に対する植物の応答を考察する基礎とす
14 るため、気候変動の中でも温度上昇や降水パターンの変化との関連
15 を意識し、温度環境を劇的に変える標高・緯度によって、あるいは
16 降雨量の違いによって、植物の生活史がどのように違うのかについ
17 て、野外の経験的研究から分かってきたことを紹介する。それらを
18 踏まえ、現在進んでいる気候変動が植物の生活史進化にどのような
19 影響を与えうるかについての小考察を行いたい。

20

21 II 生活史類型

22

23 人口学、あるいは生物学で個体群統計学と呼ばれる分野の、基礎
24 を築いた一人がマルサスである。マルサスはその著書(Malthus
25 1888)の中で、人口は幾何級数的に増えるのに対して食糧などの生
26 活資源は算術級数的にしか増えないので、生活資源は必ず不足する
27 という問題提起を行った。マルサスが提唱した、幾何級数的あるい
28 な加速度的な、下に凸な人口増加曲線（図 1 左）の係数を内的増加
29 率と呼び r と表記する。この係数が大きいほど、より急速な人口増
30 加が起きる。一方、自然界の生物集団は無限に増殖することはなく、

1 図 1 右のようにロジスティック成長と呼ばれる S 字型の曲線を示
2 す。ここでは集団の増加はしだいに頭打ちになって一定の水準に収
3 束すると考えられる。この収束水準を環境収容力と呼び K と表記す
4 る。

5 生物は、この r を高めるように進化した種と、 K を高めるように
6 進化した種がいると考えるのが、 $r-K$ 淘汰理論 (MacArthur and
7 Wilson 2016; Pianka 1970) である。例えば光や土壌養分などの資源
8 があり余っている状況や、後述する攪乱によって生息地が頻繁に損
9 傷・喪失するような環境では、得られる資源を用いて急速に増殖し、
10 短い一生の中で一気に成長して大量に繁殖するような種が有利であ
11 り、それを r -淘汰種と呼ぶ。安定した生息地ではやがて、資源をめ
12 ぐる競争が盛んになる。資源が枯渇してきた状況では、少ない資源
13 を効率的に利用して競争に勝ち抜くために、ゆっくり成長して長い
14 一生の中で少しずつ繁殖するような種が有利であり、それを K -淘
15 汰種と呼ぶ。植物であれば植生遷移とともに一年草（後述）、多年草
16 （後述）、低木、先駆性高木、極相性高木というように、 r -淘汰種
17 としての性格が強い種から K -淘汰種としての特徴を持つ種に移り
18 変わっていく。このように、 $r-K$ 淘汰理論は生活史の類型を理解す
19 るのに便利な概念的理論である。進化生態学的な理論研究 (Vance
20 1992) によっても死亡率の高い環境では小さな体サイズと早期繁殖
21 が有利であることが示されており、 $r-K$ 淘汰の枠組みで長く支持さ
22 れてきた考えに合っている。

23 植物生態学において広く普及している C-S-R 三角理論 (Grime
24 1977) では、植物を競争種 (Competitors)、ストレス耐性種 (Stress
25 tolerators)、荒れ地種 (Ruderals、攪乱依存種とも呼ばれる) の三
26 つに類型する。ここでストレスとは一般的な植物の生育に適してい
27 ない物理化学的（あるいは非生物的）な環境条件のことで、温度が
28 低い高山、pH が高い蛇紋岩地、貧栄養地、水分が少ない乾燥地、水
29 分が多い湿地、塩分の多い海岸などがストレス環境の例である。攪
30 乱とは、生物を死亡・損傷させる事象のことで、台風・洪水・山火

1 事・土砂崩れなどの自然災害も生態学的には攪乱と捉えられるし、
2 人が伝統的に自然の中で行ってきた採草・放牧・火入れも攪乱である
3 る。動物や人による踏圧や、近代になって頻繁に行われる人による
4 生息地の改変も攪乱である。ストレス耐性種や荒れ地種はそれぞれ、
5 ストレスの多いところ、攪乱の多いところで強く、ストレスや攪乱
6 の少ないところでは競争種が競争に勝ち抜くと、この理論では考える。
7 実証研究においても、貧栄養条件や高攪乱条件で強い植物種は、
8 ストレスや攪乱のない条件での競争に弱いことや(Campbell and
9 Grime 1992)、塩水沼地に適応している植物種は、通常条件での競争
10 には弱いこと(Emery *et al.* 2001)が示されている。

11 $r-K$ 淘汰理論と C-S-R 三角理論はどのような関係にあるのだろうか。
12 C-S-R 三角理論の競争種と荒れ地種はそれぞれ $r-K$ 淘汰理論の K 淘汰種、
13 r 淘汰種に対応するが、C-S-R 三角理論ではここにストレス耐性種が
14 加わっている。ストレスの少ない環境では、攪乱が起きて生息地が空けば、
15 そこに荒れ地種が進入し、植生遷移が進むとともに競争種に置き換わって
16 いく。このことは上述したように r や K と関連した生活史の違いによって理解
17 できる。気候条件が厳しい高山や砂漠などのストレス環境では、その
18 ストレスに耐性がないと生育が難しいので、攪乱がおきても荒れ地種は
19 進入しにくい。ストレス環境では一般に、矮性化した多年生草本や低木が
20 優占し、非ストレス環境の遷移初期に見られる一年生草本や、遷移後期に
21 見られる高木は、ストレス環境にはあまり出現しない。植物にとって
22 特別な適応が必要となるストレス環境では、植生遷移の幅が狭くな
23 ると理解することができる。

25

26 III 生活史進化の理論

27

28 生活史進化の中で最も活発に研究されているのは、一生の中で何
29 度も繁殖する性質（多回繁殖性）と一回しか繁殖しない性質（一回
30 繁殖性）の進化である。Cole (1954)は、一回繁殖性の種が多回繁殖

性の種と同程度に増殖するためには、自らの生存と引き替えに子の数を1個体増やせば良いと提唱した。自らの生存のために必要な資源を用いて1個体の子を作るとは容易に思えるので、なぜ世の中の植物がみんな一回繁殖性にならないのかという疑問が沸き上がった。実は、Cole (1954)は成体と子の生存率が一定という仮定を暗黙に置いていた。この仮定を外した Charnov & Schaffer (1973)の研究によって、一回繁殖性の種が有利になるために、自らの生存と引き替えにして増やさなければならない子数は、1から P / C (P : 成体生存率、 C : 子の生存率) に修正された。成体生存率が低いほど、増やさなければならない子数である P / C が少なくなるため、一回繁殖性へ進化しやすくなる。成体の生存率が低いような環境では、一回繁殖性の種が多いという予測が導かれる。例えば、土砂移動が継続的に起こるような不安定な生息地では、自分の生存を期待して資源をとっておくよりも、自分の生存を犠牲にしてその分の資源を繁殖に注ぎ込むという一回繁殖性が有利になる。こうしたことは後述する進化実験によっても実証されている。反対に、自分の生存が確保されているような安定的な環境で、繁殖に回す資源を増やしてもあまり自分の生存率が下がらないような状況、つまり繁殖と生存の間のトレードオフが弱い状況であれば、多回繁殖性が有利になる。

以上の研究では、一回繁殖性の生物と多回繁殖性の生物ではどちらの集団の方が良く増殖するかを調べている。Schaffer (1983)は、生物が摂食や光合成によって得た炭素などの資源を成長・繁殖・貯蔵にどのように分配すれば増殖率が高まるかを調べることで、生活史進化を検討した。植物の生活史進化では、一回繁殖性／多回繁殖性という性質だけでなく、一年生／多年生という性質に注目することが多い。一年生とは一年以内の寿命の中で一回繁殖する性質であり、その全てが一回繁殖性の草本植物である。多年生とは、二年以上の寿命を持つ性質であり、その多くが多回繁殖の草本・木本植物であるが、数年の寿命の中で一回だけ繁殖する草本植物や、何十年も生きてから一回だけ繁殖するタケ・ササ類も含まれる。Iwasa &

1 Cohen (1989)は、資源配分モデルを多年生落葉植物に適用して、多
2 年生植物と一年生植物の進化条件を検討した。好適環境が永続しな
3 い不安定な生息地、成長速度が低くなるような非生産的な生息地、
4 生育期が短い生息地では、一年草が最適になるという予測を導いた。
5 その後も、攪乱が多い生息地や変動環境における生活史進化が、資
6 源配分モデルによって検討されている (Iwasa 1991; Iwasa and
7 Kubo 1997; Iwasa 2000; Fischer *et al.* 2011)。Fischer *et al.* (2011)
8 によると、生息地の環境が変動しない場合や、変動のしかたの予測
9 がつかない場合は、貯蔵に投資する戦略は不利になる。ここから、
10 いつ雨が降るかの予測性が低い乾燥地や砂漠のような環境では、一
11 年草が有利という予測が導かれる。

12

13 IV 進化実験

14

15 進化を直接的に調べる強力な手法が進化実験であり、植物よりも
16 動物でいくつか精緻で明確な研究例があり、その成果は植物の生活
17 史進化を理解する上でも有用なので、ここで紹介する。1976年に、
18 カリブ海・トリニダード島のアリポ川本流で暮らすグッピーが 200
19 匹、支流に放流された。本流にはカワスズメ科のシクリッドが棲ん
20 でいて主に大きなグッピーを捕食するのに対し、支流に生息する小
21 型捕食魚 (*Rivulus hartii*) は主に小さなグッピーを捕食する。その
22 ため、本流ではグッピーの成体の生存率が低く、支流ではグッピー
23 の子の生存率が低いという野外比較系が成立している。その後の 11
24 年間の追跡調査によると、放流先の支流では、グッピーの成熟が遅
25 く、成体サイズが大きく、繁殖努力が小さく、子サイズが大きくな
26 っていた (Reznick *et al.* 1990)。本流と支流のグッピーのこれらの
27 違いは遺伝的なものであることが飼育実験でも確認され、野外で生
28 活史進化が起きたことが分かった (Reznick *et al.* 1990)。これは、成
29 体の生存率が低いと一回繁殖性 (Charnov and Schaffer 1973) のよ
30 うに早期に大量に繁殖する生活史が有利になるという理論的予測に

1 一致する。

2 また Stearns *et al.* (2000)は、成体の生存率が高い条件と低い条
3 件でキイロショウジョウバエを4年間、累代飼育した。キイロショ
4 ウジョウバエは一世代が一ヶ月未満と短いため、これは60世代も
5 の進化実験になった。その結果、成体の生存率が低いと、早い繁殖
6 と短い寿命が進化し、これも理論的予測に一致した。

7 このように、多回繁殖性と一回繁殖性についての理論的予測が、
8 動物では進化実験によって直接的に検証されている。植物について
9 も生活史進化学理論の検証が待たれるところだが、生物一般を対象に
10 した理論に対する動物での検証例は、植物でも参考になる。

11

12 V 植物の生活史進化と気候・環境

13

14 植物では、生活史と気候・環境との関係が野外で調べられている。
15 Evans *et al.* (2005)はアカバナ科マツヨイグサ属21種の種間比較
16 を行い、一年草は降水量の少ない生息地に多いことを明らかにした。
17 Barbier *et al.* (1991)は野生イネ属2種・16系統の系統解析を行い、
18 乾燥地域において多年草から一年草への進化がおきたと推測してい
19 る。Cruz-Mazo *et al.* (2009)はキク科 *Scorzoneroide*s 属の系統解析
20 を行い、予測性の低い環境で多年草から一年草への進化が起きたと
21 推測している。生活史が進化的に変化する場合、多年草から一年草
22 への変化が多いことは他の研究(Barrett *et al.* 1996; Friedman and
23 Rubin 2015)でも指摘されている。これらの研究は、成体の生存率が
24 低い生息地、予測性が低い生息地、乾燥地では一年草が進化すると
25 いう上述の様々な理論的研究の予測と一致する。しかしこうした種
26 間比較研究で見いだされた相関関係は必ずしも因果関係を示すもの
27 はではない。また、種が異なればどうしても様々な性質が異なるた
28 め、注目している生活史以外の条件を揃えた比較を行うことが種間
29 比較では難しい(Reznick *et al.* 1990; Vergeer and Kunin 2011)。気
30 候・環境と生活史進化の関係を明らかにするためには、実験研究、

1 種内比較研究やさらに多くの種間研究が必要だろう。

2 一方、von Arx *et al.* (2006)は、米国オレゴン州の 1000m の標高
3 差の中で種内の生活史がどのように変化しているのかを、根茎の年
4 輪を使って調べた。寿命の長い草本植物 2 種（オオバコ科イワブク
5 ロ属、マメ科ルピナス属）と寿命の短い草本植物 1 種（キク科オオ
6 ハンゴウソウ属）はいずれも、高標高の個体の方が成長が遅く、寿
7 命が長い傾向があった。こうした標高間の違いが進化の結果として
8 の遺伝的差違なのか表現型可塑性によるのかは、この研究では区別
9 できない。いずれにしても、生産性の低い生息地や成長速度が遅い
10 場合には一年草が最適とする理論的予測(Iwasa and Cohen 1989)と
11 食い違う。ストレスの多い環境に生息する高山植物には一年生草本
12 が少ないという経験的事実もこの理論的予測と食い違っており、ス
13 トレス環境や低資源環境における生活史進化についてはさらなる理
14 論的検討が必要だろう。

15

16 VI 気候変動と生活史進化

17

18 気候変動に対する植物の応答は、山岳域や周極域を対象にした長
19 期野外観測や野外昇温実験によって詳しく調べられている（田中ほ
20 か 2013）。例えば温暖化によって植物の季節性（フェノロジー）は
21 大きな影響を受け、開花の早期化（Miller-Rushing and Primack
22 2008）、展葉の早期化（Suzuki and Kudo 1997）、結実期間の長期化
23 （Hoffmann *et al.* 2010）が起きる。温暖化によって成長速度（Kudo
24 and Suzuki 2003、Elmendorf *et al.* 2012）や繁殖量（Suzuki and
25 Kudo 2000, Wada 2000, Arft *et al.* 1999）が増えることも一般的傾
26 向である。これらはいずれも、寒冷地のストレス環境の特徴である、
27 生育期が短い、成長速度が低い、といった制約が温暖化によって緩
28 まることを示している。高山や砂漠などのストレス環境で多年生植
29 物や低木が多く、一年生草本や高木が少ないことは、Iwasa & Cohen
30 (1989)などの理論研究からは必ずしも導かれないものの、実証研究

1 や経験則によって支持されている。従って高山のストレス環境が緩
2 まれば、より低標高に特徴的な生活史を持つ一年生草本などの *r* 淘
3 汰種や荒れ地種が、山岳域・周極域に進入する可能性がある。周極
4 域・山岳域で行われた比較的短期間の昇温実験を比較した総説では、
5 植物種組成の変化が示されており、種多様性は増えることも減るこ
6 ともあるとされている (Elmendorf *et al.* 2012)。しかし、ヨーロッ
7 パ全域にまたがる多数の地域で行われた 100 年以上の長期観測をと
8 りまとめた研究は、温暖化によって山頂付近の植物種多様性が増え
9 ていることを示している (Steinbauer *et al.* 2018)。ストレス環境
10 の緩和によって、*r* 淘汰種や荒れ地種が山頂付近に進入している可
11 能性が高い。また、航空写真を用いた山岳域植生の長期追跡観測で
12 は、多年生草本が優占する草原が、低木が優占する植生に変わった
13 (Sanz-elorza *et al.* 2003) ことや、亜高山帯針葉樹林が高山帯に
14 進出した (Shimazaki *et al.* 2011) ことが報告されている。これら
15 の例は、高山帯では制限されていた高木などの *K* 淘汰種も、長期的
16 な温暖化によって高山帯に進出することを示している。

17 気候変動の影響として、温度上昇と並んで注目されるのが降水量
18 の変動である。Sternberg *et al.* (1999) は冬の温暖化処理と夏の降
19 水量操作を組み合わせた実験により、春の乾燥化によって多年生草本
20 の成長が制限され一年生草本の定着が促進されることを示した。気
21 候と生活史の関係について、これまでの理論研究と実証研究が一致
22 して支持しているのが、乾燥地では一年草が進化するというこ
23 である。乾燥地においては多年草から一年草への進化が繰り返し起き
24 たことがいくつかの系統で推測されており、気候変動によって乾燥
25 化が進めば一年草への進化が引き起こされるかもしれない。

26 また、温度上昇や降雨変動によって繁殖の早期化するような自然
27 淘汰が働く可能性がある。アブラナ科シロイヌナズナ属のシロイヌ
28 ナズナ (Montesinos-Navarro *et al.* 2010) とミヤマハタザオ (Kenta
29 *et al.* 2011) はいずれも、低標高ほど開花時期が早いという遺伝的分
30 化が起きている。開花時期は生活史形質の一つであり、それぞれの

標高への局所適応の結果として、種内の系統間で生活史の分化が獲得されたと考えられる。種内にこのような遺伝的変異を持っていれば、例えば気候が温暖化したときに、特定の集団のなかで低標高由来の遺伝子が増えることで温暖な環境への適応進化が起きうる。

気候変動に対する植物の多岐にわたる応答の中で、これまでは生活史進化に関連する考察は多くなかった。しかし本稿で紹介するように、生活史は植物の性質を規定しており、季節性など他の性質との関連が深く、実際に気候・環境によって生活史が変わる適応進化が起きていることが分かっている。気候変動に対する植物の生活史応答については研究例が多くないものの、生活史という視点を取り入れることにより、植物の気候変動応答への理解が深まるだろう。

謝 辞

本稿は、日本学術振興会科学研究費補助金（26650155 および 16KT0066）と科学技術振興機構 CREST（JPMJCR16O3）の支援によって執筆された。

文献

- Arft, A., Walker, M., Gurevitch, J., Alatalo, J., Bret-Harte, M., Dale, M., Diemer, M., Gugerli, F., Henry, G. and Jones, M. (1999) : Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 69, 491-511.
- Barbier, P., H. Morishima, and A. Ishihama (1991): Phylogenetic relationships of annual and perennial wild rice: probing by direct DNA sequencing. *Theoretical and Applied Genetics* 81 (5):693-702.
- Barrett, S.C.H., L.D. Harder, and A.C. Worley (1996): The

1 comparative biology of pollination and mating in flowering
2 plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*:1271-
3 1280.

4 Campbell, B.D., and J.P. Grime (1992): An experimental test of
5 plant strategy theory. *Ecology* 73 (1):15-29.

6 Charnov, E.L., and W.M. Schaffer (1973): Life-history consequences
7 of natural selection: Cole's result revisited. *The American*
8 *Naturalist* 107 (958):791-793.

9 Cole, L.C. (1954): The population consequences of life history
10 phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29 (2):103-137.

11 Cruz-Mazo, G., M. Buide, R. Samuel, and E. Narbona (2009):
12 Molecular phylogeny of *Scorzoneroideae* (Asteraceae):
13 Evolution of heterocarpy and annual habit in unpredictable
14 environments. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53
15 (3):835-847.

16 DeHaan, L.R., and D.L. Van Tassel (2014): Useful insights from
17 evolutionary biology for developing perennial grain crops1.
18 *American Journal of Botany* 101 (10):1801-1819.

19 Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Bjork, R.G.,
20 Bjorkman, A.D., Callaghan, T.V., Collier, L.S., Cooper, E.J.,
21 Cornelissen, J.H.C., Day, T.a., Fosaa, A.M., Gould, W.a.,
22 Gretarsdottir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D.S.,
23 Hofgaard, A., Jarrad, F., Jonsdottir, I.S., Keuper, F.,
24 Klanderud, K., Klein, J.a., Koh, S., Kudo, G., Lang, S.I.,
25 Loewen, V., May, J.L., Mercado, J., Michelsen, A., Molau, U.,
26 Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Pieper, S., Post, E.,
27 Rixen, C., Robinson, C.H., Schmidt, N.M., Shaver, G.R.,
28 Stenstrom, A., Tolvanen, A., Totland, O., Troxler, T., Wahren,
29 C.-H., Webber, P.J., Welker, J.M. and Wookey, P.a. (2012) :
30 Global assessment of experimental climate warming on

1 tundra vegetation: Heterogeneity over space and time.
2 Ecology Letters, 15, 164-175.

3 Emery, N.C., P.J. Ewanchuk, and M.D. Bertness (2001): Competition
4 and salt-marsh plant zonation: Stress tolerators may be
5 dominant competitors. *Ecology* 82 (9):2471-2485.

6 Evans, M.E., D.J. Hearn, W.J. Hahn, J.M. Spangle, and D.L.
7 Venable (2005): Climate and life - history evolution in
8 evening primroses (*Oenothera*, *Onagraceae*): a phylogenetic
9 comparative analysis. *Evolution* 59 (9):1914-1927.

10 Fischer, B., U. Dieckmann, and B. Taborsky (2011): When to store
11 energy in a stochastic environment. *Evolution* 65 (5):1221-
12 1232.

13 Friedman, J., and M.J. Rubin (2015): All in good time:
14 Understanding annual and perennial strategies in plants.
15 *American Journal of Botany* 102 (4):497-499.

16 Grime, J.P., 1977 Evidence for the existence of three primary
17 strategies in plants and its relevance to ecological and
18 evolutionary theory. *The American Naturalist* 111 (982):1169-
19 1194.

20 Hoffmann, A.a., Camac, J.S., Williams, R.J., Papst, W., Jarrad, F.C.
21 and Wahren, C.-H. (2010): Phenological changes in six
22 Australian subalpine plants in response to experimental
23 warming and year-to-year variation. *Journal of Ecology*, 98,
24 927-937.

25 Iwasa, Y. (1991): Pessimistic plant: Optimal growth schedule in
26 stochastic environments. *Theoretical Population Biology* 40
27 (2):246-268.

28 Iwasa, Y. (2000): Dynamic optimization of plant growth.
29 *Evolutionary Ecology Research* 2 (4):437-455.

30 Iwasa, Y., and D. Cohen (1989): Optimal growth schedule of a

1 perennial plant. *American Naturalist* 133 (4):480-505.

2 Iwasa, Y., and T. Kubo (1997): Optimal size of storage for recovery
3 after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology* 11
4 (1):41-65.

5 Kenta, T., A. Yamada and Y. Onda (2011) : Clinal variation in
6 flowering time and vernalisation requirement across a 3000-
7 m altitudinal range in perennial *Arabidopsis kamchatica* ssp.
8 *kamchatica* and annual lowland subspecies *kawasakiana*.
9 *Journal of Ecosystem and Ecography* S6: 1-10.

10 Kudo, G. and Suzuki, S. (2003): Warming effects on growth,
11 production, and vegetation structure of alpine shrubs: A five-
12 year experiment in northern Japan. *Oecologia*, 135, 280-287.

13 MacArthur, R.H., and E.O. Wilson (2016): *The theory of island*
14 *biogeography*: Princeton University Press.

15 Malthus, T.R. (1888): *An essay on the principle of population: or, A*
16 *view of its past and present effects on human happiness*:
17 Reeves & Turner.

18 Miller-Rushing, A.J. and Primack, R.B. (2008) : Global warming and
19 flowering times in Thoreau ' s concord: A community
20 perspective. *Ecology*, 89, 332-341.

21 Montesinos-Navarro, A., J. Wig, F.X. Pico, and S.J. Tonsor (2010):
22 *Arabidopsis thaliana* populations show clinal variation in a
23 climatic gradient associated with altitude. *New Phytologist*
24 189 (1):282-294.

25 Pianka, E.R. (1970): On r-and K-selection. *The American Naturalist*
26 104 (940):592-597.

27 Reznick, D.A., H. Bryga, and J.A. Endler (1990): Experimentally
28 induced life-history evolution in a natural population.
29 *Nature* 346 (6282):357-359.

30 Roff, D. (1993): *Evolution of life histories: theory and analysis*:

1 Springer Science & Business Media.

2 Sanz-elorza, M., Dana, E.D., Gonzalez, A. and Sobrino, E. (2003):

3 Changes in the high-mountain vegetation of the central

4 Iberian peninsula as a probable sign of global warming.

5 *Annals of Botany*, 92, 273-280.

6 Schaffer, W.M. (1983): The application of optimal control theory to

7 the general life history problem. *American Naturalist* 121

8 (2):418-431.

9 Shimazaki, M., T. Sasaki, K. Hikosaka and T. Nakashizuka (2011) :

10 Environmental dependence of population dynamics and

11 height growth of a subalpine conifer across its vertical

12 distribution: an approach using high - resolution aerial

13 photographs. *Global Change Biology*, 17, 3431-3438.

14 Steinbauer, M. J., J.-A. Grytnes, G. Jurasinski, A. Kulonen, J.

15 Lenoir, H. Pauli, C. Rixen, M. Winkler, M. Bardy-Durchhalter

16 and E. Barni (2018) : Accelerated increase in plant species

17 richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*,

18 556, 231-236

19 Sternberg, M., Brown, V., Masters, G. and Clarke, I. (1999) : Plant

20 community dynamics in a calcareous grassland under climate

21 change manipulations. *Plant Ecology*, 143, 29-37.

22 Stearns, S., M. Ackermann, M. Doebeli, and M. Kaiser (2000):

23 Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in

24 fruitflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

25 97 (7):3309-3313.

26 Stearns, S.C. (1992): *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford

27 University Press.

28 Stearns, S.C. (2000): Life history evolution: successes, limitations,

29 and prospects. *Naturwissenschaften* 87 (11):476-486.

30 Suzuki, S. and Kudo, G. (1997): Short-term effects of simulated

1 environmental change on phenology, leaf traits, and shoot
2 growth of alpine plants on a temperate mountain, northern
3 Japan. *Global Change Biology*, 3, 108-115.

4 Suzuki, S. and Kudo, G. (2000): Responses of alpine shrubs to
5 simulated environmental change during three years in the
6 mid-latitude mountain, northern Japan. *Ecography*, 23, 553-
7 564.

8 田中健太, 平尾章, 鈴木亮, 飯島慈裕, 浜田崇, 尾関雅章, 廣田充.
9 (2013) :地球温暖化が山岳域と極域の生態系に与える影響:人
10 工温暖化実験によって何が分かってきたか? 地学雑誌 122(4),
11 628-637

12 Vance, R.R. (1992): Optimal somatic growth and reproduction in a
13 limited, constant environment: Organisms with determinate
14 growth. *Journal of Theoretical Biology* 157 (1):31-50.

15 Vergeer, P., and W.E. Kunin (2011): Life history variation in
16 *Arabidopsis lyrata* across its range: effects of climate,
17 population size and herbivory. *Oikos* 120 (7):979-990.

18 Vico, G., S. Manzoni, L. Nkurunziza, K. Murphy, and M. Weih
19 (2016): Trade-offs between seed output and life span - a
20 quantitative comparison of traits between annual and
21 perennial congeneric species. *New Phytologist* 209 (1):104-
22 114.

23 von Arx, G., P.J. Edwards, and H. Dietz (2006): Evidence for life
24 history changes in high-altitude populations of three
25 perennial forbs. *Ecology* 87 (3):665-674.

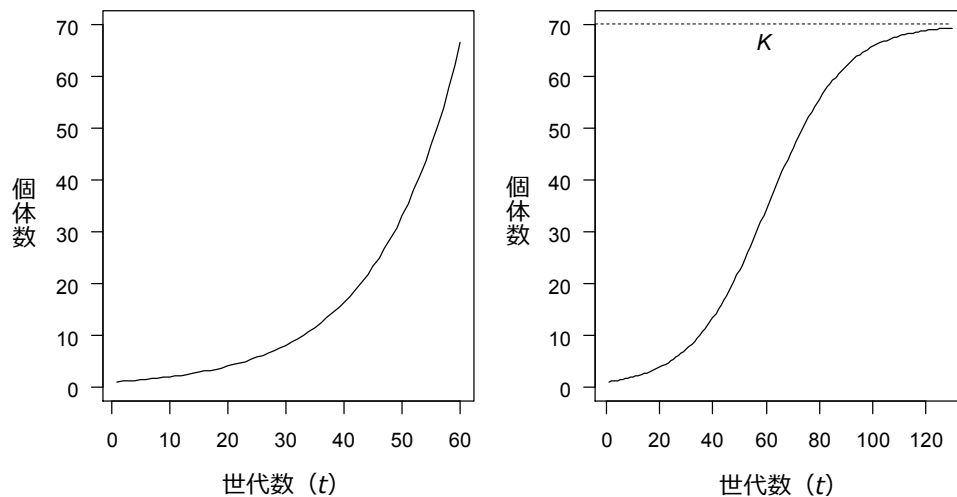
26 Wada, N. (2000): Responses of floral traits and increase in female
27 reproductive effort to a simulated environmental
28 amelioration in a hermaphrodite alpine dwarf shrub,
29 *Sieversia pentapetala* (Rosaceae). *Arctic, Antarctic, and*
30 *Alpine Research*, 32, 208-211.

1

2 図 1 左) マルサスの人口増加モデル。内的増加率 (r) = 0.07、初
3 期個体数=1 の場合。50 世代以降は爆発的増殖となり描画が難し
4 い。右) ロジスティック成長モデル。左図と内的増加率と初期個体
5 数は同じだが、環境収容力 (K 、ここでは 70) を導入することに
6 より、50 世代移行の増殖が明らかに抑制され、70 個体に漸近する
7 頭打ちの S 字型曲線となる。

8

9 Fig. 1. Left) Malthus's opulation growth model, where intrinsic
10 growth rate (r) = 0.07 and initial population size = 1.
11 Population will inflate after 50th generation and is hard to be
12 drawn. Right) Logistic growth model, where intrinsic growth
13 rate and initial population size are same as the left, but
14 carrying capacity (K , 70 here) is applied. Growth rate is
15 obviously limited after 50th generation, showing S-figure curve,
16 asymptotically converging to 70 population.
17 (図の軸を英語表記にする場合、縦軸は Population、横軸は
18 Generation (t)にしてください。)



19