

植物とその栄養量の動態モデルとその展望

The vision of the dynamics models of plant species and biomass of them.

静岡大学創造科学技術大学院 Graduate School of Science and Technology, Shizuoka University.

岩田 繁英 (Shigehide Iwata)

概要

植物に関する研究は様々存在し、1) 個体群動態を対象とする研究、と 2) 植物の機能群 (機能の類似した構成要素のこと。例: 茎、花、葉) に注目する研究に大きく分かれる。それぞれにおいて、実際に観測する方法と数理モデルを用いる方法とがある。本稿では 1 に分類される研究において報告されている事実と 2 に分類される研究について紹介する。その後、1 と 2 の研究について比較し植物の栄養量と物質循環について考察する。最後に、栄養量と植物の個体群動態を結びつけた数理モデルについての問題点と今後の展望について述べる。

1 導入

生態系、環境と生物との相互作用および生物と生物の相互作用から構成される系、の中には様々な種が存在する。生態系の中の種の多様性は多くの研究者を惹きつけ、そしてその複雑さに悩まされている [28, 51]。その困難の中、多様性の維持機構について多くの仮説が提案されている [2, 9, 10, 25, 38, 20]。種の多様性を考える研究として生態系を捉えたとき、生態系を物質循環という視点でみる事ができる。三木 [29] は生態系と物質循環の関係性について研究するアプローチは大きく二つ挙げられるとしている。ひとつは、「被食-捕食」関係に注目し、機能群 (機能の類似した構成要素。例: ギルド、栄養段階) を単位にした物質循環モデルを構築する研究、もうひとつは機能群内の生物種多様性が物質循環過程に与える影響を理解する研究である。本稿では物質循環という視点から植物に注目して種多様性という問題を取り扱う方法論について考察していく。

生態系には植物も含まれ、植物は生態系の生産者、無機物から食物を作りうる独立栄養生物、主として緑色植物、として分類されることが知られている [35]。その役割は単純に無機物から食物を作り出すという役割のほかに、枯死した植物が分解されることによる栄養の還元という役割も果たす。[4, 47, 30] 一方で、植物は土壌中から摂取する無機物を摂取し [11, 35, 47, 42, 30]、摂取した栄養塩を繁殖に用いる。その際、土壌より摂取する栄養は土壌に含まれる栄養塩以上には摂取することはできない。その結果植物の種子生産は土壌中の栄養塩により制限されることが報告されている [3, 5, 26]。その意味で栄養塩の循環を考える事は植物の繁殖戦略にとって中心的な役割を果たす。

一方で植物の繁殖戦略、資源分配は重要なファクターである [26, 41]。多くの研究で植物が摂取した栄養をどのように葉、茎、根等の器官や繁殖に利用するかについて最適化理論を用いた研究が数多く存在する ([26, 41] は総説として、地上部と地下部に対する資源分配に関しては [21] を参照されたい)。更に、有性生殖を行う植物ではいくらか強制的に花粉を受粉させても個体のよくとしての繁殖が低下するといった現象も見られる。これに対してはいくつかの仮説が提案されている (菊沢 [26] は総説として参照されたい)。その中でも、植物は栄養が不足している際は種子を生産することを一時的に中止し栄養を蓄えるのではないかとという仮説がある。この仮説と先ほど植物は栄養の還元を土壌に対して行っているという説明から個体群動態を考える際には植物を取り巻く

栄養塩の循環、そして、それらを考慮した個体そのものが示す栄養に対する反応 (例えば、栄養が少なくなったら結実率を下げる、次の年まで生き残るために栄養を植物体内に溜め込んでおく等の反応) を考える必要がある。その意味でも栄養塩を考慮した植物繁殖という事を考慮したモデルについて議論していく。

以上を、2 節では種多様性に関する二つの方向性に関する研究を紹介し、3 節でその点を踏まえたこれまでの数理モデルの問題点を挙げる。最後にその問題点を解決するための手法について考察する。

2 植物の種多様性に関する研究

本章では、植物を種としてみたときの個体群動態に関する研究と植物の生物学的な特徴についての事実を紹介してする。

2.1 種としての植物の個体群動態と種多様性

植物が他の生物と異なる点、特徴的な点は固着性であることだ。固着性であるとは最初に定着した後に移動することはない、最初の定着に際して空き地に依存するともいえる。固着性生物 (植物やさんご礁などの土地に固着して動かないような生物) の生活史を考えると、1) 幼生、2) 成体世代に分ける事ができる。そのサイクルの中で成体が死亡すると死亡した個体が占有していた土地は空き地となり、単位時間前に生産された種子や幼生は空き地に定着し成長できるようになる。成体になるには空き地を必要とするのである。こうした視点はマクロな見方であり種についての個体群動態について考えている。これは空間的な空き地が限られている (Space limited な) 状況を考慮している。このような Space limited な状況を考慮したモデルはロッターリーモデル [6, 7, 8, 12, 31, 32] や Individual based model [27, 44, 45], 空き地の制限を考慮した微分方程式を用いたモデル [22, 39, 34, 36, 37] 等が挙げられる。そして、先に挙げたモデルでは種としての植物を考えておりその種に関する個体群動態についてモデルを主に考慮したモデルとなりいずれも種がどれだけいるかということで種の多様性に関して議論を進めている。これらのモデルでは、特に目的として多種共存が起こる機構として栄養塩の影響を考えないものを考察しているため、栄養塩は十分存在していると仮定される。そのため、繁殖関数としては植物等の個体は $c > 0$ という定数の割合で個体が生まれると仮定される場合が多い。

一方で栄養塩の動態を考慮した (space limited ではない状況も含む) モデルも多数存在し [11, 16, 19, 46], 近年では化学生態総量論といった栄養塩の比率を考慮した食物網についての研究も多い [33, 42]. Daufresne ら [11] は、異なる栄養の利用比率の違いによって多種が共存する状況が生まれてくるという Tilman [46] の主張を更に拡張しその栄養塩のリサイクルという観点から種の多様性を議論した。しかし、これらの議論の中では植物なり動物は栄養塩プールがありそこから栄養を摂取するという仮定が取られ、その中で栄養塩プール中の栄養塩密度 x に対して繁殖関数 $f(x) > 0$ が定義され、その個体群動態が決定されるというのである。これらのモデルでは栄養塩が種の多様性にどのような影響を及ぼすかに主眼が置かれているために植物と対応して考えるには無理がある。植物の個体群動態はあくまで Space limited である事にこだわる必要があると考えられるの

だ. 更に, 植物の繁殖関数は厳密に言えば“植物が摂取した栄養塩”に依存しているその効果についても考慮されていない. この点については次節で詳細を述べる.

2.2 植物個体の繁殖に関する特徴

植物の繁殖は栄養塩を摂取し種子生産に利用することで行われる [11, 30, 35, 42, 47]. 繁殖するためには種子の生産が必要である. そして, その生産には結花, 受粉そして, 結実し種子が生産される段階を経る必要がある. 故に, 種子を生成するプロセスの中での栄養塩の影響は植物の繁殖に直結する. ここで, 実際には多くの種において未受粉の花の数が果実の数よりも多いと報告されている [43]. つまり, 本来果実になるはずの花が果実にならないという状況が起こっている. この現象を説明する原因としては花粉や資源の制限が挙げられる [40]. 菊沢 [26] はこの制限に関しての仮説としていくつかの仮説を紹介している. それぞれの仮説について植物個体に含まれる栄養量, 種子生産に利用される栄養量, 単位種子に含まれる平均栄養量の別をはっきりさせると理解しやすいので厳密に栄養量の変数について定義をする:

- X 植物個体の中に含まれる栄養量
- x 植物が種子生産に利用する栄養量
- x_s 単位種子の中に含まれる平均栄養量

ここで, $X > x > x_s > 0$ とし, $x \propto X$, 単位栄養当たり作る事ができる種子の数を m とすると, 単位種子数当たり平均 $x_s = x/m$ の栄養を含むことになり, X は土壌中に含まれる栄養塩に制限されることになる.

本稿では, 栄養塩が繁殖に与える影響を特に扱うので栄養、資源制限に関係する仮説を紹介する.

- リザーブ仮説

Ehrlen[13] は繁殖に必要なコストをひとつの花を作るのに必要なコストと利用可能な資源が利用されないことによる損失を考えて. いつでも, 資源を利用可能な状況, つまり花を咲かせる事ができる状況を作っておく (リザーブする) 事で常に種子生産が可能である状況を作っておこうというのである. そして, そのコストと損失を合わせたコストを最小にするようにするのが花の最適数である. この仮説の元では単純に栄養が多ければ花を咲かせて種子を作る事ができるようになる, つまり種子に利用される栄養をすべて用いる事ができるため植物内の栄養に比例した種子生産と考える事ができる.

つまり, 植物内に存在し種子生産に利用される栄養 x はある変換効率 c_r で種子を生産する事ができ, 繁殖関数 $f(x)$ は

$$f(x) = c_r x$$

であらわす事ができるだろう.

- 資源待望仮説

一方で, 現実には資源は気候等の影響を受けて変動するので, 資源量が多いときに花を生産

しているのではないかというのが資源待望説である。これに関する裏づけは数多く報告されている [1, 14, 18, 49]。この仮説を用いると、資源量の多い場合は普段咲かない花が咲きその分種子生産が多くなるが、普段は咲くことはない。つまりこの様な状況では植物内に存在する栄養 x がある定数 $l(>0)$ 以上の場合 ($x \geq l$)、変換効率 b_{hw} で花を作り、変換効率 c_w という種子数を単位花 (果実) から生産する事ができる。一方で、 $l > x > 0$ の場合は変換効率 b_{lw} で花を作り、変換効率 c_w という種子数を単位花 (果実) から生産する。(ただし、 $b_{hw} > b_{lw}$) このとき、繁殖関数 $f(x)$ は

$$f(x) = \begin{cases} b_{hw}c_w x & (x \geq l) \\ b_{lw}c_w x & (0 < x < l) \end{cases}$$

となる。

このように見ていくと植物内の栄養塩は種子生産の量と比例関係にある。しかし、種子生産をすることは栄養を配分することを思い出すと、種子に含まれる栄養はこの x という量に比例する。そして、それを種子の数で割ったものが単位種子当たりに含まれる栄養塩ということになる。一方で、種子の発芽率についても種子に含有する栄養量に依存して発芽率が決定するという報告がある [3, 48]。その場合、種子に含まれる栄養 x_s と発芽率 $g(x_s)$ の関係は次の3つのタイプに分かれる:

- Type I $g(x_s) = c_g x_s$
- Type II $g(x_s) = \begin{cases} c_g(x_s - l) & (x_s \geq l) \\ 0 & (l > x_s > 0) \end{cases}$
- Type III $g(x_s) = \begin{cases} c_g x_s & (x_s \geq l) \\ 0 & (l > x_s > 0) \end{cases}$

ここで、 c_g は単位栄養から発芽率への変換定数とする。つまり、植物からそれらの子 (種子) に供給された栄養利用の違いによって発芽率が大きく異なる。

3 問題点と今後の展望

2.1 では、主に土壌中に含まれる栄養塩を対象にしてモデルを構築し、その上での議論を行っていた。そして、多くの研究では栄養塩のリサイクルという効果を考慮してはいなかった。そして、それぞれのモデルでは栄養量を陽に考慮したモデルではなく陰に考慮したモデルを利用していた。一方、2.2 では、栄養としての栄養量は種子の生成に影響している点がわかった。更に生成された種子は含有される栄養に依存した発芽率を示すこともわかった。問題は、これらそれぞれが独立しているという点である。つまり、生態系の中のいくつかに分かれている (とされている) 土壌での栄養塩の動態や地上部での植物の個体群動態をひとつの視点、つまり物質 (ここでは栄養量) 動態という視点、からみることでそれぞれの機能が種の多様性にどのような影響を与えるのか知る必要があるのではないかと (C : N 比をひとつの指標として考える化学総量論 [33, 42] にも似ている。) 植物の動態と栄養塩の動態は決して独立しているわけではなく相互に依存しあっている。な

ぜなら、種子が発芽できなかった場合その種子は生態系の中から排除されるわけではなく栄養塩として土壤中に分解されることになる。すると、植物が利用できる栄養塩量に影響する、つまりは繁殖に影響してくる [4]。熱帯雨林ではその分解速度が速く植物がすぐに利用できる形態になり [50]、栄養はほとんど植物に存在し土壌は貧栄養状態であるという報告もある。栄養塩の循環がなければ土壌に栄養塩が流出して植物に含まれる栄養塩は徐々に減少し多様性を維持することはできないであろう。結果的に、私は種子に含まれる栄養量、そして発芽し成長した植物の栄養量、前年度から生き残っている植物の栄養量、分解されて土壌に戻った栄養量をまとめてひとつの指標とした見方をする必要がありと考える。

こうした問題に対して、筆者はこれまでに、ロッタリーモデルを基にして、植物が摂取した栄養に比例して種子生産に利用することを仮定したモデルを考えた。そして種子の発芽関数を3つのタイプの発芽関数をそれぞれ仮定したモデル [23]、植物が摂取した栄養塩に応じて種子生産を行い3つの発芽関数を考えたモデル [24] を構築し種の多様性にどのような影響を与えるかを考察した。その結果、種子の発芽率が Type I, Type II では2種までは共存するが Type III では3種が共存するという結論を得た。この結果から、種子に含まれる栄養量を厳密に仮定する重要性を見出す事ができる。

今後はこの得られた結果に今回考察した栄養量を厳密に考慮したモデルを構築することで、栄養塩リサイクル、植物の種子生産にまわす栄養量戦略の違い、種子の発芽率の違いなどの機能群が多種共存機構にどのような影響を与えるのか、それぞれの要素が別の要素にどのような効果をもたらすのかを明確に知る事ができると期待される。

参考文献

- [1] J. Agren (1988), Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus* Oecologia, **76**, 175-183.
- [2] P. Alissa and C. Keith, Pathogen-driven forest diversity, Nature.404, (2000), 278-281.
- [3] C. C. Baskin and J. M. Baskin (2001), seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, Academic press.
- [4] B. Berg and C. McClaugherty (2003), Plant Litter-Decomposition, Humans Fromation, Carbon Sequestration, Springer.
- [5] M. Burd (1994), Bateman's principle and plant reproduction: the role of polln limitation in fruit and seed set. Bot. Rev, **60**, 83-139.
- [6] P. Chesson, The stabilizing effect of a random environment. J. Math. Biology.,15, (1982), 1-36.
- [7] P. Chesson and R. R. Warner, Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive system. Am. Nat., **117**, (1981),923-943.

- [8] P. Chesson and N. Huntly, The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *Am. Nat.*, 150, (1997), 519–553.
- [9] H. N. Comins, and I. R. Noble, Dispersal, variability and transient niches: Species coexistence in a uniformly variable environment. *Am. Nat.*, 126, (1985), 706–723.
- [10] J. H. Connell, On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P.J. den Boer and G. R. Gradwell (eds.) *Dynamics of Populations*. Centre for Agricultural Publishing Documents, Wageningen, The Netherlands, 1971.
- [11] T. Daufresne and L. O. Hedin (2005), Plant depends on ecosystem nutrient cycles: Extension of the resource-ratio theory, **102**, 9212–9217.
- [12] S. Dewi and P. Chesson, The age-structured lottery model, *Theor. Popul. Biol.*, 117, (2003), 923–943.
- [13] P. Ehrlén (1991), Why do plants produce surplus flowers? A reserve-ovary model. *Am. Nat.*, **138**, 918–933 .
- [14] O. Eriksson (1987), Regulation seed-set and gender variation in the hermaphroditic plant *Potentilla anserina*, *Oikos*, **62**, 165–171.
- [15] D. L. Gorchov (1988), Effects of pollen and resources on seed number and other fitness components in *Amelanchier arborea* (Rosaceae : Maloideae), *Amer. J. Bot.* **75**, 1275–1285.
- [16] J. P. Groover (1997), *Resource competition*, Chapman and Hall.
- [17] J. S. Hatfield and R. E. Scheibling, Diffusion analysis and stationary distribution of the two-species lottery competition model. *Theor. Popul. Biol.*, 36, (1989), 251–266.
- [18] Holtsford, T. P.(1985): Non fruiting hermaphroditic flowers of *Calochortus leichtlinii* (Liliaceae) :potential reproductive functions, *Amer. J. Bot.*, 72, 1687–1694.
- [19] Huisman, J. and J. Weissing, F. (1999): Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402, 407–410.
- [20] S. P. Hubbell (2001), *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton University press.
- [21] Y. Iwasa and J. Roughgarden (1984), Shoot/root balance of plant: the optimal growth of a system with many vegetable organs, *Theor. Popul. Biology* **2**, 93– 107.
- [22] Y. Iwasa and J. Roughgarden (1985), Evolution in a metapopulation with space-limited subpopulations, *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology* **2**, 93– 107.

- [23] S. Iwata, R. Kon and Y. Takeuchi (2007), Analysis of a lottery competition model with limited nutrient availability, *Journal. bio. dyn.*, In press.
- [24] S. Iwata, R. Kon and Y. Takeuchi (2007), The periodical population dynamics of lottery models with the undeveloped seeds, In: *Mathematical Modeling of Biological Systems, Volume II.* A. Deutsch, R. Bravo de la Parra, R. de Boer, O. Diekmann, P. Jagers, E. Kisdi, M. Kretzschmar, P. Lansky and H. Metz (eds). Birkhäuser, Boston, pp.125–135
- [25] D. H. Janzen, Herviores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.*, 104, (1970), 501–528.
- [26] 菊沢 喜八郎 (1995), 植物の繁殖生態学, 蒼樹書房.
- [27] T. Kubo and Y. Iwasa (1996), Phenological pattern of tree regeneration in a model for forest species diversity, *Theor. Popul. Biol.*, 49, 90–117.
- [28] R. M. May, How many species are there on earth?, *Science*. 241, (1988), 1441–1448.
- [29] 三木 健 (2006), 生物多様性と生物間相互作用からの物質循環研究: 新しい方法論の芽生え, *日本生態学会誌*, 56, 240–251.
- [30] 宮下 直, 野田 隆史 (2003), 群集生態学, 東京大学出版会.
- [31] S. Muko and Y. Iwasa, Species coexistence by permanent spatial heterogeneity in a lottery model, *Theor. Popul. Biol.*, 57, (2000), 273–284.
- [32] S. Muko and Y. Iwasa, Incomplete mixing promotes species coexistence in a lottery model with permanent model with permanent spatial heterogeneity, *Theor. Popul. Biol.*, 64, (2003), 359–368.
- [33] 難波 利幸 (2005), 生物間相互作用と群集構造: 生態化学量論, 間接効果, そして進化, *日本生態学会誌*, 55, 446–452.
- [34] C. Neuhauser and W. Pacala, An explicitly spatial version of the Lotka-Volterra model with interspecific competition, *Ann. Appl. Probab.*, 9, (1999) 1226–1259.
- [35] E. P. odum (1983), *Basic Ecology*, CBS college publishing.
- [36] S. W. Pacala, Neighborhood models of plant population dynamics: 2. Multispecies models of annuals, *Theor. Popul. Biol.*, 29, (1986), 262–292.
- [37] S. W. Pacala, Neighborhood models of plant population dynamics: 4. Single- species and multispecies models of annuals with dormant seeds, *Am. Nat.*, 128, (1986), 859–878.
- [38] E. R. Pianka (1994), 5th ed. Harper Collins, New York.

- [39] J. Roughgarden, Y. Iwasa, and C. Baxter (1985), Demographic theory for an open population with space-limited recruitment. *Ecology* **66**, 54–67.
- [40] M. L. Stanton and R. E. Preston (1988), A qualitative model for evaluating the effects of flower attractiveness on male and female fitness in plants, *Amer. J. Bot.* **75**, 540–544.
- [41] J. W. Silvertown (1987), *Introduction to Plant Population Ecology*, Longman Scientific and Technical.
- [42] R. W. Sterner and J. J. Elser (1996), *Ecological Stoichiometry*, Princeton University Press.
- [43] S. Sutherland and L. F. Delph (1984), On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set, *Ecology*, **65**, 1093–1104.
- [44] A. Takenaka (2006), Dynamics of seedling populations and tree species coexistence in a forest: a simulation study. *Ecol. Res.* **21**, 356–363.
- [45] A. Takenaka (2005), Local coexistence of tree species and the dynamics of global distribution pattern along environmental gradient: a simulation study. *Ecol. Res.* **20**, 297–304.
- [46] Tilman, D. (1982): *Resource Competition and Community Structure*, Princeton University Press.
- [47] 堤 利夫 (1977), 陸上植物群落の物質循環 b-森林の物質循環-, 共立出版.
- [48] M. Ujiie, T. Katayose and H. Kudoh (1991): Seasonal changes of chemical components in the cones from various clones of *A. bies sachalinensis* in a seed orchard and germination test of the mature seeds, *Res. Bul.* **42**, 1, 157–182.
- [49] G. Vaughton (1991), Variation between years in pollen and nutrient limitation of fruit-set in *Banksia spinulosa*, *J. Ecol.* **78**, 389–400.
- [50] T. C. Whitmore, *Tropical rain forest of the far east*, 2nd edn, Clarendon, Oxford, 1984.
- [51] E. O. Willson, *The diversity of life*, Belknap, Cambridge, Massachusetts, 1992.