

Collective Phenomena of Competing Plants

A Dissertation Submitted to

The Graduate School of Life and Environmental Science,

the University of Tsukuba

in Partial Fulfillment of the Requirements

for the Degree of Doctor of Philosophy in Science

(Doctoral Program in Structural Biosciences)

Yoshiaki NAKAGAWA

Table of Contents

Abstract 1	1
1 Studies from the field perspective	1
2 Studies from the network perspective	2
General Introduction	5
Chapter1 Competition among plants can lead to an increase in aggregation of smaller plants around larger ones (field perspective I)	7
1 INTRODUCTION	7
2 MATERIALS AND METHODS	9
2.1 Models	9
2.1.1 <i>Competition–growth model for plants</i>	9
2.1.2 <i>Mortality model for plants</i>	12
2.2 Model parameters	12
2.2.1 <i>Field data</i>	12
2.2.2 <i>Estimation of the parameters used in the competition–growth model for plants</i>	13
2.2.3 <i>Estimation of parameters of the mortality model for plants</i>	14
2.3 Definition of the size class	15
2.4 Simulations	15
2.4.1 <i>Reproduced simulations</i>	15
2.4.2 <i>Normal simulations</i>	16
2.4.3 <i>Simulations without the mortality process of smaller plants (size class I)</i>	17
2.5 Analysis of simulation results	17
2.5.1 <i>Analytical approach to spatial patterns</i>	17
2.5.2 <i>Comparison of competition intensity and mortality rate with cross-pair correlation function</i>	20
3 RESULTS	22
4 DISCUSSION	25
4.1 Model evaluation	25
4.2 The degree of aggregation in competing plant populations	26
4.3 Mechanisms for the increase in aggregation of smaller plants around a larger plant	27

4.4	Competition intensity experienced by smaller plants distributed around a larger plant	28
4.5	Implications of the simulation results	29

Chapter2 Effects of variation in competition kernel functions on spatial patterns (field perspective II) 32

1	INTRODUCTION	32
2	MATERIALS AND METHODS	34
2.1	Models	34
2.1.1	<i>Competition–growth model for individual plants</i>	34
2.1.2	<i>Mortality model for individual plants</i>	36
2.2	Estimation of the model parameters	36
2.2.1	<i>Meaning of estimating of the model parameters</i>	36
2.2.2	<i>Field data</i>	37
2.2.3	<i>Estimation of parameters of the competition–growth model for individual plants</i>	38
2.2.4	<i>Estimation of parameters of the mortality model for individual plants</i>	38
2.3	Simulations	38
2.4	Analysis of simulated data	39
3	RESULTS	39
3.1	Parameter estimation	39
3.2	Temporal changes in the simulated spatial patterns	40
3.2.1	<i>Normal simulations</i>	40
3.2.2	<i>Simulations without the mortality process of plants in size class I</i>	41
3.3	Competition intensity at distance d	41
4	DISCUSSION	41
4.1	Objective 1	41
4.2	Objective 2	42
4.3	Objective 3	42

Chapter3 Effects of variation in parameters of competition kernel functions on spatial patterns (field perspective III) 44

1	INTRODUCTION	44
2	MATERIALS AND METHODS	44
2.1	Models and parameters	44
2.2	Simulations	45

2.2.1	<i>Normal simulations</i>	45
2.2.2	<i>Simulations without the mortality process of plants in a certain size class</i>	45
2.2.3	<i>Simulations under the different densities</i>	46
2.3	Analysis of simulated data	46
3	RESULTS	47
3.1	Spatial patterns for <i>normal simulations</i>	47
3.2	Spatial patterns for simulations without the mortality process of plants in a certain size class	49
3.3	Competition intensity for <i>normal simulations</i>	52
3.4	Local density for each size class under the condition (b)	53
3.5	Spatial patterns of simulations under the different densities	53
4	DISCUSSION	55
4.1	Spatial patterns within a size class and between different size classes	55
4.2	Mechanisms of formation of spatial patterns	57

Chapter4 Complex network analysis reveals novel essential properties of competition among individuals in an even-aged plant population (network perspective I)..... 60

1	INTRODUCTION	60
2	MATERIALS AND METHODS	63
2.1	Field data	63
2.2	Size class definition	64
2.3	Quantifying spatial configurations and defining size classes	64
2.4	Models	66
2.5	Estimation of the model parameters	68
2.6	Relationships between the values of term 2 in Eq.(4) and the mortality rate	69
2.7	Construction of the CAIN	70
2.8	Analysis of the CAIN based on the binary out-degree	70
2.9	Analysis of CAIN based on the weighted out-degree	71
2.10	Representing the distributions of <i>BO</i> and <i>WO</i>	71
2.11	Distribution types of plant size <i>BO</i> and <i>WO</i>	72
2.12	Share of the total out-degree	73
2.13	Analysis of the CAIN based on binary connectivity	73
2.14	Analysis of competition networks based on weighted connectivity	75
2.15	Statistical analysis of <i>BC'</i> and <i>WC'</i>	77

3	RESULTS	78
3.1	Distributions of plant size (DBH).....	78
3.2	Spatial configurations of the plants.....	78
3.3	Parameter estimation	79
3.4	Relationships between the values of term 2 in Eq.(4) and the mortality rate.....	79
3.5	<i>BO</i> distribution in the CAIN	80
3.6	<i>WO</i> distribution in the CAIN	80
3.7	<i>BC'</i> between size classes	81
3.8	<i>WC'</i> between size classes	81
4	DISCUSSION	82
4.1	Essential characteristics of the study population	82
4.2	Patterns and temporal changes in <i>BO</i> and <i>WO</i>	83
4.3	Patterns and temporal changes in the <i>BC'</i> of large plants	84
4.4	Patterns and temporal changes in the <i>WC'</i> of large plants.....	85
4.5	<i>MBC'</i> and <i>MWC'</i>	86
4.6	Importance of network (graph) structure on the plant population and plant community.....	86

Chapter5 Indirect facilitation induced by competition among plants (network perspective II) 89

1	INTRODUCTION	89
2	MATERIALS AND METHODS.....	91
2.1	Models and parameters	91
2.2	Simulations.....	91
2.3	Analysis of simulated data	92
3	RESULTS	94
4	DISCUSSION	94

General Discussion 97

Appendix	99
Appendix of General introduction	99
Appendix A. Types of competition and facilitation	99
Appendix B. Definition of intensity of interactions.....	102
Appendix C. Nonlinearity and interaction.....	107

Appendix D. Emergence and nonlinearity.....	109
Appendix E. Criticism of Cooper's definition	112
Appendix of Chapter 1.....	114
Appendix A. Method for calculating the competition intensity field and $CI^*(d)$	114
Appendix B. Effects of the shape of competition kernel attenuation with distance on the spatial pattern of plants in each size class around a large plant	117
Appendix of Chapter 2.....	126
Appendix of Chapter 3.....	132
Appendix of Chapter 4.....	135
Appendix 1	135
A.1-1. Data used to estimate the parameters of the models	135
A.1-2. Data used in constructing the CAIN	136
Appendix 2	139
A.2-1. Aim	139
A.2-2. Methods.....	139
A.2-2-1. Analysis A-1	139
A.2-2-2. Analysis A-2.....	139
A.2-3. Results and Discussion of Analyses A-1 and A-2	140
A.2-3-1. Effect of the spatial configuration on BC'	140
A.2-3-2. Effect of the spatial configuration on WC'	141
A.2-3-3. Relationships between network structure and spatial configuration	142
Appendix of Chapter 5.....	148
References	151
Tables	169
Figures	195

※論文の全文をインターネット公表
できない事由：未発表研究を含むた
め

論文概要

氏名 中河 嘉明 (201030250) 指導教員 廣田 充題目 : **Collective Phenomena of Competing Plants** (競争する植物の集団現象)

競争は生態学において伝統のある研究テーマである。その始まりは、ダーウィンの『種の起源』(1859)に遡る。彼は自然選択の駆動要因としての *struggle for existence* (生存闘争) を考え、ヘッケルが『生物の一般形態学』(1866)において生態学とは「*struggle for existence* の科学」と定義した。彼らにおける *struggle for existence* は、生物同士の生存をめぐる争いに重点を置かれていた。その文脈の延長で、ガウゼが『*The struggle for existence*』(1934)というタイトルで競争についての研究をまとめた。こうして、競争は様々な生態現象の説明の基礎、理論の心臓部となっていった。植物の生態現象の理解においても競争は重要な役割を担ってきた。陸上の植物個体は、光、水、養分等をめぐって近隣個体と競争関係にある。1980年代には競争の平均場的研究が盛んに行われていた。これは空間の不均質性を考慮せず平均的な競争の強さを考慮するということである。1990年代においてはコンピュータの発達に伴い、空間の不均質性を考慮した個体レベルの研究が盛んになっていった。こうして、競争の研究は精密化されていったが、競争について画期的な説はでてこなかった。このため1990年代後半以降、競争は理解され尽くしたテーマとみなされるようになった。また、競争では説明できない現象(例:植物個体の集中分布)も注目され、ファシリテーションや中立説といった非競争的要因の研究に軸足は移っていった。しかし、これまでの植物個体間競争の研究は、2、3の少数個体間の競争の性質を調べたものに過ぎず、それを集団レベルに外挿したものに過ぎない。したがって、集団の中の競争の性質を直接調べれば、これまで知られなかった競争の性質が見つかる可能性が残されている。

本研究では、集団の中の競争を調べるために、2つの競争の見方を導入する。第一に、競争を「場」として見ることである。植物の個体間競争では、ある個体が競争によって近隣個体に与える(生存や成長に対する)負の影響は、その個体に近いほど大きい。複数個体が存在する集団では、そのような負の影響が重なりあって複雑な負の影響の強さの場が形成される。第二に、競争を「ネットワーク」としてとらえることである。すなわち、植物個体、競争関係、競争の強さを、それぞれネットワークのノード、リンク、リンクの重みとする植物個体間競争ネットワークと考える。以下で詳細を述べるように、これらの2つの見方によって、これまで知られていなかった、或いはこれまで知られていたものとは正反対の性質が、集団中の競争において見出されることが分かった。競争で説明できない生態現象があるのは、競争が重要ではないからではなく我々がまだ競争の真の姿を知らないからであり、本研究はそのような競争の真の姿の理解に貢献しようとするものである。

1. 場としての競争と個体の空間分布

発芽後、移動できない多くの陸上植物にとって、個体の空間分布は極めて重要な環境条件であり、多種共存などのより大域的な機構にも大きく関わっているといわれる。従来、時間経過すると個体間競争は一様な空間分布を形成すると考えられてきた。これは、個体群全体の空間分布においても、異なるサイズクラスごとの個体の空間分布、或いは異なるサイズクラス間の空間分布においても同様である。なぜなら、競争は空間上で斥力のように働くと考えられるからである。すなわち、密度の比較的高い場所では競争によって個体は互いに間引き合い、結果としてほぼ等間隔に分布することとなる。しかし、その因果関係を定量的かつ論理的に示した研究は少ない。そこで、シミュレーションにより従来の説(競争は常に空間上で斥力のように働き個体の空間分布を一様化する)を検証する。

まず、個体間競争の性質を記述した競争カーネル関数を含む競争-成長モデルを構築した。とくにカーネル関数は、①近隣個体のサイズが大きいほど個体間競争の影響は大きい、②ある一定距離以上離れた個体同士は競争を行わない、③近距離内では距離に伴って影響は減少する、④個体間競争にはサイズにおける非対称性がある、⑤周辺個体数が多いほど影響は大きい、という植物の個体間競争の基本的かつ本質的とされる5つの性質を記述している。競争-成長モデルの基本構造はモデル選択(DIC)によって決定した。競争-成長モデルのパラメータは北海道のトドマツ実験林の毎木データ

を基に、マルコフ連鎖モンテカルロ法 (MCMC) で推定した。次に、死亡モデルを構築した。死亡モデルは、個体間競争のみの影響を考慮するため、1個体のうける個体間競争の総和でロジスティック回帰したものを使った。以上の競争-成長モデルと死亡モデルによって構成された個体ベースモデルによって、シミュレーションを行った。また、ある一個体が受ける個体間競争による負の影響の大きさ (competition intensity) は、競争カーネル関数によって推定できる。

シミュレーションによる個体の空間分布をより詳しく解析した結果、時間経過につれて、より小さな個体が大個体のより近傍に集中分布した。では、どのようにして、このような個体の空間分布が形成されたのだろうか。まず、初期では大個体の周辺では周辺個体の成長抑制が生じたため、小個体の集中分布ができたことが分かった。これは従来の研究と一致する。しかし、後期の小個体の集中分布は説明できなかった。そこで、次に、2次元平面上における competition intensity の分布 (competition intensity field) を調べた。その結果、competition intensity field の大個体の周囲に competition intensity の弱い場所が発見された。それを「competition-induced shelter (以下 CiS)」と名付けた。その場所では、小さい個体の枯死が抑制される。そのため、初期だけでなく長い期間にわたって、大個体の近傍で小個体が生き残ることができ、結果的に小個体の集中分布が形成されることが明らかになった。

大個体の近傍は、個体間競争によって、より大きな負の影響を及ぼすと考えられ、それはモデルにも明示的に記述されている。したがって通常、大個体の近傍では小個体は生存しにくい。そこで、なぜ CiS が生じるのかを調べた。まず、大個体は近隣競争によって、他の大-中個体を排斥するので一様化する。そのため、近隣の小個体は大個体の直近にいる場合、競争相手は近くの大個体だけですむ。しかし、その大個体から離れていくと複数の大-中個体と競争しなければならなくなる。このようなメカニズムによって、大個体の近傍にいる方が遠くにいるよりも competition intensity は小さくなり、CiS が形成されるのだと考えられる。実際に、空間分布の解析では、大個体の近傍には他の大-中個体は存在しにくく、また competition intensity の解析では、大個体の近くほど、他の大-中個体の及ぼす competition intensity は小さくなることが確認された。以上の結果より、従来知られている競争の性質を前提とした場合、競争は空間上で斥力としてだけでなく、擬似的な引力としても働くことが分かった。そのため、競争によって小サイズクラスの個体が大サイズクラスの個体の周囲で集中分布した。

2. ネットワークとしての競争

1990年代後半から複雑ネットワークに関する研究がはじまり、様々な社会や生物現象におけるネットワーク構造の解析が行われるようになった。その結果、スケールフリーネットワークやスモールワールドネットワークなどの複雑現象の理解にとって重要な性質が発見されてきた。本研究では、植物個体、競争関係、競争の強さを、それぞれネットワークのノード、リンク、リンクの重みとすることで、実際の植物個体群内の競争関係がどのようなネットワーク構造であるか、さらに時間発展に伴い、その構造が変化していくかを調べた。対象林分や、競争関係や強さの定量化の方法については、先に説明した【植物個体群の時空間ダイナミクスと競争】と同じである。ネットワーク解析のための指標として、バイナリ出次数、重み付き出次数を用いた。その結果、両出次数ともに、時間経過に伴い、ロング・テイルな分布 (べき乗分布、或いは対数正規分布) を形成していった。この結果は、個体群内において、少数の個体が、多くの個体に対して非常に大きな (生存や成長にとって) 負の影響を与えている一方、多くの個体は少数の個体に対して小さな負の影響しか与えていないことを意味する。この多数の個体に大きな負の影響を与えている少数の個体は、この個体群を構成する大個体であった。この結果は、第一に、競争を基本的にレギュラーネットワークとする格子モデルを植物個体群のシミュレーションにおいて使うことは非現実的な結果をもたらすことを示す。第二に、この結果は個体群の脆弱性の傾向を明らかにする。このようなロング・テイルな分布のネットワークは、次数の大きいノードへの選択的な攻撃に弱いことが知られている。すなわち、個体群において、伐採や害虫や病気などによる、少数の大個体の選択的な消失 (枯死) は個体群のダイナミクスに劇的な影響をもたらすことが予想される。