

草本植物における最適な地下部／地上部比 ：生態学の立場から

可知直毅

植物の生理生態学と最適化モデル

生理生態学は、生物の生理的な営みを解析することによって自然界における生態現象を理解しようとする学問分野です。伝統的な植物の生理生態学では、光合成や窒素やリンなどの無機栄養の吸収同化といった生理機能がどのように植物個体の生長や植物群落の物質生産にむすびつくかというメカニズムの研究が中心でした。一方、近年発展のめざましい進化生態学の影響を受けて、これらの生理的特性を自然選択の結果として理解しようとする試みもさかんになってきました。生理的な現象（たとえば養分吸収）にみられる法則性に基づいて、より高次の現象（たとえば植物個体の成長）をモデル化することによって、最適な（たとえば成長を最大にする）生理的特性を予測することをめざす最適化モデルは、こうした研究の有用な手法となっています。

植物の生長モデルと窒素栄養

植物が成長するためには、地上部の光合成器官が炭酸ガスを有機炭素に固定すると同時に根系が水と養分を吸収しなければなりません。植物の成長は、異なる機能を担ったこれらの器官の連係による再生産システムとしてとらえることができます。植物の地上部と地下部の割合は、生育条件によって変化します。例えば、栄養条件を変えて植物を育てると、地上部／地下部比は栄養条件が悪いほど小さくなります。貧栄養な環境では植物の生理活性を支えるのに必要な養分を吸収するためにより多くの根を張らなければならないはずですが、したがって、地上部と地下部の機能のバランスを保つという意味で上記の反応は適応的と言えます。そこで、ここでは栄養として窒素を取り上げ、ある与えられた窒素条件のもとで、植物個体の成長速度を最大にする地上部／地下部比はどのように決まるかという問題を最適化モデルを使って考えてみることにします。

モデルの構造

まず、植物体全体の重さを W 、植物体中の窒素量を N とします。また、植物体を地上部と地下部に分けそれぞれの重さを W_s 、 W_r とし、それぞれの窒素量を N_s 、 N_r とします。さて、植物の乾物成長速度（ dW/dt ）は、地上部の乾物成長活性（ $SSA = 1/W_s dW/dt$ ）と地上部の重さ（ W_s ）に分割することができます。

$$dW/dt = 1/W_s dW/dt \times W_s$$

同様に、植物の窒素吸収速度（ dN/dt ）は、地下部の吸収活性（ $SRA = 1/W_r dN/dt$ ）と地下部の重さ（ W_r ）に分けられます。

$$dN/dt = 1/W_r dN/dt \times W_r$$

ここで、地上部と地下部の連係を規定するために以下の二つの関係を仮定します。まず、地上部の乾物成長活性 (SSA) は、地上部の窒素濃度 ($C_s = N_s/W_s$) によって決るとします。これは、葉の窒素濃度と光合成活性との間には高い相関があることが根拠になっています。普通、SSAは地上部の窒素濃度の増加とともに高まりますが、ある窒素濃度 (C_{s^*}) 以上では窒素濃度以外の要因が律速になるため頭打ちになります。そこで、ここでは簡単にするため次のような関係を仮定します。すなわち、

$$SSA = a C_s \quad (0 < C_s \leq C_{s^*})$$

$$SSA = C_{s^*} \quad (C_s \geq C_{s^*})$$

次に、地上部の窒素濃度 (C_s) と地下部の窒素濃度 (C_r) との間には正の直線関係があると仮定します。

$$C_r = b C_s + c$$

この仮定を裏付けるような生理機構ははまだ明らかになっていませんが、こうした関係は栄養生長をしている植物に一般的にみられるものだと思います。

もしこれらの関係を示すパラメータ (a, b, c, C_{s^*}) が決まりますと、与えられた地下部の吸収活性 (SRA、すなわち窒素栄養条件) のもとで、ある地上部/地下部比を持つ植物の相対生長速度 (RGR) が計算できます。これで、ごく自然な二つの仮定から出発して、植物の成長速度を最大にする最適な地上部/地下部比が理論的に予測できることがわかりました。

モデルの応用

それでは、実際に植物は栄養条件に反応してその地上部/地下部比を最適になるように調節しているのでしょうか。そこで、いろいろな濃度の水耕液で植物を育て成長解析をした結果を上記のモデルに当てはめてみました。材料にはイギリスの石灰岩質草地に自生し牧草としても使われるイネ科の植物、シラゲガヤ (*Holcus lanatus* L.) を用いました。

水耕実験の結果からパラメータの値を推定してモデル計算をしたところ、次の様な興味深い結果を得ました。すなわち、「貧栄養な環境では、植物はその窒素濃度を維持するよりはむしろ地上部と地下部の比を一定に保つ方が成長速度を最大にできる」という予測です。このような最適化モデルにより、植物の窒素濃度が貧栄養な環境で低下するという経験的にはごく当たり前の傾向を、RGR最大化に対する選択の結果として理解することも可能と思われます。また、「貧栄養な環境に生育している種は、富栄養な環境に生育している種に比べて地上部/地下部比を一定に保つ傾向がある」という経験的な事実も生態学的な観点から理解することができます。