

葉は、いつ開き、いつ落とすべきか—樹木の経済学—

コーディネーター 巖佐 庸

北海道林業試験場の研究員だった菊沢喜八郎さんは、毎日のように林の中を歩き回って樹木の葉の展開を記録した。そして葉の展開の仕方にいくつかのタイプがあることに気がついた。葉の季節性についてまず目につくのは、1年中どの季節も葉をつけている常緑樹と、冬や乾期に葉を落として、夏や雨期のように光合成に都合がよい季節にだけ葉をつける落葉樹の違いであろう。落葉樹の間にも、春にほとんどの葉を展開し終えて夏の間はほぼ同じ量の葉を維持して秋に落とすという一斉展葉と、一部の葉を春に開くものの、その後夏にかけてどんどんと葉を追加していく順次展葉との違いがある。

菊沢さんはそれらの観察結果を理解するために、葉の寿命についての経済学理論を作り、それをもとに様々な植物の挙動を説明する。

樹木が限られた数の葉を保有してしよう。葉をつけてから時間が経つに従って、光合成をする能力はゆっくりと低下して行く。ゼロになるまで待ってから葉をつけかえるよりもまだ能力を残した段階で葉を落としてつけかえれば、若い葉は光合成能力が高いので、そのほうが効率的なのではないか。しかし新たな葉を作ることにはコストがかかるため、頻繁につけかえるとコストばかり支払うことになる。それらの中間に、長期での平均収入を最大にするつけかえ方があり、現実の樹木はそれに従っているのではないか。これが菊沢さんの議論の基本である。

1つの単純な形の数理モデルをもとに幅広い現象を理解していくのは、物理学や経済学で成功してきたやり方である。菊沢さんは、葉の寿命の経済学的理論が、植物の生き方を理解する上でとても役立つことを示している。

第5章においては、常緑と落葉の有利さが議論される。熱帯と寒帯に常緑が多く、それらの途中で落葉が多い。このパターンは一見説明が難しそうだが、それが菊沢モデルでごく自然に出てくるのだという。もっと面白いことに、季節が長くなることの葉の寿命への影響は常緑樹と落葉樹で逆転するが、それもモデルで説明できる。

第7章では、落葉樹の間にある順次展葉と一斉展葉との違いが説明される。ハンノキやドロノキは、1年の最初にある程度の数の葉をつけるが、その後も次々と葉を追加していく。最初につける葉は前年のうちに光合成で蓄えた養分を使って作るが、それから夏過ぎにかけて追加していく葉は、その年の光合成で得た収入を使って作るのだろう。しかし夏も終わり頃になると、葉の量はそれ以上増やさなくなり、秋になるとすべての葉を落としてしまう。これが順次展葉である。それに対してブナなどは、1年の最初にほぼすべての葉を作ってしまう、それからほとんど追加することはない。そのまま秋までその葉量を維持して、秋にはすべて落とす。これが一斉展葉である。

順次展葉と一斉展葉との区別を菊沢さんの本から学んだ頃、私は多年生植物の最適成長スケジュールの理論を計算していた。コスモスのように春にタネから発芽して葉を展開し、秋に次世代のタネを作ると枯れてしまうものを一年生草本という。これに対して、タンポポのような多年生草本や落葉性樹木などでは、1年目の終わりでも枯れず、地下部や幹などに貯蔵しておいた養分を使って翌年の初めに多量の葉をつける。そうして何年も生きて繰り返して繁殖す

る。このような多年生と一年生のいずれが適応的かを計算するには、2つの側面を計算する必要がある。1つは、各年内でのスケジュールの最適化で、光合成による収入を使って葉をどんどんと展開する時期と葉の展開をやめて貯蔵し始める時期が決まる。もう1つの側面は、その年に稼いだ分のうち、繁殖に用いる分と翌年の葉の展開のために貯蔵に回す分への配分である。これら2つを組み合わせると、多年生と一年生のいずれが有利かという問いに答えることができる。

さて最適成長をする多年生植物において、菊沢さんの順次展葉と一斉展葉が有利になるのはどのような状況かを考えてみると、最適成長解がいずれのタイプになるかは、前年において樹木が貯蔵分のうちどれだけを翌年に回すかによって決まることがわかる。多量に葉をつけると互いに陰になるため、植物が同時につけるべき葉の量には限度がある。しかし前年の段階で翌年も確実に生きられるとするならば、翌年に残すべき貯蔵物質の量を目一杯多くして、季節の初めから十分な葉の量をもつことが有利になる。その結果、翌年の春に多量の葉をつけるがそれ以後は追加しない一斉展葉が現れる。これに対して生息地に攪乱が多く、洪水によって流されたり、貯蔵中に損失を受けたり、その樹木よりも背の高い他個体が現れて翌年生育できなくなったり、といったリスクが高い状況では、翌年の葉の展開に回す分を減らし、前年のうちに繁殖により多く使用してしまうほうがよい。すると翌年の最初には貯蔵物質で葉をつけた後、まだ余裕があり、光合成で稼ぎながら葉を追加することになり、順次展葉が現れる。

これが私の最適成長理論の結論だった。つまり、攪乱の確率や貯蔵中の損失が大きいときには順次展葉、逆のときには一斉展葉に対応した葉量の季節パターンになると予測できた。ハンノキやドロノ

キが、氾濫原や洪水の後の裸地など攪乱頻度が高い場所に生育することを考えると、この結論は納得ができた。

私の理論は樹木全体がどのような季節パターンで葉量を保持すべきかを議論するものだが、菊沢さんの関心は個々の葉をどの時点でつけ、どの時点で落とすのかという別の側面を見ていたので、直接には対応していない。それでも菊沢さんの発見を知って、自分の理論と関連づけられたことに大変嬉しく思った。

第7章と第8章では、シュートの伸ばし方や、機能的葉寿命、それを用いた森林生態系の生産力測定など、その後に展開された様々な話題が触れられている。

北海道林業試験場の研究員をされていたころ、菊沢さんは『北の国の雑木林—ツリーウォッチング入門—』（蒼樹書房、1986）という本を出版され、私はその書評をする機会があった。以下にその一部を紹介したい。

……しかしこの本の本来の主題は、著者が十数年の間、進めてきた研究展開のドラマである。それはまずハンノキ属の樹木が夏の盛りに一部の葉を緑のまままで落葉させることの発見から始まる。各樹種の成長の季節性《フェノロジー》が生息環境と関連していることが見い出され、比較の対象はカバノキ科、常緑林床植物と次第に広がる。そして著者は、この葉の寿命及び葉の展開の仕方が、栄養塩類や水分の得にくさ（ストレスと呼ぶ）と生息場所の安定性（次年度にも生育可能かどうか）に応じて進化した適応戦略だ、との結論に達するのである。

読み進むにつれ、このようにして生態学の研究は進んでいるものなのか、と感心する箇所にくくつも出会う。

訪問したり、手紙を書いたりして他の研究者の意見を聞く。論文や著書を読んで仕事や考えを理解する。自分の考えを整理

して学会で発表する。雑誌に投稿してレフェリーの審査を受ける。それらをもとに自らの結論を再検討する——といった研究の歩みが描かれ、ものごとが次第に見えてくる充実感や、新しい現象を発見したときの胸踊る喜びが、著者の淡々とした叙述を通して伝わってくる。それとともに学問というものは一人で自らの問題意識を磨きながら進めていくものだが、他の研究者との意見の交換・批判・共鳴がいかに重要であるかがよく分かる。

加えてこの本には、進化生態学の様々な理論が手短にかつ平易に説明されていて——などの学説の記述は、進化生態学がどのような問いを発し、いかなるアプローチを行うかについて、著者が自身の研究テーマである樹木のフェノロジーを考えながら消化したものであるため、理論を並べただけの教科書にはない魅力と説得力が備わっている。

(アニマ, 170: p.98; 1987)

本書に説明される葉の寿命に関する理論が作られたのは、『北の国の雑木林』よりずっと後のことだ。にもかかわらず、上記の私の書評は、ほぼそのままでも本書にも当てはまる。

当時、著者である菊沢さんに面識はなかったが、読んでとても感激した。今振り返ってみると、それは著者の研究者としての姿勢に対する共感であったろう。時流に乗った研究というのとは全く違う。自分の興味に従ってどんどんと進み、仕事をまとめていくと、いつの間にか世界のトップレベルに到達している。菊沢さんは、ずっとそういう研究のやり方をされてきた。

1975年から1990年にかけて、適応戦略的な考え方が生態学の様々な分野に導入された。それらを紹介する多くの本では、「外国で発見された『新しいアプローチ』が、いつまでも古いもの見方

をする守旧派を打ち破って正義を樹立する」、みたいな書き方がされていた。他方では、「これらは重要なアイデアであるので、一通り理解しておかないと」、といった調子で、いろいろな用語や概念を次々と羅列して紹介する教科書も多かった。

「真理はいつも外国からくる」、「これが最新のアプローチ」、といった輸入業者みたいな言説は、私は嫌いだった。そんな科学のやり方のどこが面白いのだろう。自分で問題を見つけ、自分で考えて回答を考えていくのが研究ではないのか。そう思っていた私は、菊沢さんの本に示された研究への姿勢に、強く共鳴したのだった。32年後に書かれた本書においても、この姿勢は変わっていない。

様々な人との出会い、交流といったものについて、本書でもよく触れられている。とくに海外の国際会議に呼ばれ、論文でしか知らなかった海外の研究者と出会い、友人になり、共同研究を進める。そして日本に来てもらったり、国際会議に呼んだり、といった交流が解説される。

自ら森で樹木を観察し考えたことから世界中の研究者につながることを、これを菊沢さんは若い読者に伝えたいのだろう。研究がこのように進められるのなら、自分もぜひ研究の道に進み、他の人が考えなかったことを考え出してみたいと思う読者が現れると期待したい。

菊沢さんについて、もう1ついっておかねばならない。生態学だけでなく、どの研究分野でも、また日本だけでなく欧米でもいえるが、優れた研究者は結構な数いる。しかし、その中で後進を育てることができる研究上の優れた指導者は驚くほど少ない。その結果、現在活躍している研究者の多くは、前の世代のごく少数の指導者に薫陶を受けている。菊沢さんは、超一流の指導者であった。

北海道林業試験場の研究員だったとき、北海道大学をはじめ、周りにいる生態学に興味をもつ若者を集めて定期的にセミナーや勉強

会を開いておられた。林業試験場は、森林をうまく管理するための基礎研究を行うのが業務であって、教育機関ではない。しかし北海道林業試験場で菊沢さんと過ごした当時の若者たちは、のちにあちこちの主要研究大学の教授となって、日本の森林生態学を支えた。

その後、菊沢さん自身も京都大学の生態学研究センターの教授に迎えられ、農学研究科に移り、定年退職後も石川県立大学で教鞭をとられた。生態学会でもフェノロジー研究会をその主要メンバーとして長年にわたって熱心に開催された。その分野では多くの若い世代の植物生態学者が育った。

実は私も、菊沢さんの教育熱心さの片鱗に触れたことがある。キナバル山というボルネオ島にある標高 4100 m の山の熱帯林に視察に訪れたときだ。それは本書でも紹介されている TEMA(Terrestrial Ecosystem of Monsoon Asia) というプロジェクトの一環であった。

1500 m あたりに国立公園本部があり、研究者の宿泊施設もついていた。私にとっては初めての熱帯林で、何しろ樹木の葉は驚くほど大きく、いかにも緑色である。

夕食が終わった頃、菊沢さんは「いつまでも酒を飲んでいても仕方がない」といってそこにいた大学院生数名を促し、席を移して勉強会を始めた。私と一緒にきた理論を専門にする九州大学の学生もいたが、あらかじめ分担してあったのか、文献の紹介を始めた。夕食後の時間に、3人ほどの大学院生に報告をしてもらって、それぞれについて議論をした。これは大学の研究室で行うセミナーであり勉強会と同じだ。

私は、議論をした内容はすっかり忘れたが、熱帯林にきて菊沢先生の指導を受けるとは思わなかった。多分この調子で林業試験場でも大学でもやってこられたのだろう。先生がこんなに教育熱心だっ

たら、菊沢さんのそばから優れた大学院生が育ち、優秀な生態学者が輩出されるのも不思議ではないと納得した。

優れた理論モデルというのは、現実の詳細を取り込んで、すべてのことを定量的に説明し予測できるものだと読者は考えるかもしれない。実はそうではない。むしろ現実よりもはるかに単純化しているけれども、その挙動を見ることによって、複雑な現実の本質が読み取れると感じられるものが、優れた理論なのだ。

考えてみると、菊沢モデルは随分簡単な仮定を置いている。葉が上下に配置されると、上の葉は十分に光を受けるとしても下の葉は陰になるので受ける光は少なくなる。その結果、同じだけの光合成酵素を準備しても同じだけの収量は得られない。実際の樹木は決まった数の葉をつけるわけではなく、多数の葉をつけるときには互いに重なる。さらに新たに陰になった葉からは窒素分を新しい葉に転流し、その結果新しい葉に高い光合成能力が与えられる。これらの要素は菊沢理論ではすっかり無視されている。その意味で、非現実的な仮定を置いたモデルといえる。ではこのような様々な要素を入れて、植物個体にとっての最適の葉のつけかたや落とし方を計算してみるとどうなるだろう。もしかしたら、最適の葉の寿命のいろいろなパラメータへの依存性は、菊沢モデルでほぼ説明できてしまうのかもしれない。もしそうだとすれば、それは菊沢理論がいかに優れたものであるかを示すものなのだ。これはぜひとも調べてみる必要がある。

これから本書を読む方々には、ぜひ本書で、菊沢さんの研究者としての姿勢と、自分が解きたいと思う問題に取り組むことで世界の研究者につながり、生態学の最先端の概念につながり、それによって新しいことが次々とわかってくる楽しさ、そして若い世代へ研究の面白さを伝えようとする意欲、これらを味わってほしい。