

特集 1 生態学における理論研究と実証研究の連携

理論と実証分析の相互フィードバック：植物の繁殖同調モデルを例に

佐竹 暁子

プリンストン大学生態進化学部

Feedback between models and data: a pollen coupling model about mast seeding. Akiko Satake
(Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University)

多くの植物では、開花および種子生産量が著しく年変動し、個体間で同調することが知られている。この現象は古くから注目され、多くの野外研究および理論的研究がなされてきた。本稿では、貯蔵資源のダイナミクスを捉えた資源収支モデルに焦点を当て、植物の繁殖同調を説明する理論構築と野外データを用いたモデル検証について紹介する。資源収支モデルでは、植物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、引き続いて結実すると仮定される。モデル解析の結果として、植物は繁殖への資源投資量が小さい場合にはある程度の花を毎年一定量咲かせるが、投資量が増すと繁殖後の資源枯渇のため隔年開花へ移行することが予測されている。さらに、花粉を介して他の個体と相互作用することが、個体間での繁殖同調を引き起こす重要な要因であることも示されている。つまり資源収支モデルで重要なパラメータは、繁殖量の変動の大きさを左右する資源減少係数と同調の程度を決める相互作用の強さの二つである。このモデルを検証しにくい点は、開花や結実量は観察できるのに対し、植物内に貯蔵されている資源量は目に見えず直接的観測が難しいところにあった。この問題点を解決したのが資源再構成法である。資源再構成法では、貯蔵資源の量を資源のインプットとアウトプットによる流れの式で書きあらわす。そして、繁殖への資源投資積算量 vs. 資源インプット積算量の回帰から貯蔵資源量を推定し、続いて繁殖量 vs. 推定貯蔵資源量の回帰によって資源減少係数および花粉制約の強さを推定する。この2段階の回帰を踏むことで鍵となるモデルパラメータを決定し、モデルの検証が可能になる。以上の方法を、野外の長期繁殖データにあてはめた例を二つ紹介する。

キーワード：資源収支モデル、貯蔵資源、花粉制約、資源再構成法、パラメータ推定

はじめに

もし生態学に理論と実証研究のフィードバックがなければどうなるだろうか？ 理論研究ばかりだと、多種多様なモデルが次々に生産されるものの、それらを生態学的な基準で評価するデータがない。データがなく現実との照合のない世界では、現実との乖離が起こり実践に生かせるモデルはできないだろう。一方、もし観測や実験という実証研究の積み重ねばかりだと、経験データは蓄積されさまざまな現実の断片からなる山はできる。しか

し、データの活用戦略を見失いそれらの断片をつないで全体像を描くことができなければ、データの蓄積は意味をもたず、結局は情報のジャングルで迷ってしまうかもしれない。いずれにしろあまりメリットはなさそうだ。

こう考えると、理論と実証のフィードバックがどれだけ大切かが見えてくる。実証研究は理論研究に現実をつきつけることによって多種多様なモデルをふるいにかけ、現実の意味のないものは容赦なく淘汰する。理論は情報の山から意味のあるものを引き出し自然の全体像を描く手助けをするし、仮説構築に役立ち多数の観測項目のうちどれに的を絞るかを明確にする¹。簡単にいうと、実

2006年10月5日受付、2007年5月7日受理
現所属：スイス連邦工科大学水域研究所
e-mail: akiko.satake@eawag.ch

¹これにたいして、あらかじめ仮説をたてずに、発見的知識獲得を目指すものとして、データマイニングがある。

証研究はモデルを選び理論研究はデータに意味と動機を与える。理論と実証の間でこうしたフィードバックが滞りなく作用することで、自然への理解は深まる。いま注目されているアダプティブマネジメントは、このフィードバックを活用したものであろう (Holling 1978; Walters 1986)。

理論と実証のこのような関係をどうやって実現するか？ これは、正直をいうと筆者自身いま模索中の課題である。このため、本稿でははっきりしたノウハウを示すことはできないのだが、筆者が取り組んできた植物の繁殖同調の研究をめぐる最近の展開を俯瞰することで、一つの可能性が示されると良いと思っている。

植物の繁殖同調という現象

世の中にはさまざまな同調現象がみられる。無数の蛍が同調して規則正しく発光したり、生物の体内時計と昼夜周期が同調していたり、あるいは社会の流行現象も人の意思決定が同調したものともみさせるかもしれない (ストロガッツ 2004)。そうした同調現象は、植物集団でも見いだされてきた。とくに、植物個体の開花や種子量が著しく年変動し、個体間 (ときには植物種間) で同調することがあり、これによって植物集団全体で豊作の年と凶作の年が繰り返されるはっきりとしたリズムが生まれる。たとえば、ブナ林では5-7年に一回の豊作年が訪れるという (Yasaka et al. 2003; Kon et al. 2005; Suzuki et al. 2005)。

このような植物の繁殖同調現象は、mast seeding とよばれて古くから生態学者の興味を惹いてきた (Kelly 1994; Kelly and Sork 2002)。なかでも、進化生態学的視点から、「大量の種子を一斉につけることにはどのような適応上のメリットがあるか?」、について数々の議論がなされている。最も有名なものは、捕食者飽食仮説であろう (Janzen 1971)。森には、植物によって作られた種子を餌とする捕食者がいる。植物はそうした捕食者からの種子被害を最低限にとどめるため、捕食者が消費しきれないほどの大量の種子を集団全体で作り出しているのだ、というわけである²。そうした経済性をめぐっての議論は、多様な繁

殖戦略のなかから繁殖同調現象が進化的に選択される可能性を探る³。

これに対して、同調現象を物理的に導く仕組みを分析するアプローチがある。この物理的アプローチでは、植物個体を資源のインプット (光合成や栄養塩吸収) から資源のアウトプット (繁殖) を行うシンプルな装置としてとらえる。そして、「こうした装置が多数集まりどのような相互作用をすると集団全体での同調が引き起こされるのか?」と問いかける。本稿ではこうした物理的アプローチから、植物の繁殖同調研究の最近の流れを、理論と実証研究とのフィードバックに焦点をあてながら簡単に紹介したい。ここで取りあげる物質収支モデルは、植物の豊凶現象の一側面を説明するものであり、全ての事例に適用できる万能なモデルではない点を付記しておく。

資源収支モデル

植物個体の繁殖ダイナミックス：毎年繁殖から隔年繁殖への移行

植物の繁殖同調が生じる物理的仕組みを説明するために、資源収支モデルが提案された (Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa 2000)。資源収支モデルでは、植物は毎年資源を獲得し (インプット) それを貯蔵する、そして貯蔵量がある閾値を超えると、貯蔵資源を投資する (アウトプット) ことで開花、引き続いて結実すると仮定する (図1)。植物個体 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を P_S 、そして閾値を L_T とすると、翌年の貯蔵資源量は、

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

となり、資源インプット後の貯蔵資源量 ($S_i(t) + P_S$) が L_T 以下であると増加、 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あらわす正のパラメータであり、資源減少係数とよぶ⁴。

資源減少係数 k が小さいと、繁殖後すぐに貯蔵資源量が閾値のレベルまで回復するので、植物は毎年一定量の種子をつける (図2a)。しかし資源減少係数 k が大きいと、種子生産に多くの資源を消費するため、繁殖後の資源の枯渇が生じ繁殖閾値まで資源が回復するまで長い時間がかかる (図2b)。資源が枯渇すると植物は繁殖しないた

² その他、送粉促進仮説など、さまざまな仮説が提案されている。

これについては、Kelly (1994)、田中 (1995) を参照されたい。

³ 理論としては最適化や動的最適化が用いられ (Yamauchi 1996 など)、経験的には適応度を反映する指標、たとえば種子量に応じた種子被害の程度など、を野外で測定することになる。

⁴ 正確に言えば、 k は (種子器官への資源投資量 / 花器官への資源投資量) である。

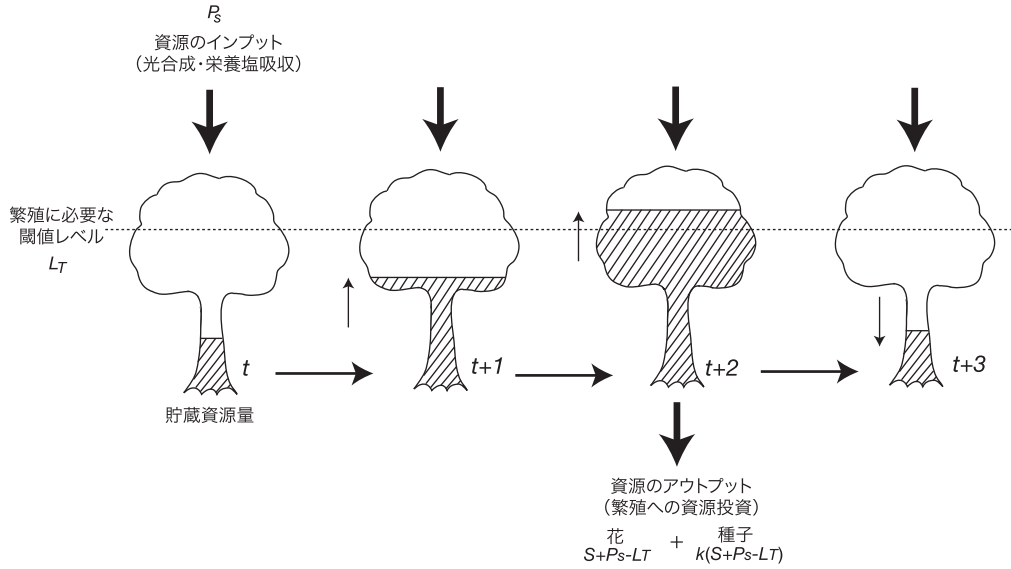


図1. 資源収支モデルの模式図。斜線で囲まれた箇所は貯蔵資源の量。貯蔵資源量が閾値 (L_T) 以下の場合、資源のインプット (P_S) によって翌年の貯蔵資源量は増加するが、閾値をこえると花器官と種子器官へそれぞれ資源が投資されるため、その投資量だけ貯蔵資源量は減る。 $S + P_S - L_T$ は花への資源投資量、 $k(S + P_S - L_T)$ は種子への資源投資量を意味している。 t は年をあらわす。どの器官に資源を貯蔵するかは上図ではブラックボックスとなっている。

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る (図2c)。隔年繁殖の場合、変動の仕方がカオティックであると証明されている (Satake and Iwasa 2000)。

“Pollen coupling”：繁殖同調の仕組み

個々の植物は、上記のような繁殖ダイナミクスを備えていると考える。そうした植物が多数集まった植物集団で繁殖同調が生じるのは、ひとつには花粉によって植物個体がカップルされるからである (Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa (2000) はこれを “pollen coupling” と呼んだ)⁵。花粉によるカップルとは、咲かせた花の受粉効率が他個体からの花粉量に左右されるため、結実の段階で異なる植物が互いに依存し合っている状況を指す。例えば、自家不和合性を示す植物では、他個体への依存度が強く、他個体が花を咲かせていなければ受粉に失敗し結実は期待できない。この pollen coupling をモデルに取り入れる。

まずパラメータの数を減らすために、式 (1) を $Y_i(t) = (S_i(t) + P_S - L_T)/P_S$ を使って書き直すと、

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

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。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、以下ようになる。

$$Y_i(t+1) = \begin{cases} Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) \leq 0 \\ -kP_i(t)Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) > 0. \end{cases} \quad (3)$$

ここで受粉効率 $P_i(t)$ は

$$P_i(t) = \left(\frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i} [Y_j(t)]_+ \right)^\beta, \quad (4)$$

で与えられる。もし 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、 β は受粉

⁵ 他には、ある気象条件が共通のシグナルとなったり (Augsburger 1981; Sakai et al. 2006)、共通の気象変動パターンが、植物の繁殖ダイナミクスを揺さぶって、同調を引き起こすことなどが挙げられている (Satake and Iwasa 2002)。また、既存の受粉効率仮説は、大量開花が受粉効率を高め、適応度を上げることにつながると指摘するが、pollen coupling はそうした適応度との関連は直接考慮しない。式 (4) のパラメータ β の進化を検討したときにはじめて、適応度との関連が重要になる。

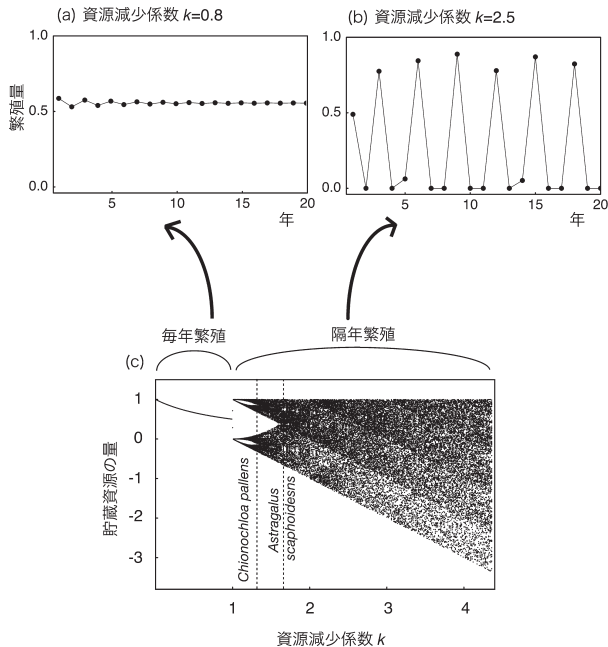


図2. 資源減少係数 k の増加にともなう毎年繁殖から隔年繁殖への移行。(a) $k = 0.8$ の場合、毎年一定の繁殖量となる。(b) $k = 2.5$ の場合、大量繁殖の翌年は繁殖しないため隔年繁殖。(c) 貯蔵資源の量の長期時間変化を、 k に沿ってプロットした分岐図。 $k < 1$ のときには毎年繁殖、それ以外は隔年繁殖となることがわかる。点線は、*Chionochloa pallens* と *Astragalus scaphoides* の野外データから推定された値を示している。

効率の他個体への依存度を決めるパラメータである。 β 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（図3）、 β を花粉制約の強さとよぶ。

Pollen coupling があると、以下の機構により森林全体での同調繁殖が可能になる。ある年に花を咲かせても、他個体が開花していなければ受粉効率が低く種子が実らない。すると種子への資源投資は行われず、翌年も引き続き開花するための十分な資源量が残る。毎年繰り返し開花するうち他個体も開花する年が訪れると、受粉効率が高いため多量の種子が生産される。その年には、他個体も多量の種子を生産し、開花個体は資源の枯渇を同年に経験する。資源枯渇が同時に生じることで、異なる植物の繁殖ダイナミクスが互いに引き込み合い、その後は植物集団で安定した同調繁殖が続く。

ただし、こうした機構が機能するかどうかは資源減少係数 k と花粉制約の強さ β の組み合わせによって決まる（図4）。 $k < 1$ であると β によらず毎年繁殖が予測される。 $k > 1$ であると個体レベルで繁殖の年変動は生じるが β が小さいと個体間の同調はないため、集団レベルでの変

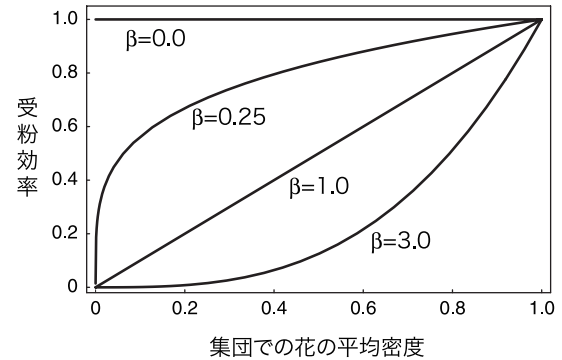


図3. 植物集団での花の平均密度と受粉効率の関係。 β は花粉制約の強さ。 $\beta = 0.0$ のとき、咲かせた花は全て受粉され集団での花密度に依存しない。これは自家和合の植物種に対応する。一方、 β が増加すると花粉制約が生じ、集団の花密度が低いと受粉効率が下がるようになる。

動はない。 β が増加すると、森林がいくつかの部分集団に分割され部分的に同調繁殖するクラスタリング、さらに増加すると、森林全体での完全な繁殖同調がみられる。完全同調では、もともとカオティックな変動が、周期的な変動に移行することもある（Satake and Iwasa 2000）。

以上を要約すると、資源収支モデルは次の2つの予測をもたらす。(1) 繁殖後の資源枯渇が厳しいほど、個体レベルの種子生産量はより大きく変動する、(2) 花粉制約が強いほど種子生産は個体間で同調しやすく、集団レベルの種子生産量はより大きく変動する。

資源減少係数 k を野外データから推定する

このように、資源収支モデルはパラメータ値の組み合わせによってさまざまな豊凶パターンを予測する。以降は、モデルの予測に現実の系の観察から得られた野外データを照合して、予測のいずれが現実にも最もらしいかを見ていく。

資源再構成法

資源収支モデルが検証しにくい点は、開花や結実量といった繁殖アウトプットは観察できるのに対して、植物内に貯蔵されている資源量は目に見えないため直接には観測が難しいところにあった（しかし観測は可能である：e.g. Ichie et al. 2005）。この点をクリアしたのが、システム論的視点を取り入れた資源再構成法（reconstruction method）である（Rees et al. 2002）。これ以外に、統計モ

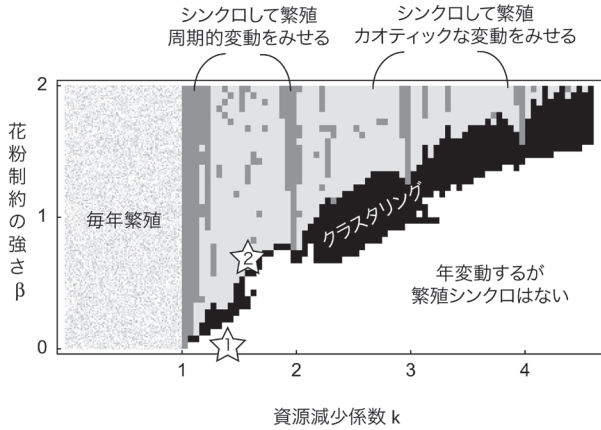


図4. 資源減少係数 k と花粉制約の強さ β の組み合わせによってあらわれる豊凶パターンの分類。星印1と2はそれぞれ *Chinochloa pallens* と *Astragalus scaphoides* の野外データに対応する値を示している。

デルによって資源のアロケーションを推定する方法も開発されている (Masaka and Maguchi 2001; Ranta et al. 2005)。

まず、貯蔵資源の量を以下の資源のインプットとアウトプットによる流れの式で書きあらわす。

$$S_i(t+1) = S_i(t) + P_s(t) - cF(t). \quad (5)$$

ここで、資源のインプットは光合成や栄養塩吸収による資源の稼ぎ ($P_s(t)$)、アウトプットは繁殖への資源の投資 ($cF(t)$) である。 $F(t)$ は t 年に生産された花の量で、 c は花一つあたりにつき繁殖終了時まで投資される資源量である。より詳しい説明のため、一つの花と種子を生産するために必要な資源量をそれぞれ F_{unit} 、 B_{unit} とする。定義から、資源減少係数 k は F_{unit}/B_{unit} に等しい。 t 年に $F(t)$ 個の花が生産されたときその q の割合が受粉されと考えると、 $F(t)$ の花からつくられる種子の量は $qF(t)$ となる。したがって、 $F(t)$ の花と $qF(t)$ の種子を生産するのに必要な資源量は、 $F_{unit}F(t) + B_{unit}qF(t) = (1 + kq)F_{unit}F(t)$ となるので、 c は $(1 + kq)F_{unit}$ と等しい。

式 (5) を再帰的に書き換えることで、

$$S_i(t+1) = S_i(0) + \sum_{n=0}^t P_s(n) - c \sum_{n=0}^t F(n), \quad (6)$$

を得る。上式の $S_i(0)$ は観測初年の資源貯蔵量である。 $\sum_{n=0}^t P_s(n)$ は t 年までにインプットされた資源量の積算値、そして $\sum_{n=0}^t F(n)$ は t 年までに生産された花量の積算値であ

る。野外データから、資源のインプットとアウトプットの積算量とが分かっているとする。しかし資源貯蔵量のデータはない。そこで、資源貯蔵量を既知の変数から推定するために式 (6) を $c' = 1/c$ として以下のように書き換える。

$$\sum_{n=0}^t F_i(n) = c'S_i(0) + c' \sum_{n=0}^t P_s(n) - c'S_i(t+1), \quad (7)$$

上式を用い t 年までの花の積算量を資源インプットの積算量に対して線形回帰すると、 $t+1$ 年の貯蔵資源量に $-c'$ を掛け合わせたもの ($-c'S_i(t+1)$) が残差として得られる。つまり、(7) 式に基づく回帰から貯蔵資源量は推定可能となる。

資源減少係数 k の推定

推定された貯蔵資源量をもとに、まずは pollen coupling のない状況で資源減少係数 k を推定する方法を紹介する (Rees et al. 2002; ここでは彼らの方法をやや簡略化して説明する)。 t 年に繁殖に投資された資源の量は、式 (1) より、

$$cF(t) = \begin{cases} 0 & \text{if } S(t) + P_s \leq L_T \\ (k+1)(S(t) + P_s - L_T) & \text{otherwise} \end{cases} \quad (8)$$

である。目的は、上式から資源減少係数 k を推定することである。そこで、 $D(t) = S(t) - S^*$ を導入して上式を目的にそって書き換える。 S^* は式 (1) の平衡点であり

$$S^* = P_s / (k+1) - P_s + L_T \quad (9)$$

で与えられる。 $D(t)$ を導入し両辺を c で割ると、

$$F(t) = \begin{cases} 0 & \text{if } D(t) + P_s / (k+1) \leq 0 \\ (k+1)c'D(t) + c'P_s & \text{otherwise} \end{cases} \quad (10)$$

となる。式 (10) は、貯蔵資源量が閾値を超えた場合、咲かせる花の量 ($F(t)$) は貯蔵資源量の平衡値からのずれ ($D(t)$) の線形増加関数であたえられることを示している。ここで、式 (7) を $D(t)$ を使って書き換えると、

$$\sum_{n=0}^t F_i(n) = c'D_i(0) + c' \sum_{n=0}^t P_s(n) - c'D_i(t+1) \quad (11)$$

が得られ残差は $-c'D(t+1)$ と変わらない。したがって、資源再構成法によって推定された $c'D(t)$ の値をそのまま式 (10) に代入し、花の量を推定資源量に対して回帰すると、その傾きとして $k+1$ が推定できる (図5

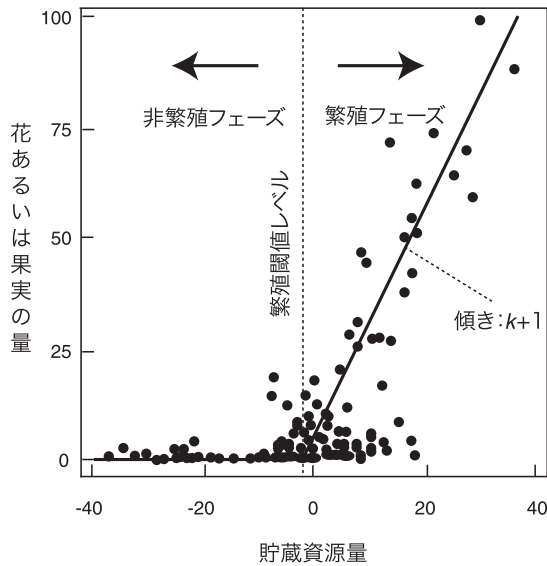


図5. 資源減少係数 k の仮想推定結果の模式図。直線は推定値、●はデータをあらわす。仮想的なデータを使って作図した。Rees et al. (2002) および Crone et al. (2005) では、類似の図を掲載している。

に想定される推定結果を示す)。繁殖閾値(式(10)では $-P_S/(k+1)$)も分かっていないため、繁殖閾値と傾きの両者を同時に推定する折れ線回帰(piecewise linear regression)が使われる(Rees et al. 2002)。

野外データとモデル予測の照合

前節では資源収支モデルのパラメータ推定の原理を説明した。この一連のパラメータ推定方法は、個体レベルの繁殖量データと資源インプット量を推定するための環境データを必要とするが、データが揃えばどのような植物集団にも適用できる。その好例として、野外データから資源収支モデルのパラメータを推定し、モデルの予測と野外データを照合した2つの研究を簡単に紹介する。

ニュージーランドの *Chinochloa pallens* (Rees et al. 2002)

Rees らは、ニュージーランドの高山帯に生息する植物種、*Chinochloa pallens*、を対象としている。*Chinochloa* は繁殖同調を示す種としてよく知られ、モデルシステムとして研究が継続されてきたため、個体レベルで長期間にわたる繁殖データが蓄積されている(Kelly et al. 2000)。また、生活史も詳しくわかっていることに加え、サイズ

が比較的小さく容易に繁殖量を観察できるという利点がある。

Chinochloa pallens は自家和合性を示すため、繁殖同調は pollen coupling によって引き起こされるのではない。むしろ、繁殖の前年の夏の高温によって花序形成が一斉に誘発されることが同調の主な原因とみなされる。そこでこの研究でなされたモデル検証は、繁殖後の資源不足が繁殖量の変動をもたらすのかどうかという点に焦点が絞られる。

繁殖アウトプットは、81 個体の *Chinochloa pallens* から得られた個体レベルの花序数で、1990 年から 2001 年までの 11 年間にわたる時系列データである。資源インプットは、対象とした調査地では降水量よりむしろ気温が植物の資源獲得に影響を与えるとの予想から、season-growing degree days を基に推定されている。*Chinochloa pallens* において season-growing degree days は、夏期(ニュージーランドでは 11 月から 3 月まで)の平均気温が 6 度をこえた温度差分の積算値である。

これら資源インプット→アウトプットの時系列データを基にして、式(7)と式(10)の2段階推定方法を適用することで、資源減少係数 k は 1.34 と推定されている。 $k = 1.34$ のとき、繁殖量は変化はカオティックだが 2 周期の傾向が強い(図 2c)。また、*Chinochloa pallens* は自家和合性($\beta = 0$)であるので、他の要因が働かない限り繁殖同調は不可能である(図 4)。そこで「高温トリガー」を想定して、繁殖前年夏期に高温があった年にものみ繁殖すると仮定した改訂版資源収支モデルのシミュレーションを行うと、強い繁殖同調が生じることが予測された。このモデルが予測する繁殖量の年変動と同調の程度を、実際の *Chinochloa pallens* の集団での観測値と比較すると、予測値は変動係数 $CV = 1.60$ 、同調係数 S (平均相関係数にあたる) $= 0.79$ であるのに対し観測値は $CV = 1.88$ 、 $S = 0.77$ という良い一致がみられる。この結果から、*Chinochloa pallens* では高温トリガーが繁殖同調を、そして繁殖後の資源枯渇が繁殖量の年変動を引き起こしていると結論される。

北米の *Astragalus scaphoides* (Crone et al. 2005)

Crone らは、北米モンタナ州とアイダホ州に生息する植物種、*Astragalus scaphoides*、を対象としている。*Astragalus scaphoides* も顕著な繁殖同調を示す草本で、ハチに花粉を媒介される花を咲かせる(Lesica 1995; Crone and Lesica 2004)。Crone らの研究は、Rees et al. (2002) の研究を発展させ花粉制約の強さ(β)も合わせて推定

している。これは、花が動物媒の場合において pollen coupling の存在を示し、それが植物個体間で繁殖同調を引き起こす可能性を初めて指摘した研究といってよい。

繁殖アウトプットは、371 個体の *Astragalus scaphoides* から得られた個体レベルの果実数に関する長期データである（3つの調査区のうち2つは13年分、もう1つは11年分のデータ）。資源インプットについては、着果量が降水量と強い相関があることから、降水量のデータを用いて推定されている。

これら資源インプット→アウトプットの時系列データを基に資源再構成法を適用することによって、資源減少係数 $k = 1.62$ および花粉制約の強さ $\beta = 0.59$ が推定されている。これは、個体レベルでは繁殖量はカオティックな変動（図2）かつ集団レベルでは同調繁殖の領域に位置づけられる（図4）。Crone らは、(1) pollen coupling の有無、(2) 資源のインプットの年変動の有無、(3) 資源インプット効率の個体差の有無という3つの要因のそれぞれを組み合わせて8通りのモデルをつくり、どれが最大のAIC（赤池の情報量基準）を実現するかを調べることでモデルの妥当性を検討している。その結果、pollen coupling の存在と資源インプット効率の個体差を考慮したモデルが選択された。これは *Astragalus scaphoides* 集団で、pollen coupling が繁殖同調を引き起こす主要因であることを示唆する。

まとめ

以上、繁殖同調研究への物理的アプローチの最近の流れを、理論とデータのフィードバックを強調しながら紹介した。ここでは主にモデルの予測が確かめられた研究を紹介したが、もちろん将来はこの予測を否定する実証結果も発表されモデルの改訂を行う必要もでてくるだろう（Satake and Bjørnstad in press）。そうした改訂が行われてはじめて、理論と実証のフィードバックの輪が閉じる。

ここで、繁殖同調研究の今後の課題について述べたい。繁殖同調については、理論・実証両方の点で調べるべき面白い事柄がまだまだある。まず pollen coupling の仮定を改良する余地がある。現段階では、集団内のすべての植物が花粉を介して同じ重みで繋がっていると考えている。しかし同種でも異なる遺伝子タイプ間では花粉の交換が促進されるが、逆に類似した遺伝子タイプ間で受粉が抑制されることがあれば、遺伝的距離に応じてカップリングの重みが変わるかもしれない。繋がりの重みが異なるような重み付けネットワーク上の pollen coupling で

は、どのような豊凶パターンが見られるか？ また、繁殖量の空間データから実際にクラスターが作られているか実証できるのか？ これらを検討するのは面白いだろう。さらに、物理的アプローチと経済的アプローチを融合させ、複雑適応系（レビン 1999）の視点から繁殖ダイナミクス自体が環境に合わせて進化するような状況をモデル化するのは、繁殖同調の物理的メカニズムとその進化的意義の両側面を統合するために必要だろう。

このように将来に取り組みたい課題を集めてみると、理論と実証が分ちがたく結びついたトピックが自然と選ばれることに気付く。つまり、理論研究者であれ実証研究者であれ、各自の興味を追求すること自体が理論と実証のフィードバックを促進する最大の駆動力となるのではないだろうか。スムーズなフィードバックを実現するためには、各自の興味を追求した成果を分かりやすく誰の目にもとまるところに地道に発信することが、まずは大切だと考える。

謝 辞

本企画に誘ってくださった吉田丈人氏、執筆の機会を与えてくださった大串隆之氏に感謝したい。共同研究者の巖佐庸氏・Ottar N. Bjørnstad 氏は本原稿の着想を与えてくださった。酒井章子氏は本稿執筆にあたり質問に快く答えてくださった。2名の査読者からは有益なコメントをいただいた。ここに感謝の意を表する。

引用文献

- Augsburger CK (1981) Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius*. Ecology 62:775-788
- Crone EE, Polansky L, Lesica P (2005) Empirical model of pollen limitation, resource acquisition, and mast seeding by a bee-pollinated wildflower. Am Nat 166:396-408
- Crone EE, Lesica P (2004) Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. Ecology 85:1944-1954
- Holling CS (ed) (1978) Adaptive environmental assessment and management. John Wiley & Sons, New York
- Ichie T, Kenzo T, Kitahashi Y, Koike T, Nakashizuka T (2005) How does *Dryobalanops aromatica* supply carbohydrate resources for reproduction in a masting year? Trees 19:703-710
- Isagi Y, Sugimura K, Sumida A, Ito H (1997) How does masting happen and synchronized? J Theor Biol 187:231-239
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. Annu Rev Ecol

- Sys 2:465-492
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. Trends Ecol Evol 9:465-470
- Kelly D, Harrison AL, Lee WG, Payton IJ, Wilson PR, Schaubert EM (2000) Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochloa* (Poaceae). Oikos 90:477-488
- Kelly D, Sork VL (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? Annu Rev Ecol Syst 33:427-447
- Kon H, Noda T, Terazawa K, Koyama H, Yasaka M (2005) Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. J Ecol 93:1148-1155
- Lesica P (1995) Demography of *Astragalus scaphoides* and effects of herbivory on population growth. Great Basin Nat 55:142-150
- レビン SA (1999) (重定南奈子・高須夫悟訳 2003) 持続不可能性—環境保全のための複雑系理論入門. 文一総合出版, 東京
- Masaka K, Maguchi S (2001) Modelling the masting behaviour of *Betula platyphylla* var *japonica* using the resource budget model. Ann Bot 88:1049-1055
- Ranta H, Oksanen A, Hokkanen, T, Bondestam K, Heino S (2005) Masting by *Betula*-species: applying the resource budget model to north European data sets. Int J Biometeorol 49:146-151
- Rees M, Kelly D, Bjørnstad ON (2002) Snow tussocks, chaos, and the evolution of mast seeding. Am Nat 160:44-59
- Sakai S, Harrison RD, Momose K, Kuraji K, Nagamasu H, Yasunari T, Chong L, Nakashizuka T (2006) Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. Am J Bot 93:1134-1139
- Satake A, Bjørnstad ON (2007) A resource budget model to explain intraspecific variation in mast reproductive dynamics. Ecol Res (in press)
- Satake A, Iwasa Y (2000) Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. J Theor Biol 203:63-84
- Satake A, Iwasa Y (2002) The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling. J Ecol 90:830-838
- Suzuki W, Osumi K, Masaki T (2005) Mast seeding and its spatial scale in *Fagus crenata* in northern Japan. Forest Ecol Manag 205:105-116
- ストロガッツ S (2004) (蔵本由紀・長尾力訳 2005) SYNC: なぜ自然はシンクロしたがるのか. 早川書房, 東京
- 田中 浩 (1995) 樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか. 個体群生態学会報 52:15-23
- Walters C (1986) Adaptive management of renewable resources. Macmillan, New York
- Yamauchi A (1996) Theory of mast reproduction in plants: storage-size dependent strategy. Evolution 50:1795-1807
- Yasaka M, Terazawa K, Koyama H, Kon H (2003) Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. Forest Ecol Manag 184:277-284