

## 資源収支モデルと熱帯雨林の一斉開花 Resource budget model and general flowering of tropical rain forests

市ノ瀬 慎一†  
Shin-ichi Ichinose

### 1. まえがき

明確な周期的季節変動のない東南アジア熱帯雨林の樹木は、一斉化開花期間のみ開花する“一斉開花型”、1年に1度以下の頻度で開花する“超年開花型”、毎年開花する“毎年開花型(及び”副年開花型“)”の三つ又は四つのフェノロジー型に分類されている[1],[2]。5年から10年の間隔で訪れる一斉開花期には、“一斉開花型”だけではなく、“超年開花型”や“毎年開花型”も多く咲いており、“一斉開花型”が特別な開花トリガーを使っているのではなく、何らかの理由で頻繁には開花を引き起こさない仕組みを備えていることを示唆している。同調開花を促す開花トリガーとなりうる有効な環境因子が限られているので、全個体が開花のスケジュールを合わせるためには、適度に稀でしかも間違えようがないシグナルが必要である。

これまで森林生態系の繁殖現象を取り扱うために導入された資源収支モデルにおいて、繁殖の各要素単位である樹木は毎年資源を貯蔵し、貯蔵量がある閾値を超えると貯蔵資源を投資することで開花・結実するものと仮定されてきた[3],[4]。本研究の目的は、単一種系の資源収支モデルを多種系に拡張することにより、東南アジア島嶼部熱帯雨林に見られる一斉開花現象のリズムを生み出す機構として、①環境ストレスに対する樹木種毎の感受性の差異、②ポリネータによる異種樹木間の結合の重要性をシミュレーション解析を通じて示すことである。

### 2. 一斉開花現象のモデル化

資源収支モデルでは、樹木は光合成により毎年獲得した資源を貯蔵する。その貯蔵量がある閾値を超えると、貯蔵資源を投資することで開花・結実を行うものとする。樹木個体*i*の*t*年における貯蔵資源の量を $S_i(t)$ 、資源のインプット量(光合成産物)を $P_S$ 、そして繁殖閾値を $L_T$ とすると、翌年の貯蔵資源量は、

$$\begin{aligned} S_i(t+1) &= S_i(t) + P_S & \text{if } S_i(t) + P_S \leq L_T \\ S_i(t+1) &= S_i(t) + P_S - (k+1)(S_i(t) + P_S - L_T) & \text{if } S_i(t) + P_S > L_T \end{aligned} \quad (1)$$

となり、資源インプット後の貯蔵資源量( $S_i(t) + P_S$ )が閾値 $L_T$ 以下であると増加し、閾値 $L_T$ を超えると繁殖に投資した量だけ減少することになる。ここで、式(1)の $k$ は繁殖後の資源枯渇の程度を表す正のパラメータであり、資源減少係数とよぶ。

資源減少係数 $k$ が小さい場合、繁殖後速やかに貯蔵資源量が閾値 $L_T$ のレベルまで回復するので、樹木は毎年一定量の種子をつけることができる。しかし、資源減少係数 $k$ が大きい場合、種子生産に多くの資源を消費するため、繁殖後の資源枯渇が生じる結果、繁殖閾値 $L_T$ まで資

源が回復するには長い時間が必要となる。従って、資源が枯渇する状況下では、樹木は繁殖できないため、資源減少係数 $k$ の増加に伴い毎年繁殖から隔年繁殖への移行が生じ、その結果、貯蔵資源量はカオス的な時間変動を示すことになる。

まずパラメータの数を減らすために、式(1)を

$$Y_i(t) = (S_i(t) + P_S - L_T) / P_S \text{ を使って書き直すと、}$$

$$\begin{aligned} Y_i(t+1) &= Y_i(t) + 1 & \text{if } Y_i \leq 0 \\ Y_i(t+1) &= -kY_i(t) + 1 & \text{if } Y_i > 0 \end{aligned} \quad (2)$$

となる(ここで、 $P_S$ は毎年一定であると想定した)。翌年の貯蔵資源量は、 $Y_i(t)$ が負であれば樹木は花を咲かせないため増加するが、 $Y_i(t)$ が正であれば繁殖によるアウトプットにより減少する。式(2)は、生産した花の全てが完全に受粉される状況をモデル化したものである。

上記のような繁殖ダイナミクスを備えた植物個体同士が互いに花粉を媒介とした花粉結合を行うことにより、植物集団内に繁殖同調が生じると考えられる。

まず、花粉不足のない簡単な状況を考える。 $W_i(t)$ を*t*年目の最初にある貯蔵物質、 $P_S(t)$ を*t*年目の夏における光合成による稼ぎ、 $R_i(t)$ を*t*年目に開花及び結実による貯蔵物質の消費を表せば、式(3)が成立する。

$$W_i(t+1) = W_i(t) + P_S(t) - R_i(t) \quad (3)$$

ここで開花量はその前年の秋における資源量で決まり、前年の冬の寒さが花芽形成に影響すると考えれば、

$$R_i(t) = F[W_i(t+1) + P_S(t-1) - R_i(t-1) - L_T(t-1)] \quad (4)$$

と表せる。開花と結実による資源消費は前年末における余裕との関係によって

$$\begin{aligned} x \leq 0 \text{ ならば } F[x] &= 0; \\ x \geq 0 \text{ ならば } F[x] &= a(R_C + 1)x \text{ とする。} \end{aligned}$$

ここで次のような置き換えを行う。

$$\begin{aligned} P_S(t) &= P_S + u_i(t), \\ L_T(t) &= L_T + v_i(t), \\ S_i(t) &= W_i(t) - P_S(t-1). \end{aligned}$$

さらに、

$$Y_i(t) = [S_i(t) + P_S + u_i(t-1) - L_T - v_i(t-1)] / P_S$$

及び

$$\eta_i(t) = [u_i(t) - v_i(t) + v_i(t-1)] / P_S$$

と置き換え(ここで $\eta_i(t)$ は環境変動を表す)、これに、森林全体で生産された花粉量に依存した受粉効率 $P_i(t)$ を組み込むと式(5)が得られる。

$$\begin{aligned} Y_i(t+1) &= Y_i(t) + 1 + \eta_i(t) & \text{if } Y_i(t) \leq 0 \\ Y_i(t+1) &= -kP_i(t)Y_i(t) + 1 + \eta_i(t) & \text{if } Y_i(t) > 0 \end{aligned} \quad (5)$$

ここで受粉効率 $P_i(t)$ は

†福岡教育大学 Fukuoka University of Education

$$P_i(t) = \left( \frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i} [Y_j(t)]_+ \right)^\gamma$$

と与えられる。もしも、 $Y$ が正であれば $[Y]_+ = Y$ 、負であれば $[Y]_+ = 0$ となる。 $N$ は集団中の植物個体数、 $\gamma$ は受粉効率の他個体への依存度を定めるパラメータである。 $\gamma$ が大きいほど受粉効率は他個体の花粉量に強く制約されることから、 $\gamma$ を花粉制約の強さとよぶ。このように花粉結合の存在と資源枯渇が同時に生じることによって、異なる樹木の繁殖ダイナミクスが互いに引き込み合う結果、樹木集団で安定した同調繁殖が継続される

熱帯雨林を3種樹木系(“一斉開花型”、“超年開花型”、“毎年開花型”)集団と見なせば、環境ストレスに対する耐性として、“一斉開花型”は強い耐性をもち、“超年開花型”は中程度とされ、“毎年開花型”は一般に、耐性は弱い。各開花型は同一の環境変数に反応しているとすれば、開花型の違いはその環境変数に反応する繁殖閾値 $L_T$ の違いによると見なされる。このような繁殖閾値 $L_T$ と開花頻度の関係をサーモスタット機構と呼ぶ[4]。

熱帯雨林は種多様性が高いため個々の樹木種の密度は極めて低いので、樹木の繁殖には送粉者(ポリネータ)の存在は欠かせないので、送粉者(ポリネータ)を通じた樹木間の結合効果をモデルに取り入れる必要がある。  
 $Y_{t+1}^{(\alpha)}(i, j) = (1-\varepsilon)f(Y_t^{(\alpha)}(i, j)) + \varepsilon/N_\beta \cdot \sum_{k, l \neq i, j} f(Y_t^{(\beta)}(k, l))$

$$\begin{aligned} f(Y_t^{(\alpha)}(i, j)) &= Y_t^{(\alpha)}(i, j) + 1 + \eta_i^{(\alpha)}(t) \\ \text{if } Y_t^{(\alpha)}(i, j) &\leq 0 \\ f(Y_t^{(\alpha)}(i, j)) &= -kP_i(t)Y_t^{(\alpha)}(i, j) + 1 + \eta_i^{(\alpha)}(t) \\ \text{if } Y_t^{(\alpha)}(i, j) &> 0 \end{aligned} \quad (6)$$

異種樹木間の相互作用は、自種( $\alpha$ )の出力値と、連結している他種( $\beta$ 種 $\neq \alpha$ 種)の出力値をブレンドするという形で行われる。これが共通の送粉者(ポリネータ)の介在によって、連結された他種樹木からの影響を受ける効果(相互同期のメカニズム)に相当する。

環境ストレスによる繁殖閾値の時間変動として、ここでは簡単のため、非一斉開花年の場合、樹木種 $\alpha$ の環境変数 $v_i^{(\alpha)}(t)$ は平均値 $\langle v_i^{(\alpha)}(t) \rangle > 0$ の正規分布とし、一斉開花年(環境ストレスあり)では、平均値 $\langle v_i^{(\alpha)}(t) \rangle = -v_0$ (一定値)の環境変数を持つと仮定する。

$$Y_i^{(\alpha)}(t) = Y_{(0)}^{(\alpha)}(t) + \delta Y_i^{(\alpha)}(t)$$

$Y_{(0)}^{(\alpha)}(t) = [S_i^{(\alpha)}(t) + P_S + u_i^{(\alpha)}(t-1) - L_T] / P_S$ と置けば、非一斉開花年の場合の $\delta Y_i^{(\alpha)}(t)$ はゼロであるが、一斉開花年では、 $\delta Y_i^{(\alpha)}(t) = v_0 / P_S$ となる。

環境ストレスに対する樹木の耐性の度合いは、一般に、繁殖閾値 $L_T$ の差異として表わせるので、簡単のため、以下の通り、“超年開花型”の繁殖閾値 $L_T^{(M)}$ を基準にして、“一斉開花型”は強環境ストレスでのみ開花するので繁殖閾値 $L_T^{(S)}$ は高く設定し、“毎年開花型”の繁殖閾値 $L_T^{(W)}$ は低く設定する。

$$\begin{aligned} L_T^{(S)} &= L_T^{(M)} + \Delta L, \\ L_T^{(W)} &= L_T^{(M)} - \Delta L. \end{aligned}$$

・ “一斉開花型”

$$Y_i^{(S)}(t) = Y_{(0)}^{(S)}(t) - \Delta L / P_S + v_0^{(S)} / P_S$$

$$Y_i^{(W)}(t) = Y_{(0)}^{(W)}(t) + \Delta L / P_S + v_0^{(W)} / P_S$$

$$Y_i^{(M)}(t) = Y_{(0)}^{(M)}(t) + v_0^{(M)} / P_S$$

(7)

### 3. 結果と考察

シミュレーションの結果は、樹木の結実度の濃淡パターンとして、図1(非一斉開花期)及び図2(一斉開花期)に示されている。解析結果によれば、“一斉開花型”、“超年開花型”及び“毎年開花型”の開花頻度は、非一斉開花年の開花率52.9%にたいして、各開花型の占める割合は、0%、26%及び27%である。他方、一斉開花年には、全体の開花率81.6%に対して、各開花型は、各々、18%、31%及び33%となっている。このシミュレーション結果より、“一斉開花型”が一斉開花年にのみ開花していることがわかる。一斉開花現象が発生するためには、従来の資源収支モデルにサーモスタット機構及び異種樹木間のポリネータによる結合効果を組み込むことの必要性を示している。さらに、環境変数(乾燥や低温が複合的に引き起こす植物のストレス)のもたらすトリガー強度の差異によって、非一斉開花年から一斉開花年までの開花規模の違いが現れ、一斉開花が非一斉開花年の開花の延長であることを示唆している。

一斉開花直前(999ステップ)

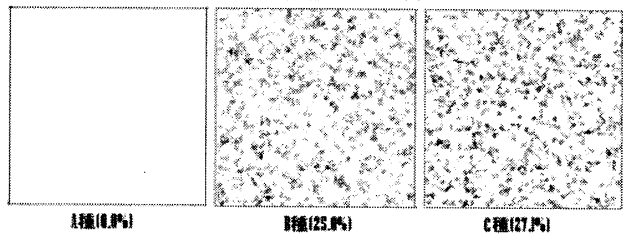


図1 非同調状態

同調現象(一斉開花時)開ステップ

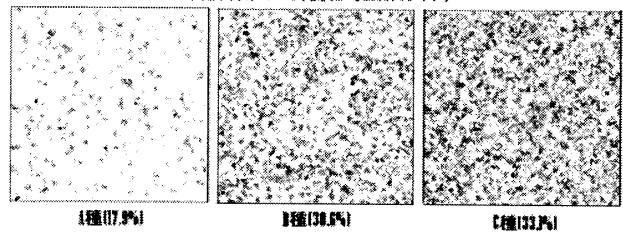


図2 同調状態(一斉化開花)の出現

#### 参考文献

- [1] Sakai, S., Mosose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A.A., Nakashizuka, T. & Inoue, T., "Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia", American Journal of Botany 86, 1414-1436 (1999).
- [2] Yasuda, M., Matsumoto, J., Osada, N., Ichikawa, S., Kachi, N., Tani, M., Okuda, T., Furukawa, A., Nika, R. & Manokaran, N., "The mechanism of general flowering in Dipterocarpaceae in the Malay Peninsula", Journal of Tropical Ecology 15, 437-449 (1999).
- [3] Isagi, K., Sugimura, K., Sumida, A. & Ito, H., "How does masting happen and synchronize?", J.theor.Biol. 187, 231-239 (1997).
- [4] Satake, A., Iwasa, Y., "Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos", J.theor.Biol. 203, 63-84, (2000).