

PLANTS IN CHANGING ENVIRONMENTS

Linking physiological, population, and community ecology

(F.A. Bazzaz, 1996, Cambridge University Press)

第 2 章 Plant strategies, models, and successional change: a resource-response perspective

この章の講釈：久保拓弥 kubo@ees.hokudai.ac.jp

/* 久保独白↪ これはわーぷろなどではなく L^AT_EX 2_εによる組版 */

Strategies and models

paragraph #1 生理学と個体群動態の両面から植物の戦略と遷移を解明する

これらふたつのアプローチは以下のように異なっている。

- 生理生態学的アプローチが重視するもの: 環境への植物の適応の機構。個体間で共通するもの。「同種」少数個体。分散より平均値。資源利用性 (availability) が向上すると個体としての活性が改善されると推定.....
- 個体群生態学的アプローチが重視するもの: 自然淘汰が働くような個体間の違い。平均値より分散。資源利用性が向上すると早めの競争 集団サイズ減少.....

遷移している場所での植物の挙動を解明するにはこれら個体と集団の見地から研究しなければならない。

paragraph #2 この本でいう「植物の戦略」とは(植物が住み場所で遭遇するであろう)環境の諸要素への応答のパターン — 進化的に決まる

他にもいろいろな呼ばれかたするわけだが、このあたりを一般化して遷移の予測なんかをやりたいんだけど、植物がいろいろといるんでなかなかそううまくいかない。

paragraph #3 植物の生活史解明の試み — まず r - K 連続体生活史戦略から

MacArthur & Wilson (1967) が言いだしたことなんだが.....

- r -strategist: 遷移初期? 短命で集団の成長速度速い。密度依存。
- K -strategist: 遷移後期? 長命で高い集団平衡密度を維持する。

しかし実際にはどんな集団でも攪乱をうけて壊れるので長持ちしないし、植物はモジュール構造なんでこういうのがあてはまらない。/* 久保独白↪ このへん説明とびまくり */

paragraph #4 Grime (1977) の C-S-R 戦略マッピング

植物には三つの攪乱応答があると考えた..... (Fig. 2.1)

- competitor (C): 攪乱もストレスもない状況で増える。
- stress tolerant (S): ストレス (高密度とか) 耐性ある植物種。
- rudeler (R): 攪乱耐性・適応がある。

/* 久保独白↪ 問 — 手ぬきな Fig. 2.1 に C-S-R をかきこめ */ 植物生態学者はなんとなくこういうことを考えてはいるんだけど、この三角形そのものはあまり使われていない。

paragraph #5 Tilman (1982, 1986) の 資源比への着目

とくに光-窒素・窒素低・光強 窒素高・光弱の場所になると考えた。/* 久保独白↪ ホントか? */ で貧栄養な状態から始まる遷移に関してはあてはまるらしい。このモデルでは資源要求量に関してトレードオフを仮定している。これと Grime のハナシと競合的というより相補的になってるんでは。

paragraph #6 Lotka-Volterra モデルによる遷移

いろいろといちゃもんつけられつつ使われている。個体数ではなくバイオマスで定式化。なんとなくあてはまってるかのような遷移モデルも作れるし、ということで。/* 久保独白↪ うーむ */

paragraph #7 樹木個体ベースモデルの登場 — JABOWA と FORET

Huston & Smith (1987) では樹木の個体ベースモデルつかって生活史形質間のトレードオフが遷移をもたらすとした。彼らは上のような数式モデルは機構論的というより現象論的な気がしたんで JABOWA/FORET モデルを改造したものを使って Fig. 2.2 のような計算結果を出した。個体間相互作用と非平衡の強調。/* 久保独白↪ そしてその他同類あれこれ略 */

paragraph #8 Pacala たち (1993) の SORTIE — 空間構造と機構論指向

JABOWA/FORET のたぐいとの違いは— 空間構造が明瞭に入っていて、観測値からの生活史パラメーターの特定する手法を重視している。/* 久保独白↪ このへん予備知識ない読者のわかるハナシなのか? */

paragraph #9 しかしこういった複雑なモデルによる解析は難しい

単純モデルと複雑モデルどっちがいいのか..... /* 久保独白↪ まーたいいかげんなハナシばかりなので略 */

paragraph #10 植物群集の平衡観から非平衡観へ

例をあげて.....放射性同位体つかって資源分配を調べる..... /* 久保独白↪ とにかく非平衡、と言いたいだけのようで */

Resources, controllers, and signals

paragraph #1 攪乱は資源利用性の様式を変える — 利用できる資源の量とタイミングが重要

で、攪乱があると植物がわのふるまいも変わってくる。.....生理学的アプローチでは長寿植物の幼生段階の成長だけを進化の帰結として調べていて、そのへんは問題だ (成体も似たようなものだと仮定している)。ということで資源利用性のパターンは無視できない。

paragraph #2 環境 = 資源 + controller + 資源かつ controller

資源 (消費されるもの・栄養塩類・水・光など) と controller (消費されなくて挙動に影響与えるもの・温度とか)たとえば光などは両方の役割りをもつ (光合成 + 波長による周辺情報)。植物からすると、たとえば貧栄養な環境はホントにそうなのか周りに競争者がいるからそうなっているのかわからない (で、同じように反応する)。

paragraph #3 ホントの利用可能 (available) な資源量とその帰結を測るのは難しい

植物の成長・繁殖に必要な資源を実験的に測定するのは難しくないけど、実際に利用可能な資源量とその帰結を測るのは難しい。とくに集団状態では、植物はいろいろな資源を独立にあちこちに分配できるので、資源配分の共通の通貨として炭素に換算してコストなどを計算することが多い。

Resource congruence, capture, and capacitance

paragraph #1 資源の利用可能性はスケールによって異なる

公理的には植物は時・場所で異なる環境にいる。個体は生涯を通じていろいろな環境 (どれも影響ありそう) にさらされるわけで.....たとえば攪乱後のパッチは湿潤 乾燥と変化するけど、栄養塩類の利用可能性はそれほど変わらない。しかし洪水で硝酸塩が流されると貧栄養になるけど、乾燥 中間的な状態となる。/* 久保独白~ なんの例のつもりだこれは */ 攪乱後の資源利用可能性はいろいろな時間・空間スケールで評価しないとイケない。

paragraph #2 資源利用, congruence そして capacitance の見地から植物 環境相互作用を調べる

植物はいつも必要な適量の資源が利用可能になるわけではない。

- resource congruence: ある瞬間の資源の利用可能量。明るく・乾燥した昼どきに光合成量があがらないのは光と水の incongruency。
- resource capacitance: 十分な資源があるときの植物の資源を獲得してためこむ能力。草本における成長初期の窒素の「食いだめ」とか。

capacitance は予測不能な環境で重要になる．利用可能量，congruence，capacitance を区別しないといけない．

Effect and response: reciprocity and asymmetry

paragraph #1 問: 遷移における位置の異なる植物たちは居住地内の資源利用性の変動パターンにどう応答しているのか?

複数の植物が変動環境下で資源の取り合いをやっているので環境を通じて近隣個体に影響 (effect) と応答 (response) がある．個体ごとにサイズなんかが違うんで他個体への影響は相互的 (reciprocity) かつ非対称的 (asymmetry) である． /* 久保独白↪ なんでもわざわざ reciprocity とか言ってるんだ? */ こういう相互作用のある状況のもとで進化の帰結として得られた生活史形質がどうなっているのか，上のような問が fundamental なものになる．

paragraph #2 Bazzaz たちの相補的研究アプローチ

Bazzaz たちはあれこれ手を出してるんだけど Fig. 2.3 に示してるようにこれらが相補的であると信じている．で，生理・個体群・群集といったよくある生態学の分類にあわない． /* 久保独白↪ これもなんべん繰り返してるんだか */

Allocation of captured resources by plants

paragraph #1 植物の資源配分の最適化と欠乏資源の補償機構

/* 久保独白↪ 進化がどうのこうの言ってるんだが，ともかく */ 植物は限られた資源を最適に配分してるべきなんだが，何かが足りないという状況もよくある．で，ここではそれを補償するハナシを紹介したい．

paragraph #2 地下・地上への資源配分

植物の資源配分 地上・地下・貯蔵・繁殖・防御，など．で，このやりかたは時間・場所で変わる (そのため植物のカタチもさまざまになる)．遷移初期では環境変動が激しいんで配分可塑性の高い植物種が選ばれるだろう． /* 久保独白↪ ちゃんと調べたのか? */

paragraph #3 資源配分の理論

.....はいろんな連中が経済学から借り物競争やって発展してきた．ハナシがややこしいのは，植物の場合は「構造の使いまわし」ができてしまうところにある．Fig. 2.4 にあるようにさまざまなパーツが繁殖に寄与してると考えられる． /* 久保独白↪ このあとの怪しげな進化計算は略..... Bazzaz はこういう立場ではなさそう */

paragraph #4 繁殖への資源投資 (RA) を分類してみる

繁殖への分配 (reproductive allocation, RA) は繁殖器官に使われたバイオマスや窒素の最終的な割合である。/* 久保独白↪ なんでもいきなり割算指標もちだすのかねえ.....矛盾だ */ 繁殖への努力 (reproductive effort, RE) はもう少し測りづらくて、資源だけでなくエネルギーも考慮するからだ。とはいえ RA の測定もじつは難しく、いつサンプルしたかで値が変わる.....いろいろあるんで三つほど RA を定義しておきたい。

- standing RA: ある時点での。
- short-term RA: ある短期間の。
- lifetime RA: 生涯を通じての。

paragraph #5 繁殖努力 (RE) を推定してみる

RE は何もかもコミなのでさらにややこしい ($RA \subset RE$)。栄養器官と繁殖器官は構造を共有しているし多くの種では繁殖器官も光合成するから。遷移初期の一年草オオブタクサ (*Ambrosia trifida*) では開花個体で必要とされている炭水化物のうち測定で花・果実での光合成 (*in situ* photosynthesis) の寄与がそれぞれ 41%・57% あった..... 葉っぱ不要 (Bazzaz and Carlson 1979)。イチゴ (*Fragaria*) では 9% 炭素コストまかなう (Jurik 1985)。このへんは遷移段階と関係なさそう。サトウカエデ (*Acer saccharum*) で 33.2%、アパラチアンオーク (*Quercus macrocarpa*) で 2.3%、遷移中期のアメリカハナノキ (*Acer rubrum*) もサトウカエデと同じような値だった。繁殖中の葉での光合成加速もあって、シバムギ (*Agropyron repens*) では 64% も増大していた (Reekie and Bazzaz 1987a)。これらから RE はゼロあるいは負になることすらある (Fig. 2.5)。

paragraph #6 RE と生活史戦略

RE と RA が同義語でないのは明らかであるが.....RE は栄養器官から繁殖への資源投資であると同時に、繁殖によって栄養器官のバイオマスがどう変わってるかも考えねばならない (Reekie and Bazzaz 1987a, b)。このあたりを一義的にとらえるために、生活史上のある時点での RE が生涯をつうじての RE とどう関係しているか明らかにしないとイケない。このあたり、現在の投資と将来の投資のあいだのトレードオフはどうなっているのか (最初に繁殖するとあとで少なくなるのか) といったまったく個体群生態学的な問題を考えないとイケない。/* 久保独白↪ で、例がずらずらと */ スズメノカタビラ (*Poa annua*) では繁殖価に関して前の年との強い負の相関があった (Law 1979) /* 久保独白↪ なんでも genetic correlation? */ タデ科の *Polygonum arenastrum* では最初に繁殖するものと後に繁殖するものあいだに負の遺伝的な相関があり (Geber 1990) /* 久保独白↪ 似たような研究その他 */

paragraph #7 繁殖スケジュールに手を加える有利さ

Fig. 2.6 にあるように、よく攪乱される場所にいるセイヨウオオバコ (*Plantago major*) はサイズの小さいときに繁殖を始め、しかも繁殖にまわす資源が多い。それに対して安定した環境にいる *Plantago rugelii* はサイズ大・繁殖比小である (Reekie and Bazzaz 1992)。/* 久保独白↪ この図では比較不能では */

paragraph #8 炭素以外の資源では.....

窒素なんかは炭素に比べて植物種ごとに変移する (Fig. 2.7) . ピロードモウズイカ (*Verbascum thaspus*) だと RA は 40% ぐらいなのに他の資源は 5-60% と変動した (Abrahamson and Caswell 1982) . /* 久保独白↪ なんで? */

Plants respond to a multitude of resources

paragraph #1 複数種類資源への応答

環境ってのは多面的で複雑なものなのに、単一の環境条件への応答のみが強調されることが多い。たとえば生理学では資源制約がある状況への適応は中心的な問題のひとつとされてる。しかしながら、近ごろは植物は資源制約をうけないような取り込み速度の調整してるとわかってきている (see Chapin *et al.* 1987) . /* 久保独白↪ 複雑性 (当時はハヤリだったんだらう) を強調したり「これは重要だ」とかいうのを繰り返えしたり */

paragraph #2 複数種類資源についてはまだ何もわかっていない

多くの研究では植物のバイオマスが種子生産と相関していて、これが個体群動態を決めていると考えている。けどハナシはやはりそう簡単ではなく、たとえば繁殖最小サイズは何で決まっているのか、というような研究はテイをなしはじめたばかりだ (see Bazzaz and Ackerly 1992) . 複数資源の制約、単一・複数資源追加への応答、成長と繁殖をわけてみせるという研究は..... /* 久保独白↪ 以下同文 */

Mechanistic complexity and simple scaling

paragraph #1 単純化と複雑化のはざま

遷移を研究する方法論に関して、単純な問題に還元してしまう方法 (結果がわかりやすく論文になりやすい)、それからシステム全体をとらえようとする複雑な方法 (結果がややこしくデータ解析もたいへんで論文になりにくい) の両面がとられている。/* 久保独白↪ どちらも抽象的に説明されてるだけ.....で Bazzaz としては後者の立場をとりたいようだが */

paragraph #2 環境と植物の応答の間の相関を見る — 光強度, 二酸化炭素濃度

どうやってこういう (前のパラグラフでいう) ややこしいシステムを説明するか? 環境と植物の応答の間の相関を調べればよい。たとえば Fig. 2.8 に示されているように、光合成有効放射 (photosynthetically active radiation, PAR) と一次生産力の関係を表わしている。あるいは Fig. 2.9 のように多くのギャップでは光量子量と気温の間に相関がある。/* 久保独白↪ なにを説明してるつもりだ? */ りもせんて使われる標準化植生指数 (normalized difference vegetation index, NVDI) とか多用されてる葉面積指数 (LAI) とか近ごろでは野外開空チェンバーなんかで CO₂ 測ったりす

るから開放系大気 CO₂ 曝露 (free air carbon dioxide exposure, FACE) とか..... /* 久保独白↪ まずはまずヘンだ */ Fig. 2.10 で示しているように森林での CO₂ 上昇の影響みるために、年令による規格化係数 (α) 場所による規格化係数 (Γ) それから CO₂ レヴェル規格化係数 (β) で森林の応答を予測しようとしている (1996 年時点では unpublished) . /* 久保独白↪ まじめに説明する気はないようだ */

paragraph #3 一年草の競争力, その密度依存性

このへんのハナシは一年草でも同様で、近隣個体と資源のとりあいをやっていて grazing なんかで隣がいなくなると資源の利用性がおおきく変わる。混んでる集団ではサイズ構造に序列が生じて成長・繁殖に影響あたえるんだけど、これは遺伝的な違いがなくても環境条件だけでそうなる (第7章) . Fig. 2.11 で示しているようになんとかタデ (*Polygonum pensylvanicum*) の実験個体群では、個体ごとの成長・低密度集団・高密度集団で遺伝子型による序列の転換が生じている (Thomas and Bazzaz 1993) .

paragraph #4 複雑性 (complexity)

というふうにややこしいので..... /* 久保独白↪ 以下同文なので略 */

Resources and responses: a phytocentric view of community dynamics

paragraph #1 植物は誰とどのように競争しているか, その勝ち負けは.....

/* 久保独白↪ 植物を中心にすえた見方 (phytocentric view) とはこういうものであるらしい */ 遷移だの生態系修復は植物個体のサイズだの何だのといった変数で測られることが多い (とくに種子数は最終段階の収支決算といえる) . 変動してる環境のもとでは、たとえば遷移後期の植物だと、遷移初期・後期の幼生・成体の両方と競争があって、樹木なんかだと幼生のころは草本と競争してる . /* 久保独白↪ 何のハナシなんだ? */ 遷移してる場所とはこういうさまざまな競争があって、個体間での競争に勝ち負けは決められてるんだけど、それと遷移の上での勝ち負けとはまた別のものである— ある一年の成長シーズンは一年草のものになったり、50 年間は遷移後期の樹木がとるかもしれない .

paragraph #2 この章のまとめの параграф

攪乱による微環境の資源利用性の変化 生理レヴェルにおける資源獲得の問題 個体内における資源の使われ方 環境を介した個体間の相互作用 遷移 . さらにスケール間で相互的 (つまりいたりきたり) である, と . /* 久保独白↪ というのが Bazzaz の見取り図 */