個体群生態学会会報
45：57 － 64 (1989)

環境を介した植物の種間の相互作用

小　池　文　人（島根大・理）

1．はじめに

現在，自生のスギの分布は限られているが，様々な場所に植林されたものは立派な林となり開花結実し生活環を全うすることができる。また，わが国には多くの木本植物が存在し，植物園や庭園に植栽すれば成長・結実するものも多いが，その中である極相林に構成種として出現するものはフロラ全体のうちの一部に過ぎない。このことから気候などが分布の決定に直接影響しているばかりでなく，森林群集内での他種との相互作用が極めて大きな役割を果していることが示唆される。このように，純粋に生態学的な興味ばかりでなく植物地理学的な分布の問題を考えるときにも，あるいは植物が群集の中で進化して行く方向を考えるときにも，植物群集内での種間の関係の理解は不可欠である。ここでは，植物の中でも主に木本植物どうしの相互作用について考えてみる。

2．研究アプローチの選択

群集の種組成の成因を理解し，様々なdisturbanceやその後の時間経過が群集に与える影響を予測するための研究を行っていくには，群集の構造に関するイメージ（モデル）が必要である。そこで，ここでは現実の森林群集の研究にとって有用な種間関係の捉え方を考えてみる。モデルには単純化されて理解しやすい概念モデルと，複雑であるが多くの要因を考慮していて予測の的中を目指す予測モデルとがあるとされているがここでは特に区別せず，野外で実際に研究を行う立場からのみ考える。

植物において‘種間の相互作用’そのものを必要十分なやり方で取り扱うモデルには世代を重ねたpopulationの動態を扱うものとしてLotka-Volterraの競争のモデルがある。また，群集の問題にアプローチすることを目指したものではないが，植物の成長段階における異種混合群集の密度効果を扱ったものには篠崎と穂積（1959）の混合群落における密度効果の逆数式のモデルなどもある。競争の場面において，量（個体密度やbiomassなど）が同じであっても種によって他種の成長に与える影響の大きさは違う。これらのモデルは基本的に単一種における密度効果の式を拡張したもので，自種に対する他種の影響の大きさは，他種の量にある係数をかけて自種の量に換算できる形となっている。例えば篠崎と穂積（1959）のモデルでは，ダイズとササゲの混植実験においてダイズの生長にあたえるササゲの影響はダイズの密度に換算していくらになるのかを考えて，ダイズ自身の密度に加えている。Lotka-Volterraの競争方程式においても同様である。

これらのモデルは構造が簡潔であり群集の記述を行うのに優れている。また，パラメーターの中には植物の地下部の競争や，動物による被食の影響などもすべて織り込み済みとなっている。しかし，新しい種が加わったときそれまでのパラメーターを利用できないため，新しい種を加えた群集をつくってパラメーターを取り直さなければならない。このため，現時点で群集内に存在しない種（地理的に分布しているが立地の影響などで群集内には出現しない種や帰化種など）がもし群集内に侵入したとき生活していけるのかどうかとか，生活できないのであればその理由を調べることなどは容易ではない。したがって，このようなアプローチを用いて立地によって構成種が異なる原因の研究や，帰化種の侵入後の状態の予測を行うのはたやすくない。

また，森林の林冠木が入れ替わるターンオーバータイムはおよそ100－200年であることが知られているが (Kohyama & Fujita, 1981; Naka, 1982; Nakashizuka, 1984 ; Sarukhán et al., 1985)，このようなモデルで種間の相互作用のデータをとるためには100年以上の年月をかけねばならない。さらに，再生産の過程を含めた相互作用を調べるには10世代間の変動を調べるとして2000年近くが必要であり，これは社会的に難かしいばかりでなく，余りに期間が長いため地質学的な気候変動のタイムスケールに入ってきてしまう。そのため，実際の森林の研究ではより深いメカニズムからのアプローチが必要である。

このようなモデルと比較してさらにメカニズムを反映したアプローチもいくつかある。注目するメカニズムによって様々なモデルがあるが，その中で森林の世代を越えた種間の相互作用のモデルとしては，倒木などにより林冠に開いたギャップを通じた林冠木の置き換えのメカニズムに注目したギャップダイナミクスのモデルがある (Horn, 1975 ; Kohyama, 1984 など)。また，Tilman (1982) は資源（主に水溶性の栄養イオンを中心に想定している）を介した相互作用モデルを用いて群集レベル（主にプランクトンや植物を中心に想定している）の様々な現象の説明を試みている。

ギャップダイナミクスのモデルは樹木よりなる森林の林木群集のひとつの断面を捉えていて簡潔で分かりやすい。しかし，そのモデルは林冠木からギャップができる確率と，ギャップからそれぞれの種の樹冠が再生する確率が重要なパラメーターになっているので，もとからその土地に存在しない種がもし侵入した場合にギャップから再生する確率を求めることは困難であり，さきに述べたモデルと同様にその種が仮に侵入した場合の反応を推定することは不可能である。そのためには成長や種子生産に関するさらに具体的なメカニズムに立脚したモデルが必要になる。また，ギャップダイナミクスのパラメーターは成長や種子散布などの過程を込みにしたものであるので，実際の森林において値を求めようとすると一様の立地と種組成をもち，鳥類などの種子散布を行う動物の行動圏以上の広大な面積をもった極相林が必要である。照葉樹林域を例にとると，少なくとも本州にはこのような森林は存在しない。

Tilman の resource competition のモデルは種間の相互作用を直接規定していない。規定しているのは環境における資源の濃度が population に与える影響と資源に与える population の影響である。このような環境を介した生物間の相互作用の捉え方は植物においては実際のメカニズムを反映しており，Clements 以来環境作用と環境形成作用として意識されてきた（沼田，1959)。このように共通の環境を介した種間の間接的な相互作用を想定したモデルをここでは仮にバス型のモデルと呼んでおく（図１）。それに対して Lotka-Volterra の競争方程式のように種間の関係を直接規定したものを完結型のモデルとする。Tilman のモデルではこのようなモデルの構造により，いくつかの種がひとつの群集内に同時に出現していない場合にも，資源と population との相互作用が実測されていれば，それらの種が同時に生育した場合の種間の相互作用の結果を予想できる。

また，モデルの中の測定すべきパラメーターの数はバス型のものでは種数が増加するにしたがって直線的に増加するのに対し完結型のものでは種数が少ない間はパラメーターの数は少ないが，種数がふえるに従いその二次式によって増加する。例えば，Lotka-Volterra の競争方程式では種数を n とするとパラメーターの数は n^2+n であり，たとえば，20種の高木種からなる森林では Lotka-Volterra の競争方程式のパラメータ数は420である。比較的種数の少ない種間関係では完結型のものは有利であるが，種数が多くなるに従い現実的なアプローチではなくなってくるといえよう（図２）。そのため，メカニズムをブラックボックス化するよりも，現実のメカニズムを調べて行く方がかえって近道である可能性もある。

Tilman のモデルはこのように魅力的であるが，資源の分布が空間的にかなり均一であると仮定しているために，実際の植物群集における光を巡る

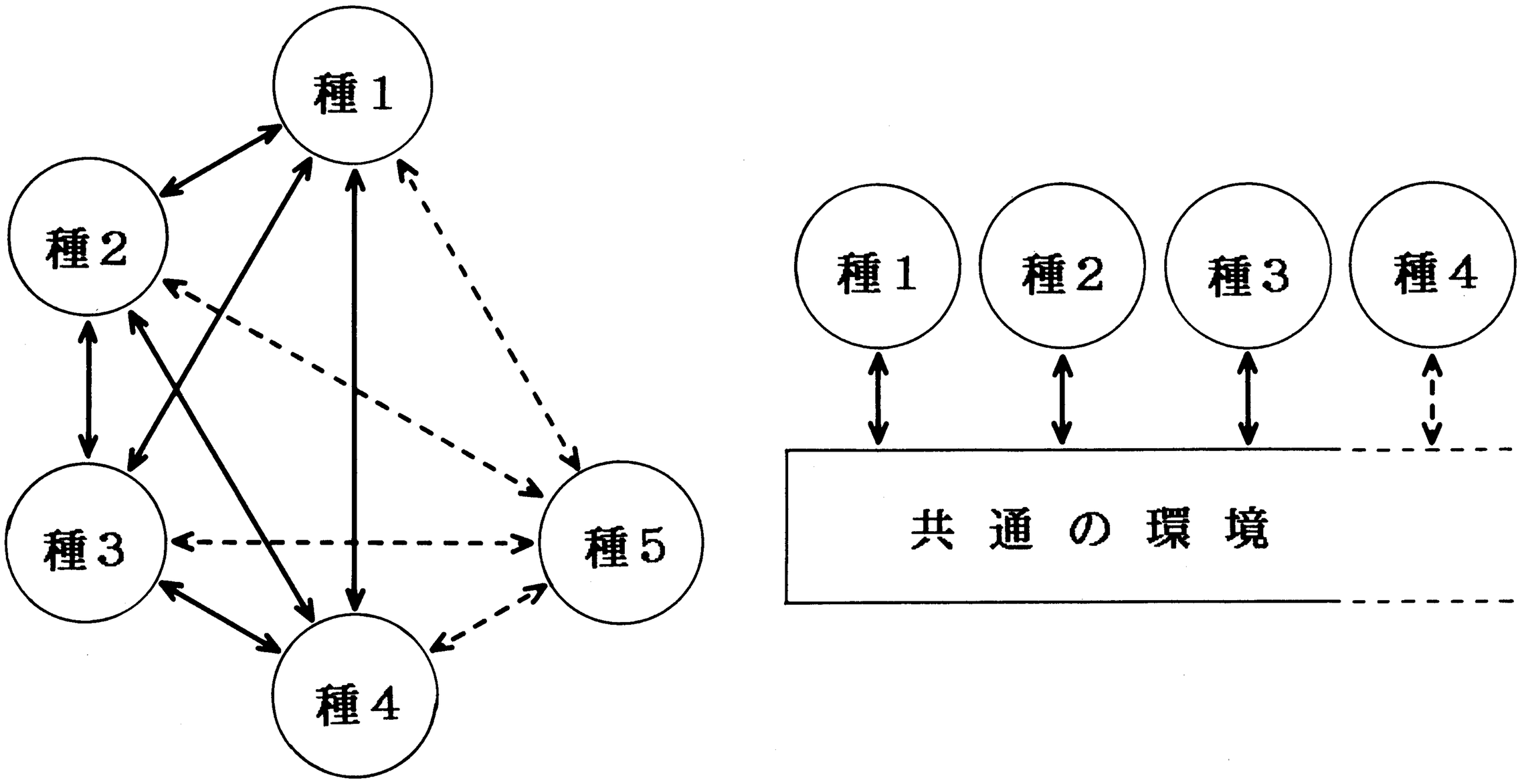

図1．　完結型のモデルとバス型のモデル．バス型のモデルでは種間の相互関係を直接規定せず，共通の環境との相互作用として規定する．

相互作用を考えるにはやや不足である。林冠内で光は上部の表面近くで強く，地面近くでは弱い空間的に不均一な分布をしており，林床の低木と林冠の高木とでは受ける光エネルギーの量が違う。Iwaki (1959) のソバとヤエナリの実験でも示されたように葉群をつける空間的な位置の違いが植物の競争の結果に与える影響は明らかに大きく，空間的な不均一さを単なる variance と見なすことはできない。資源と生物の状態を記述するにはどうしても資源と生物双方の空間内での分布を扱うことが不可欠である。

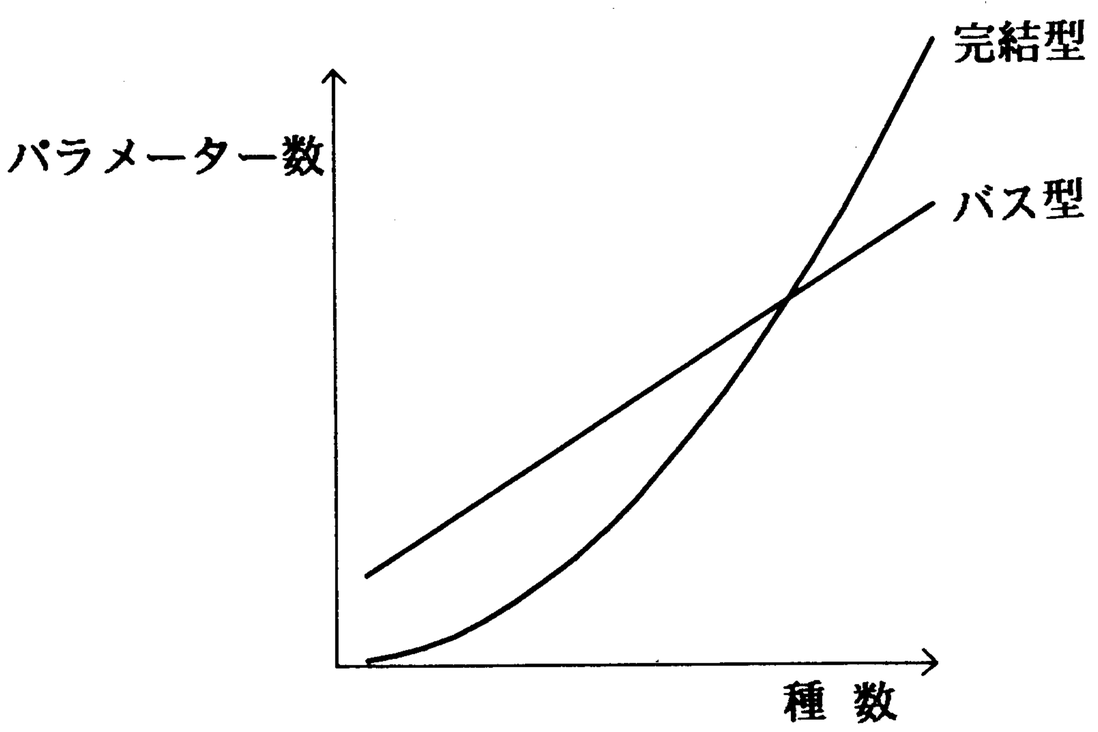

図2．　種数の増加によるパラメーター数の増加のようす．完結型では種数の2乗に比例し，バス型では種数に対し直線的な関係になる．

以上の点をまとめてみたのが図3である。バス型と完結型の分け方については，相互作用のメカニズムに環境を介在させていると考えることができるかどうかで分類したが，あるいは種数の増加に対するパラメーター数の増加のしかたに注目して分けることも可能かも知れない。また，動物の相互作用においても，例えば捕食－被食関係などは，ある特性（サイズなど）をもった個体が群集内で単位時間内に補食される確率を全種に共通の環境としてとらえるとすれば，高次の栄養段階の違いを考慮する必要の無いバス型のモデルを考えることも可能なのではないだろうか。

ところで植物の相互作用に関する初期の研究で完結型の構造が利用されてきたことは妥当であるし納得できるが，今後現実の森林群集を研究するための群集のイメージとしてはバス型の構造が有利であろう。このように考えて筆者は森林の樹木の群集において環境を介したバス型の相互作用を研究してきた。以下，やや細かな話になるが，それについて述べる。

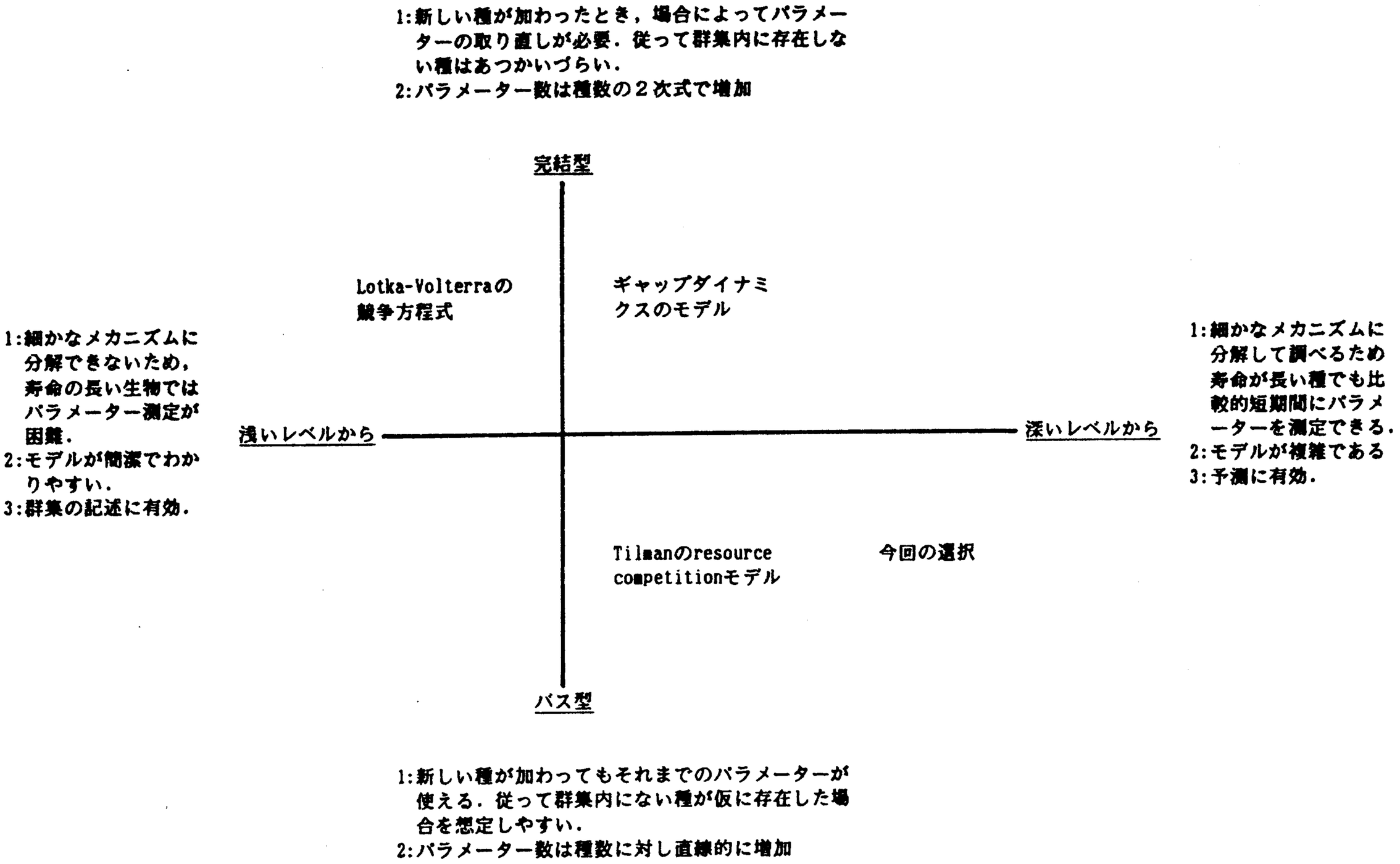

図３．　植物の相互作用モデル．完結型ーバス型と基礎とするメカニズムのレベルの深さの２観点から分類している．群集のどの側面に注目するのかによってモデルの姿はまったく異なってくるため，レベルの深さは目安程度のものである．なお，Lotka-Volterra の競争方程式においてもパラメーターに制限を加えるとバス型で表現できる形になる．

３．森林における環境を介した相互作用

植物に必要な共通の資源のひとつとして林冠内での光エネルギーの分布を考えてみよう。光は普通林冠の表面で強く，その下の林床では弱い。さらに，倒木などによってできたギャップが林冠にある場合は強い光が地上まで差し込んでくる。また，地中の環境にしても深さによって大きく変化するし，水平方向の変化も大きい。このように植物をめぐる環境は空間的に変化する。植物が同じ量の葉をつけていたとしても，当然のことながら光の強いところに葉をおくのと，弱いところにおくのとでは成長速度などに大きな違いがでる。そのため，生物の側の空間分布と，環境の側の分布との両方の分布を考える必要がある。植物の場合に生物側の分布とは葉群の空間的な密度分布で表される樹冠の形や根群の空間的密度分布などのことである。

光を介した植物種間の相互作用の解析には葉群密度の垂直分布と光の垂直分布を対応させた解析が行われてきた (Monsi & Saeki 1953 ; Iwaki, 1959)。このアプローチは種間の関係の解析法として発展する可能性もあったが，光合成による生産量の推定方法としての理解が定着してしまったことや，生物の側の分布を表す葉群密度の空間分布が時間と共にどの様に変化するのかを予測するのに必要な植物の成長の過程の研究が十分でなかったためもあり，その方面での発展はあまりなかった。また，これを基にしたシミュレーションモデルもつくられたが (高柳ら，1974 など)，光合成などの生理的過程を多く取り入れたために複雑化して全体の見通しが良いものとはいいにくく，現実の野外の群集における解析方法の主力にはならなかった。

うっぺいした林冠を見ると，個々の樹冠は敷石のように連なって林冠を作っており，水平方向に均等に混じり合っているのではない。したがって，いくつかの種が混じり合った森林での種間の相互作用を考えるとき，水平方向に平均化した状態を

考えていたのでは実際の様子とは異なってくる。そのため，どうしても個々の樹冠どうしの相互作用を考えなければならなくなる。そこで，光を介した樹冠どうしの相互作用をみるために林冠の垂直断面を調べてみた。

実際の森林で個々の樹冠の葉群密度の分布がどのようになっているのかを大山（鳥取県）の落葉広葉樹の二次林において調査した例を図４に示す。この調査では林冠断面の１ｍ×２ｍ（横×高さ）のワクごとにそれぞれの樹冠の葉群の在不在を記録し（実際にはポールをあげて調べる），同時に，上向きに写した写真を読み取ることによって樹冠全体の葉群の密度分布を求めた（Koike, 1985）。あるワクにミズナラの葉群のみが存在しており，そこの葉群密度が求められれば，それはミズナラのものである。このようにして，この二つのデータから，個体の葉群密度の分布を求めた。二つの樹冠が同時に存在するワクでは葉群密度を半分づつに分けたので，２ｍ×２ｍの大きなワクで平均し誤差の割合の減少をはかった。

図を見ると，林冠層の樹冠はきっちりと連なっており，その下には林冠の上方への成長から取り残されたと思われる亜高木層の樹冠がいくつか存在することがわかる。さらに林床には低木層の葉群が存在する。

ところで，林冠の下にある亜高木層に，耐陰性が強いと想像されるコハウチワカエデの葉群が存在するのは理解できるが，林冠層についてみるとアズキナシ，ナナカマド，ミズナラなどの異なった種の樹冠が連続した林冠を作っている。これらの種においても耐陰性が厳密に等しいことは考えにくく，少なくとも少しずつ異なっていると考えるのが妥当であろう。しかしながら耐陰性が高い種の樹冠がその他の種の樹冠の下に入り込むような現象は，少なくとも林冠木の間ではみられない。

このような問題について，耐陰性が少しずつでも異なっているときの樹冠どうしの相互作用の様子をアカガシとイチイガシの樹冠について調査した結果，耐陰性が少々異なっていてもかなり対等に侵食しあい，耐陰性が高い樹冠が発達して他方

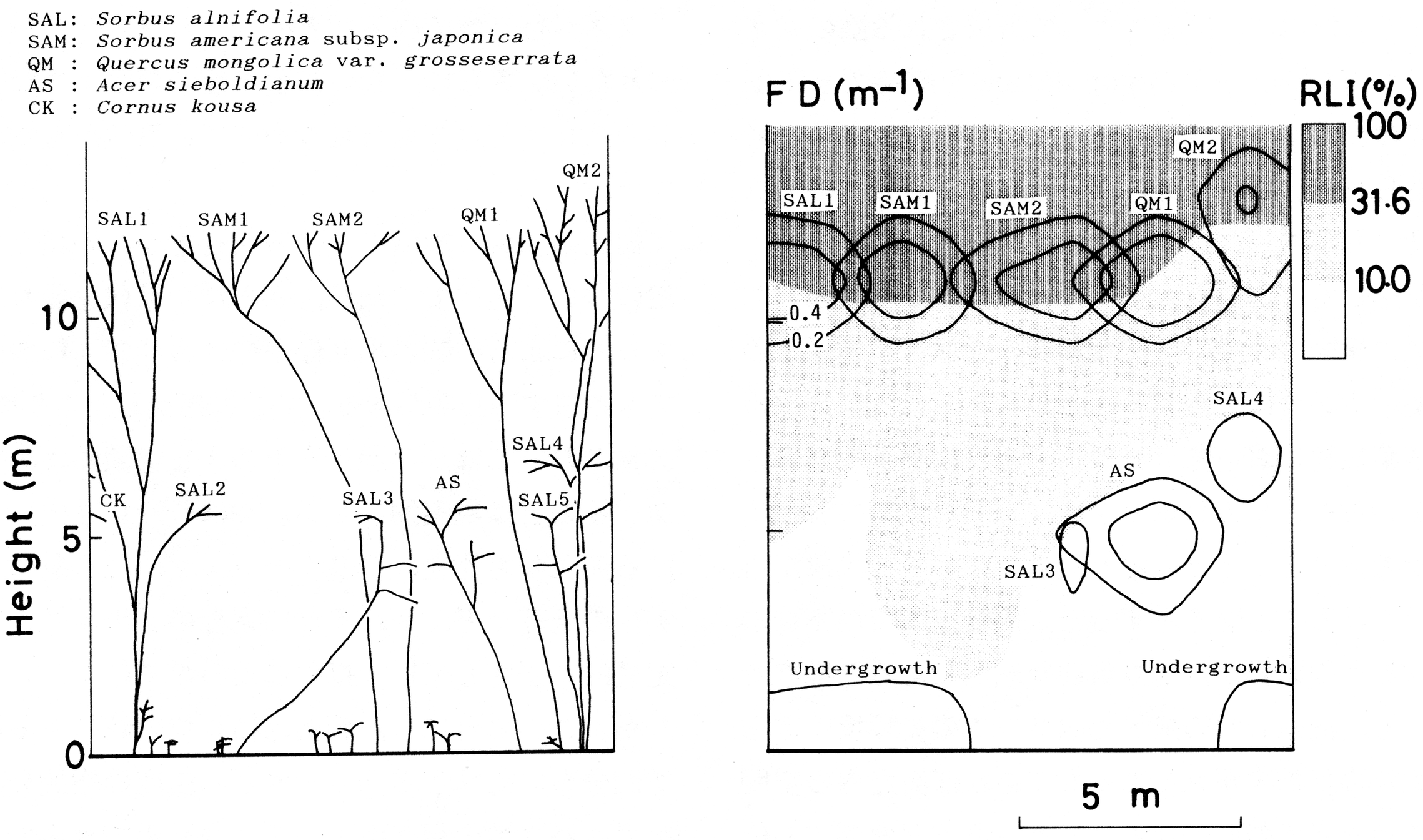

図４．　大山の二次林における林冠断面のスケッチ（左）と，個体の葉群密度分布（ＦＤ，単位はm^{-1}）と相対光強度（ＲＬＩ，単位は％）の空間分布（右）．SAL,アズキナシ；SAM,ナナカマド；QS,ミズナラ；AS,コハウチワカエデ；CK,ヤマボウシ．

を一方的に侵食する関係にはならないことがわかった (Koike, 1988)。この研究では植栽された2種の樹冠においてシュート（ここでは，1回の伸長で形成された茎葉をいう。カシ類のシュートは枝分かれしない1本の枝先である）にマーキングを行い，1年後にどの様な長さのシュートがどれだけの数生じているのかを調べている。植物には頂芽優勢があるので，シュートの長さを10cmづつのクラスに分け，ある長さクラスのシュート1本が1年間に生ずる新しいシュートの数を求めて推移行列をつくり，この行列をもとにシュート数の増加率を求めた。はじめにマーキングしたシュートの位置の光強度によってシュートをクラス分けし，そのクラス別に推移行列を求め，光強度とシュート数の増加率との関係を見ると，それぞれの種で増加率が1.0を切りシュートの population を維持できなくなる限界の光強度はアカガシで樹冠外の光強度の約30％，イチイガシで約10％であった。また，これらのパラメーターを用いて樹冠の発達のシミュレーションを行った結果においても双方の樹冠の相互侵食が再現された。

この原因は，樹冠によって形成される陰の強さが双方のシュートの population を維持できる限界の光強度よりも低くなっているためであると考えられる。自分自身の作る陰が自らの限界の光強度よりも暗いことは，林冠内で下枝の枯れ上がりが起こることからも納得できるが，この原因としては樹冠表面での活発な葉群の増加と2年以上の齢の古い葉による光の遮断が考えられる。大山の落葉樹林においても異種間の相互侵食が観察されていることやカシ類のシミュレーションにおいて葉の寿命を1年と仮定した場合にも同じ現象が再現されることを考慮すると，樹冠表面での葉群の増加率の影響がかなり重要な原因であると推察できる。樹冠表面の限界光強度以上の光環境にある葉群の増加率が厳密に1.0であれば樹冠内の空間での限界光強度になるボーダーラインは前年の位置と変化ないが，1.0を少しでも越えるとこの位置以上の空間にある葉量が増加してしまうため光の遮断が強くなりボーダーラインの位置では限界の光強度を切ってしまう。結果として次年のボーダーラインは光の来る方向へ，すなわちより高い位置へ移動してしまう。

もし2種の耐陰性が大きく異なっており，限界光強度が高く，相対的に陽樹的な種の樹冠の作る光環境が他方の種の樹冠の限界光強度より高いときにのみ，耐陰性の高い後者の樹冠は耐陰性の低い前者の樹冠の下で発達できるであろう。これまで耐陰性の違いが認識されてきたのは（たとえば Kramer & Kozlowski, 1979）このような状況においてのことではないだろうか。ただし，大山の調査結果において林冠表面と亜高木層の両方にアズキナシの樹冠が存在するように，この限界光強度は個体のおかれた状況によっても変化するものと見なすべきであろう。

このように，耐陰性が少しだけ異なる樹冠どうしの相互作用はかなり対等な関係でありうると考えられる。このことが，多種からなる極相林において少しでも耐陰性の強い種が樹冠下で発達を続けて林冠木におき変わるのではなく，全ての極相林において林冠木のおき代わりにギャップダイナミクスが行われていることの一つの原因なのかも知れない。さらに，互いに耐陰性の差が小さな種群の共存にとっても有利に働いているのかも知れない。

樹冠の成長の段階における樹冠どうしの相互作用について述べてきたが，さらに，世代を繰り返すことによる種間の相互作用のメカニズムについても考慮する必要がある。さきに指摘したように，森林においてはこの過程をそのまま実験によって調べることは現実的でない。やはり，林冠内における開花の可能性，ポリネーション，種子散布，実生の発芽など，それぞれの過程のメカニズムを定量的に研究していく以外にないのではないだろうか。この場合にも，例えば植物側の花の密度の空間分布に対するポリネーターの密度の空間分布など，パス型の相互作用モデルを利用できると考えられるが，残念ながら実際の研究結果はあまり見あたらないようだ。

4．おわりに

相互作用のメカニズムを研究しようとすると，どこまで細かなメカニズムに至るまで調べるのかが問題になる（Jørgenson 1986）。近代科学は複雑さに弱いと言われているが，その原因のひとつは我々人間の情報処理能力に限界があることなのかも知れない。私も植物の群集の種組成や優占度の調査を行うことがあるが，たとえば，植物の群集の種組成を調べる植物社会学にしても，自然の本当の姿を表しているのは調査から持ち帰ったままの生データであろう。しかしそれだけでは人間には理解できず，主成分分析などによってデータの情報量を減らし，直感的に理解できる形にしなければならない。さらに，人間が一度に考慮の対象とできる要素の数には限りがあるので，群集のタイプの数など，要素数が多いときには（そのような構造とすることに多少の矛盾はあっても）全体をクラスーオーダー－群団－群集などのレベルをもったクラスター構造として認識し，大きなレベルでは大きなレベル同士で，細かなレベルではそれなりに比較し認識できる構造にしなければ全体を把握しずらい。このように，我々が対象を少数のグループに分けて質的に（極端な場合には二元論的に）扱おうとする傾向は，ヒトの進化の過程で有限の情報処理能力を振り向けるとき，少数の要因を定量的に細かく考えるよりも多くのことについて浅く質的に捉えるやり方が，すばやく対応できて適応的だったということなのだろうか。

生物学全体を見ても，まとまりの善し悪しはあるにせよ（広木，1986）群集－個体群－個体－器官－細胞などのレベルを設定し，レベルごとに考えることによって一度に考慮する対象を単純化している。もしも細胞レベル，あるいは分子レベルから森林の種間の相互作用を一気に理解しようと試みたとして，シミュレーションプログラムを書こうとすれば複雑なものは幾らでも書けるかもしれないが，それだけでは現実の自然を人間が理解できる形にして提示したことにはならないし，予測の手段と割り切ったとしても現在の電子計算機では（そしてたぶん将来的にも）計算不能だろう。そこで，なるべく下のレベルのメカニズムに立脚し，かつすっきりと全体の見通しがよいレベル設定が必要とされる。

このような，複雑なシステムを相手にした時どう対処すれば良いのか，という問題は生態学ばかりでなく他の分野，例えば経済学においても同様に直面しているらしい。ここでも，世界経済－国民経済－企業などの経営体－家計－個人というように様々なレベルが想定されており，国民経済のダイナミクスを説明するのには，いきなり現実の個人の活動パターンからアプローチするのではなく，適当なレベルを選んで，例えば企業などの経営体を要素とし，その活動などから説明することが行われているという（竹内，1985；塩沢，1985）。

生態学の分野において，筆者は葉群などの生物の空間分布パターンに立脚し，環境を介した相互作用を解析することによって森林の種組成の成因にアプローチしようとしているわけであり，とりあえずこれが最も適当なレベルではないかと考えているが，どうだろうか。

最後に，原稿を読んで貴重な助言を与えられた鹿児島大学の甲山隆司氏と京都大学の原田泰志氏に感謝します。

引用文献

広木詔三（1986）個体群生態学会会報 42：13－23.

Horn, H. S. (1975) In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.) Ecology and Evolution of Communities. pp.196－211. Harvard Univ. Press.

Iwaki, H. (1959) Jap. J. Bot. 17：120－138.

Jørgensen, S. E. (1986) Fundamentals of Ecological Modelling. Elsevier.

Koyama, T. (1984) Oecologia 62：156－161.

Koyama, T. & N. Fujita (1981) Bot. Mag. Tokyo 94：55－68.

Koike, F. (1985) J. Appl. Ecol. 22：921－929.

Koike, F. (1988) J. Ecol. 76, in press.

Monsi, M. & T. Saeki (1953) Jap. J. Bot. 14：22－52.

Naka, K. (1982) Bot. Mag. Tokyo 95 : 385−399.
Nakashizuka, T. (1984) Jap. J. Ecol. 34 : 75−85.
沼田真 (1959) 沼田真(編) 生態学大系Ⅰ. 古今書院.
Sarukhán, J., Piñero, D. & M. Martínez-Ramos (1985) In J. White (ed.) Studies on Plant Demography. pp.17−31. Academic Press.
篠崎吉郎・穂積和夫 (1959) 吉良竜夫 (編) 生態学大系, 植物生態学2. pp.305−321. 古今書院.
塩沢由典 (1985) 理想 623号 77−94.
高柳繁・宇田川武俊・武田元吉・岩城英夫 (1974) 日本作物学会紀事 43 : 538−549.
竹内啓 (1985) 理想 623 号 37−45.
Tilman, D. (1982) Resource Competition and Community Structure. Princeton Univ. Press.