

## Shade-effectのある植物個体群の Size 分布

京大・理・生物物理 高田 壮則  
巖佐 庸

### 1. はじめに

「植物個体がどのように成長するのか」という、極めて基本的な疑問に対して包括的な結論が出されたのは、二十数年も前のことである。1953年から1956年までの間になされた大阪市大の吉良・篠崎らの仕事は、“同種同齢の個体群の平均個体重は、

$$\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = \lambda \left( 1 - \frac{W}{W_{max}} \right) \quad (1)$$

( $\lambda$ ; 成長係数)

という方程式に従う。”という結論を出した。この仕事によって、平均個体重の時間変化がシンプルな方程式で書き表わされたのである。

次に生じる疑問は、「サイズ分布がどのような変化をする

のか」ということである。すなわち、「それぞれの個体が、  
個体間相互作用のもとで、どのような成長をするのか」とい  
う疑問である。個体群全体の成長のより詳細な構造を探る為  
には、サイズ分布の時間的变化を調べなければならぬ。

1956年、小山・吉良によってその報告が為された。そ  
こでは、次の3点が強調された。

- ① 個体重の分布は、初期には正規分布であるが、成長  
と共にL-shape（右に尾を引いている形）の分布  
になる。
- ② 栽植密度が高いほど、L-shape が早い時期に現わ  
れる。
- ③ 高さの分布はほぼ正規形を保ったままである。

個体群の平均個体重が(1)式に従うにも関わらず、モード  
は大きく異なり、しかも個体重の小さい個体は多く、個体重  
の大きい個体は少ないという現象は非常に興味深いものに思  
われる。栽植密度が高いほど、L-shape が早く現われると  
いう事実から、L-shapeの分布と栽植密度の間には密接な関  
係があるであろう。Harper (1967) は彼の論文、"A  
Darwinian Approach To Plant Ecology"の中で、この現象に  
触れ、Density Stressという言葉で若干の説明を試みてい  
る。ここでいう"Density Stress"とは、広い意味での密

度効果のことである。

さて、上記の①～③の現象を包括的に説明しうる数理モデルを作る為に、植物の Weight 分布が決定される成長の構造を考えてみよう。図1はその構造をシエマにしたものである。

この図に示されるように、Weight 分布が決定される主要因は、大きく言えば次の3つであると考えられる。すなわち、再生産率、成

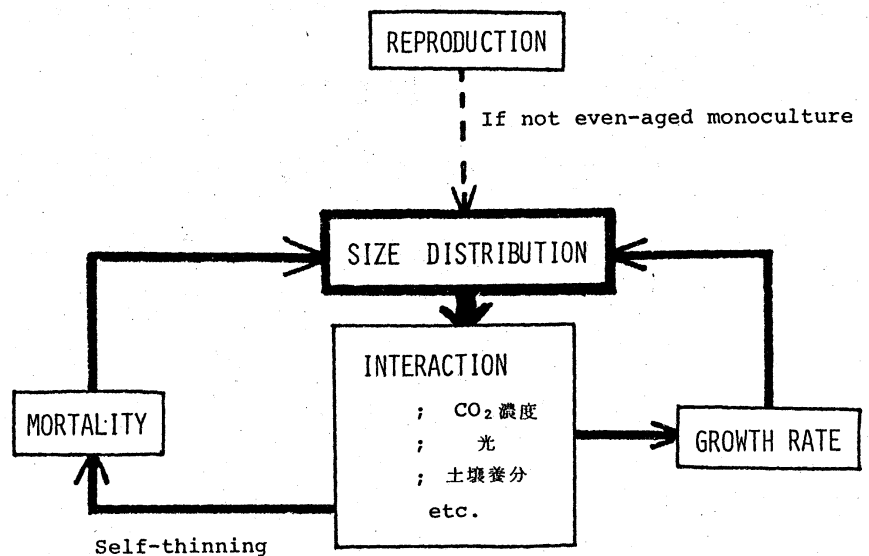


Fig. 1

長速度、死亡率の3つである。ここでは同種同齢の個体群をあつかうので、この3つの要因のうち再生産率を無視して考えることにしよう。残りの二要因は、植物の成長の為に必要な光環境・二酸化炭素濃度・土壤養分の量などの複合された効果によって、決定される。

その中でも、植物の成長に大きく影響を与えるであろう光環境に着目して考えてみよう。

もしもある個体のまわりに自分よりも大きい個体が多いならば、その個体は光を十分に利用することができず、その結果、成長速度は減少すると考えられる。つまり、光環境は自分の周囲に存在する個体の Height 分布に依存し、その光環境が成長速度を決定すると考えられる。図1での太い矢印でその効果 (Shade-effect) を示している。

上で論じたように、ここでは、「Shade-effect (小さい個体は大きい個体の影になる) が植物の成長速度を決定する大きい要因である」との仮定のもとで、そのような場合の Weight 分布の時間変化を解析した結果を報告する。

## 2. モデル

### (i) Von Forester 方程式

基本方程式として、サイズ分布の時間変化を記述している次の偏微分方程式を用いることにする。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial W} (v \cdot n) - M n \quad (2)$$

ここで  $W$  は個体重、 $n \equiv n(W, t)$  は頻度、 $v \equiv \frac{dW}{dt}$  は成長速度、 $M \equiv M(x, t)$  は一個体あたりの死亡率である。この方程式の理論的基礎については、いくつかの論文が提出されており (Oldfield (1966), Trucco (1965)),

Shinko & Streifer (1967), また実際にこの方程式を用いて植物個体群のサイズ動態を解析した例が報告されている (Nagano (1978))。

図2によって、この方程式のもつ意味をわかりやすく示した。式(2)は、ある時刻 $t$ に図2

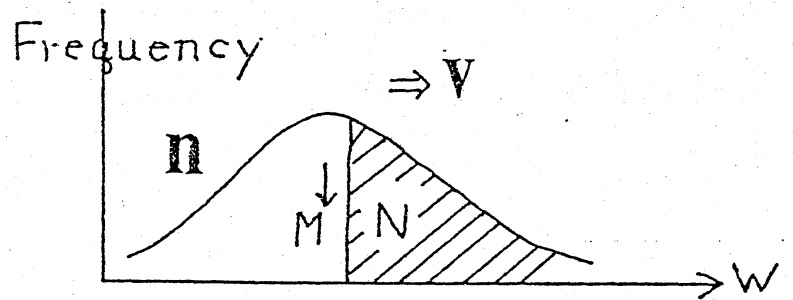


Fig. 2

のような Weight 分布をしている個体群が成長速度 $v$ , 死亡率 $M$ で変化していく様子を表現している。この方程式は Von Forester 方程式と呼ばれている。式(2)からわかるように、 $v$ 及び $M$ が決まればこの方程式の解、 $n(W, t)$ を求めることができる。

### (ii) Shade-effect の表現

さて、前章の終わりで述べたように、成長速度にたいする Shade-effect の影響を表現するために次のような量、 $N$ を導入する。

$$N = \int_w^{\infty} n(w', t) dw' \quad (3)$$

この量は、自分よりも大きい個体重をもった個体の総数を意味し、図2において斜線の入った部分の面積にあたる。(付録 1)

成長速度に対する Shade-effect の影響を仮定したことから、

$$v \equiv v(w, N) \quad (4)$$

であり、しかもこの $v$ は次の条件を満足しなければならないことがわかる。

$$\frac{\partial v}{\partial N} < 0 \quad (5)$$

この条件は、 $N$ が大きいほど (Shade に寄与する個体が多いほど) 成長速度が減少することを表わしている。この Shade-effect が一方的な相互作用 (one-sided interaction) であることに注意してほしい。当然ながらこの $N$ を導入する際に、「平均化の仮定」が持ちこまれている。自分が Shade-effect を受けるような近傍に存在する個体の Weight 分布は、個体群全体の Weight 分布にほぼ比例している、という仮定である。

### (iii) モデルの特質

成長速度関数 $v$ が $N$ と $W$ の関数になっているというこのモ

デルはどのような意味をもっているのだろうか。(図3)

$$v \equiv v(W, T)$$

$$v \equiv v(W, N)$$

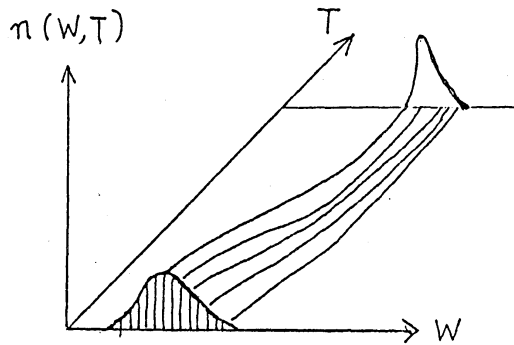


Fig 3-1

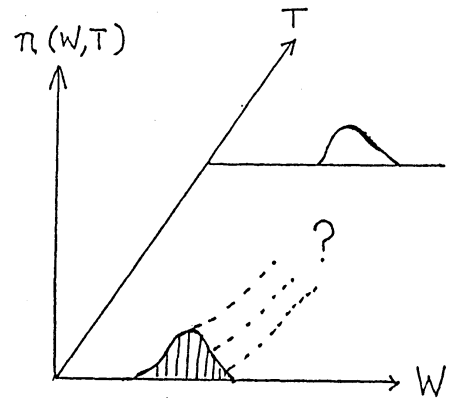


Fig 3-2

ひが  $W$  と  $T$  の関数である場合(図3-1)には、 $W-T$  平面の上に

$$\frac{dW}{dT} = v(w, t) \quad (6)$$

の解曲線を無数に引くことができる。初期分布  $n(W, 0)$  を与えると、 $n(W_0, 0) \times dW(W_0)$  個の個体が、 $W_0$  の初期値をもつ(6)式の解曲線上を走っていく。  $dW(W_0)$  の幅をもった高さ  $n(W_0, 0)$  の細い板の集合がそれぞれの解曲線上を走り、最終的にどのような分布になるのかを決定するわけである。

一方、ひが  $W$  と  $N$  の関数である場合(図3-2)には、あ

る時刻の分布  $n(W, t)$  によって決定された  $N(W, t)$  がその時刻での  $v(W, N)$  を決め、その  $v$  によって決定された  $n(W, t + \Delta t)$  が  $N(W, t + \Delta t)$  を定め、 $(t + \Delta t)$  秒後の  $v$  (成長速度) を決定することになる。成長速度がその時刻での分布の影響を受けるようになっていっているわけである。(付録 2)

#### (iv) 成長速度の替定

今回の解析では具体的な成長速度関数として次のようなものを考えた。

$$v(W, N) = rW \left( 1 - \frac{W}{K(N)} \right) \quad (7)$$

ここで  $r$  は成長係数,  $K$  は  $N$  の関数である。(5) の条件から

$$\frac{dK(N)}{dN} > 0 \quad 0 \leq N < \infty \quad (8)$$

という条件が  $K(N)$  に要請される。また、式の形から当然要求されるように、

$$K(N) > 0 \quad 0 \leq N < \infty \quad (9)$$

でなければならぬ。



(8), (9) の条件を満たしている最も Simple な関数は.

$$K(N) = \frac{K_0}{1 + AN} \quad (10)$$

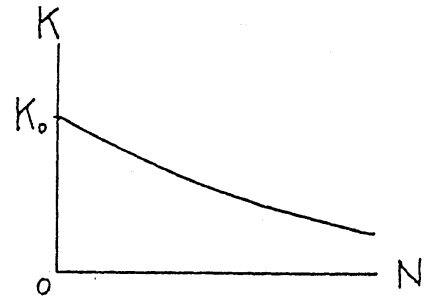


Fig. 4

である。(図4)

ここで  $A$  は「Shade-effect 係数」と名付けられる正の定数で、個体群の栽植密度に依存する個体群の統計的指標である。 $A$  が大きいほど Shade-effect が大きく、 $A$  が小さい程 Shade-effect が小さい。

$v(W, N)$  が定まったところで (2) の式を再掲しよう。

$$(11) \begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t} = - \frac{\partial \{v(W, N) \cdot n(W, t)\}}{\partial W} - M(W, t) \cdot n(W, t) \\ v(W, N) = rW \left\{ 1 - \frac{W(1+AN)}{K_0} \right\} \end{cases}$$

この方程式に従う  $n(W, t)$  の時間変化を解析した結果を次章で報告しよう。

### 3. 結果

#### (i) 定常解

(11) 式を解析するわけであるが、簡単のために  $M = 0$  として考える。(\*)

$$\tau = \tau, \sigma(W, \tau) = \int^W \frac{dW'}{v(W', N)}$$

とおき、新たな変数  $\tau, \sigma$  を考えると、 $n(W, \tau)$  を Implicit に求めることができるが生物学的な意味を見出すことは難しい。更に  $n(W, \tau)$  の形の変化を調べることも難しい。

そこで定常解だけを求めることにしよう。 $\tau = \infty$  で  $v = 0$  なる解を求めると、

$$n(W, \infty) = \frac{K_0}{AW^2} \quad (12)$$

が得られる。(付録 3)

この関数は図 5 の点線に示されるような関数であるが、個体の総数が有限個であること、また個体重の上限値  $K_0$  が存在することから実線で示したような台形の分布になるであろう。

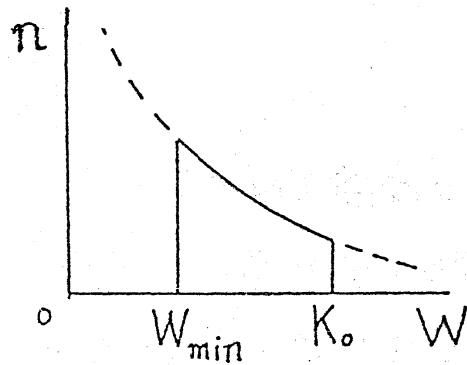


Fig. 5

(\*)  $M$  が非常に大きい場合を除けば、Weight 分布の形の変化に寄与する  $M$  の効果は非常に小さい。

この定常解を利用して実験データから、Shade-effect係数、 $A$ を算出することができる。一つは総個体数 $N_0$ 、個体重の下限值 $W_{min}$ 、および上限値 $k_0$ を利用する方法である。

$$A = \frac{k_0}{N_0} \left( \frac{1}{W_{min}} - \frac{1}{k_0} \right) \quad (13)$$

またもう一つの方法は、 $k_0$ 、 $N_0$ 、および平均個体重 $\bar{w}$ を利用するものである。(付録4)

$$\frac{\bar{w} N_0}{k_0} A = \ln(AN_0 + 1) \quad (14)$$

これらの方法で求められた $A$ によって個体群の混み具合を調べることができる。

### (ii) 遷移解

上の議論で解析的に定常解を求めることができたが、遷移解の様子はわからなかった。 $A$ の3つの数値について数値解析を行った結果を図6に示す。どの場

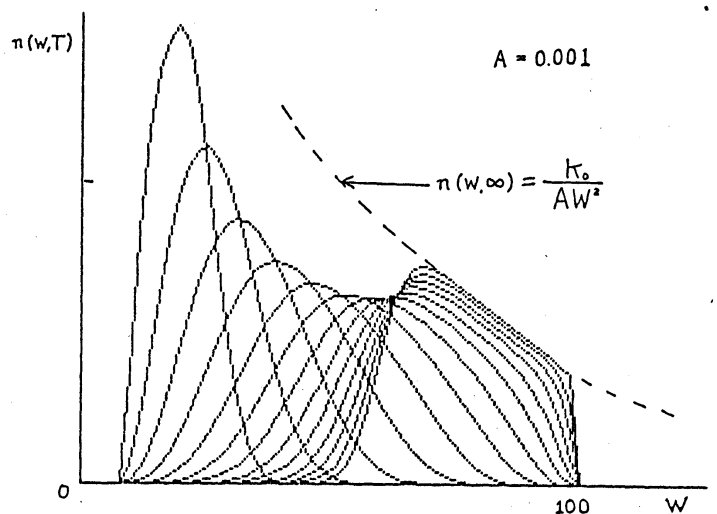


Fig 6-1

合も、 $r=1.0$ ,  $K_0=100.0$ ,  $\Delta T=0.4$ ,  $\Delta W=2.0$  で計算してある。一番左の初期分布から始めて、時間と共に右の分布へと変化していく。じゅうぶん長い時間を経ると、

(12)式で表わされる破線にそった定常分布となる。図6-1は  $A=0.001$  の場合、

図6-2, 3はそれぞれ  $A=0.003$ ,  $0.005$  の場合の数値解析の結果である。 $A=0.001$

の時は、ほぼ bell-shape の分布に到達するが、 $A=0.003$ ,  $0.005$  と shade-effect が強くなるにつれて、L-shape の分布となっている。また、 $A$  が大きいほど(栽植密度が高いほど)、L-shape の現われる時期が早くなっている。

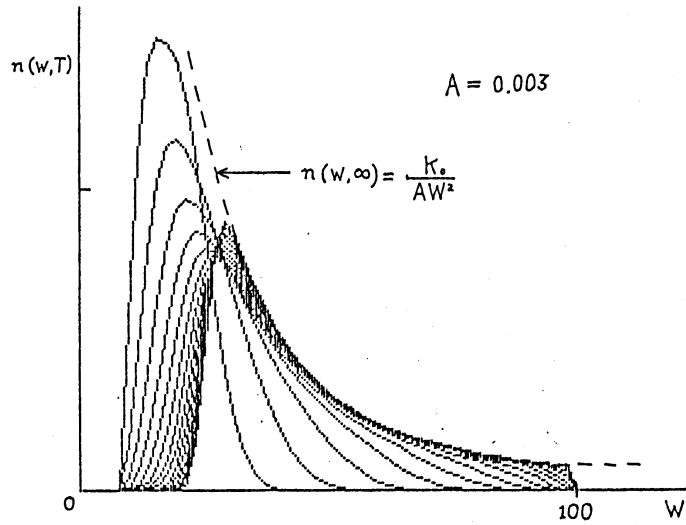


Fig 6-2

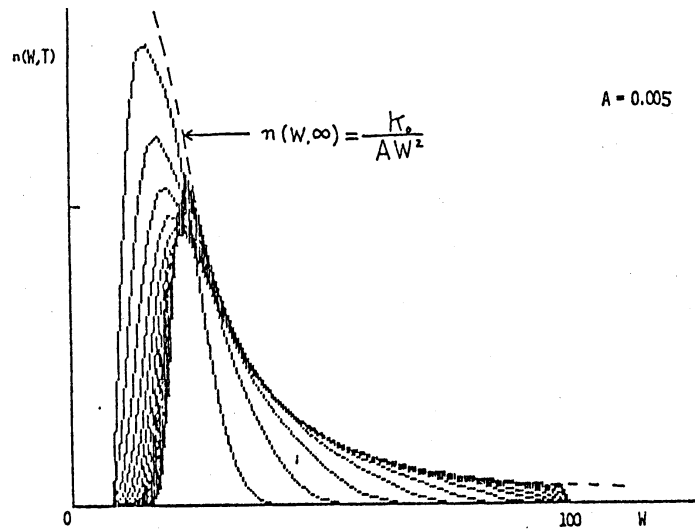


Fig 6-3

#### 4. 最後に

高等植物の成長過程は様々な要因に支配されているであろう。例えば、個体間の相互作用、土壌養分、日長、気温等である。同じ季節に同じ環境条件のもとで栽植密度だけを変えて、同種同齡の個体群の成長を調べるならば、その実験はその個体群の密度効果(個体間相互作用)を観察していることになる。そのように考えると、Shinozaki & Hira のロジック成長則は、個体間相互作用の指標として平均個体重を用いた結果であると言えよう。この法則は、植物の成長がシグモイド形をしているというのと、栽植密度に依存して平均個体重の上限値が異なることを示唆しているわけである。ひき続いて Koyama & Hira によって個体群の成長構造をさらに詳しく知るために、Weight 分布の観察がなされた。その報告を受けて Harper は広い意味で「Density stress」という概念を用いて「L-shape」を説明したのである。

このモデルでは「Density stress」の実体を Shade-effect というきわめて簡単な効果に置き換えて、「L-shape」を説明しようとした。数値計算および解析の結果、次の3点が明らかになった。

- ① 仮定したひのもとで、Shade-effect が強い時に

は、最終の Weight 分布は L-shape になる。

② Shade-effect が大きいほど早い時期に L-shape が現われ、定常分布はきつり L-shape になる。

③ Size 分布の形に対する死亡率の影響は小さい。

③の結論は経験的に得られたものである。

この結果、きわめて簡単でも、ともうしい成長速度関数の中に Shade-effect を表現する項をいれることによって、L-shape をもつサイズ分布を導き出すことができた。光環境という resource を媒介として個体間の相互作用がある場合、相互作用は shade-effect という一方的な性質を持つ。このような相互作用を持つ個体群の分布は一般に L-shape となるであろう。自然界にはこれと似たような現象が数多く見られることであろう。すなわち、強者の個体数は少なく、弱者の個体数は多い、という階級構造を結果として生ぜしめるような現象である。

最後になったが、この二年間の研究生活で私を暖かく見守り、様々な助言と示唆に富んだ議論をしてくれた寺本研究室の皆様には心からの感謝の意を表明したい。

## BIBLIOGRAPHY

- E.Trucco(1965) 285-304;vol 27 : Bulletin of Mathematical  
Biophysics.  
449-471;vol 27 : Bulletin of Mathematical  
Biophysics.
- D.G.Oldfield(1966) 545-554,555-566,567-574,575-584;  
vol 28 ; Bulletin of Mathematical Biophysics.
- Sinko & Streifer(1967) 910-918; vol 48 : Ecology
- A.L.Koch(1969) 251-268;vol 23 : J.Theore.Biol.
- K.Hozumi(1977) 165-179; vol 90 : Bot.Mag.Tokyo .
- Mohleer,Marks & Sprugel(1978) 599-614;vol 66 :  
J.of Ecology
- M.Nagano(1978) 21-32;vol 18 : JIBP.Synthesis.
- J.White(1981) 475-500;vol 89 : J.Theore.Biol .
- Shinozaki & Kira(1956) 35-72; Ser D7 : Jour.Inst.Polytech.  
Osaka.City.Univ.
- Koyama & Kira(1956) 73-94; Ser D7 : Jour.Inst.Polytech.Osaka  
City.Univ.
- J.L.Harper (1967) 247-270; vol.55 : J.of. Ecology.
- 穂積和夫 (1973) 植物の相互作用、生態学講座第12巻 ・共立出版
- 野木・矢島共著 (1977) 発展方程式の数値解析 岩波書店
- W.F.Ames (1965) Nonlinear partial differential equation  
in engineering,,Academic Press;New York
- Y.Iwasa (1980) Size distribution in abiological population  
; A theoretical analysis,,Reported in the 21st SIL  
congress,Kyoto..

### 〈 付 録 1 〉

自分よりも大きい個体重を持つた個体の総数を Shade-effect の表現に用いるのは奇妙に思えるかもしれない。しかしながら、Height の分布を  $n'(H, t)$  とおくと

$$n'(H, t) dH = n(W, t) dW$$

が成立することから

$$\int_{H(W)}^{H(\infty)} n'(H', t) dH' = \int_W^{\infty} n(W', t) dW' = N$$

がわかる。但し、 $H(W)$  が単調関数の場合である。

$H(W)$  が単調増加関数であると考えても不自然ではないので。

$$\int_{H(W)}^{\infty} n'(H', t) dH' = \int_W^{\infty} n(W', t) dW'$$

と言える。すなわち、 $N$  は“自分よりも高い背丈をもった個体の総数”に相当するわけである。

### 〈 付 録 2 〉

関数の形を眺めてみると、成長速度が分布依存性をもっているかのように見えるが、正確にはそうではない。そこでさらに詳しく見るために  $dN/dt$  を計算してみる。ここで



う  $\frac{d}{dt}$  は経路  $W(t)$  に沿った時間変化である。

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\partial N}{\partial W} \frac{dW}{dt} + \frac{\partial N}{\partial t}$$

(3)式より 
$$\frac{\partial N}{\partial W} = -n(W, t)$$

また、 
$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \int_W^{\infty} \frac{\partial n}{\partial t} dW = \int_W^{\infty} -\frac{\partial(vn)}{\partial W} dW \\ &= v(W, N) \cdot n(W, t) \end{aligned}$$

これらのことより、 
$$\frac{dN}{dt} = 0$$

である。すなわち、

$$N(W, t) = \int_{W_0}^{\infty} n(W', 0) dW' = \text{const} \quad (\text{経路に沿って})$$

$W_0$  は  $W(t)$  の  $t=0$  の時の個体重である。すなわち、初期分布で決定されるパラメータ  $N(W_0)$  を用いて成長速度は

$$v(W, N) = v(W, N(W_0))$$

となる。つまり、 $n(W_0, 0) \times dW(W_0)$  個の個体が、 $W_0$  の初期値をもつ  $\frac{dW}{dt} = v(W, N(W_0))$  の解曲線にそって変化していく様子が表現されているわけである。

### < 付録 3 >

定常解は簡単に求めることができる。

$v=0$ より

$$N(W, \infty) = \frac{1}{A} \left( \frac{\kappa_0}{W} - 1 \right) \quad (A3-1)$$

となり、 $N$ の定義より

$$\pi(W, t) = - \frac{\partial N}{\partial W} \quad \text{for all } t$$

であるから、(A3-1)式を偏微分することで定常解が求められる。

### < 付録 4 >

定常解が図5の実線で示されることから、

$$N_0 = \int_{W_{\min}}^{\kappa_0} \frac{\kappa_0}{AW^2} dW$$

である。これから、

$$N_0 = \frac{\kappa_0}{A} \left( \frac{1}{W_{\min}} - \frac{1}{\kappa_0} \right)$$

であるから(13)式が求められる。また平均個体重 $\bar{W}$ は、

$$\bar{W} = \frac{\int_{W_{\min}}^{\kappa_0} W \cdot \frac{\kappa_0}{AW^2} dW}{N_0}$$

で表わされるので、(13)式を利用して、

$$\bar{w} = \frac{\pi_0}{AN_0} \ln (AN_0 + 1)$$

である。よって(14)式が求められる。