HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	長期観測データを解明する森林シミュレイター
Author(s)	久保, 拓弥
Citation	科学, 71(1), 86-91
Issue Date	2001-01
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/18882
Type	article (author version)
Note	この論文ファイルは投稿時の原稿をもとに作成されており、実際の誌面とはレイアウトの相違や、字句校正レベルの異同があることがあります。
File Information	kagaku71-1-2001.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

「小川シミュレイター」の目次に戻る

岩波 ``科学" http://www.iwanami.co.jp/kagaku/index.html
2001 年 1 月号 LTER 特集 <リサーチ> 原稿
2000.12.07 版改 (掲載されたものほど推敲十分ではない) (2000.12.07)

長期観測データを解明する森林シミュレイター

久保拓弥 (Takuya KUBO, 地球フロンティア研究システム)

森林はどう時間変化していくのか —— その動態機構を解明するために調査区を設定し， 区画内の樹木個体の消長を追跡する ``毎木調査"が世界各地で行われている． 本稿では この毎木調査の長期観測データを解析する 新しい方法論 —— ``計算機集約的な還元と再構成" を紹介する． この新しい方法論は， 従来の過度に抽象化された動態モデルを廃して より現実的なものに置き換え， さらに統計学的な検討のみに留まっていた 個々の動態パラメータ推定を拡張して ``森林モデル全体に及ぼす影響" まで評価を目指している．

対象の構造に沿って還元・再構成する計算生態学

過去 10 年ほどの間に， 生態学の問題を 計算機集約的に解決する方法論が台頭してきた． これまで この分野の``モデリング"といえば， 教科書に掲載されてるような ``公式" に帰着させるために 調査データのもつ情報の大半を捨てさる作業 を意味していた (あるいは ``汚い"データとは無縁の形而上的な観念こそがモデル， とみなされてきた)． ところが いまや計算資源は安価に入手できるのだから， それをうまく活用すれば むしろ 生態学的な調査観察の対象に ``あわせるような" モデリングも可能なのではないか， という 従来とは逆の発想が研究者の間で広まってきたのである．

植物生態学における 計算生態学的な方法論の実用性と強靭さを示した 嚆矢として， Pacala ら [(1)] の発表した森林動態シミュレイター SORTIE と 竹中 [(2)] の開発した一連の樹木・植物モデルが挙げられるだろう． SORTIE は北米コネチカット州の森林を 再構成するために開発された． この類のものとしては初めて， 野外観測データから 明確な手続きで推定された 形態・成長・死亡・繁殖などの パラメータ群で構成されており， 新しい分野を切りひらいた． それに対して， 竹中は様々な植物の形状と 葉群の空間配置に焦点を当てた シミュレイション解析によって， この固着性生物たちの構造と機能の間を 明晰に関連づけることに成功している．

対象：小川群落保護林の毎木調査データ

1987 年に 林野庁・森林総合研究所の研究者たちを中心に 大規模な長期観測プロジェクトが始まった． 茨城・福島県境に位置する 小川群落保護林 (以下，小川と略記) に 6ha (300m × 200m) の調査区を設定し， その内部に存在する樹木たちの挙動をことごとく調べあげ， 森林生態系ダイナミックスの 全体的な把握を眼目としてかかげている． 2 年おきに継続されている毎木調査をはじめとして その調査内容は多岐にわたり， 多くの成果 [(3)] が陸続と報告されつつある．

ここで紹介する ``小川シミュレイター開発" はその中ではいまだ端緒についたばかりの研究計画といえる． 現時点では 毎木調査のデータ (1987 年から 1993 年まで) のみを利用する ごく``粗い"精度の段階までは到達しつつある． この小川毎木調査データは， 6ha 調査区内にある胸高 (地表高 130 cm) の直径が 5cm を超える全個体 (およそ 5000 本) の成長・死亡が記録している． つまり すでに``樹木らしい形"となるまでに 成育した樹木個体たちの ``全数人口調

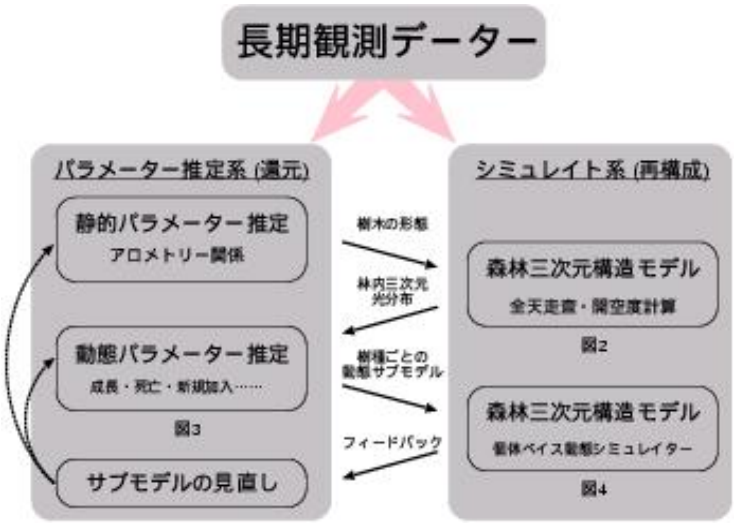
査"なのである.

小川の毎木調査によって調査区内で同定された 樹種の数はじつに 50 を超えており, この森林のもつ多様性の高さを示している. しかしながら, 稀少な樹種においてはデータ乏しく, 樹木個体の形態・成長・死亡・繁殖に関与する パラメータの推定が困難である. そこで優占度が高い 23 樹種を選抜した上で, データ処理の便宜上, 残りはまとめて仮想的な``1 種"とした. まずは この合計 24 樹種 (実質的には 23 樹種) の``個性"を特徴づけるパラメータ群を 長期観測データから抽出しなければならない.

森林内の三次元的な光分布を数値化

小川シミュレイターを樹木個体を単位とする 森林動態モデルを採用した. 計算機内の三次元仮想森林に配置された 樹木はいくつかの動態サブモデルによって その挙動が決まる. この動態サブモデルは 個体の形態を変化, 成長率の算出, 死亡するか生残するかの判定など 機能ごとに分化している. さらに この動態サブモデルは樹種ごとに 異なっているかもしれない. これらを特徴づける関数型やパラメータは 小川群落保護林の毎木調査データから推測されるのである.

シミュレイターの全系統は 毎木調査データを パラメータ群にまで分解する推定系と 樹種ごとに異なる 動態サブモデルを組み合わせて ひとつの仮想森林を構築する シミュレイト系から成り立つ これら二つの系統は互いの結果を参照しつつ 作業をすすめていくのである. このように推定と再構築を繰り返すことによって, 複雑な構造をもつ長期観測データに基づいて, ある樹木個体は どのような環境のもとで どう振舞ったのか (あるいは将来どうなりそうか) という情報を照会できる 一種のデータベイスを構築できたことになる.



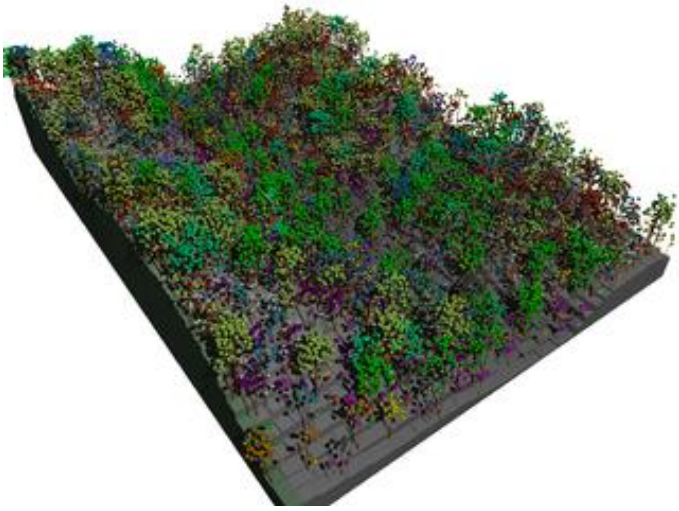
清書図版 (PDF file, 46KB) あるいは 清書図版 (PNG file, 9KB)

図 1　推定系とシミュレイト系の相補的関係. パラメータ推定の結果を利用して 対象の再構成をシミュレイト系で行い, 構築した仮想森林内で計算されたデータに 基づいて次の還元モデリングを行う. 推定系は汎用最尤推定コード, シミュレイト系は三次元仮想森林を生成し駆動するコード を中心に構成されている.

最初に形態パラメータ群を推定する. これは森林の``部品"である 樹木や地表面といったオブジェクトの形態を 数値化するためである. 一部の樹木個体はその太さ (胸高直径) だけでなく高さ (樹高) も測定されている. そこで, 太さから樹木の高さを予測する アロメトリー式を

使った形態サブモデルを構築する． このアロメトリー式は樹種ごとに異なる 最大到達樹高などいくつかのパラメータを含んでいる． これらパラメータの推定値は ``太さ-高さ" が 対になっている観測データに統計学的手法 (最尤推定法) を適用することで計算できる．

樹木・地表の造形が決まったら， 樹木集団の土台たる地形の起伏を データを参照しつつ再現し， 観測された座標にあわせて樹木個体を その上に配置していく．



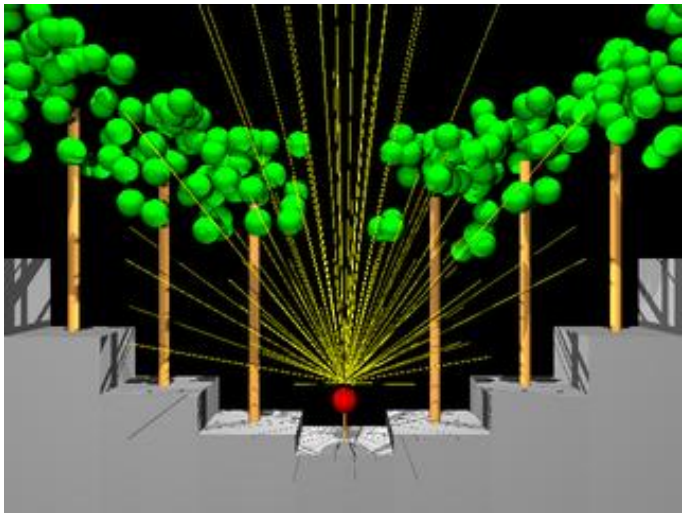
清書図版 (PNG file, 514KB)

清書図版 (PDF file, 56KB) あるいは 清書図版 (PNG file, 53KB)

カラーペイジ　小川群落保護林の三次元構造モデル． アロメトリー関係や地形補完といった 形態パラメータの推定によって 計算機内に再構成されたモデリング対象． これに動態サブモデルと そのパラメータを与えると， 各樹木個体は樹種ごとの特徴を発揮しつつ この``世界"で動き始める． 選抜された 24 樹種は色で識別できる．

植物の成長率や死亡率を決定する もっとも重要な要因のひとつは ``その場の明るさ" であると考えている． また同じ明るさでも植物の種類によって反応は異なる． ところで， 森林では樹木によって組みあげられる三次元構造が 明るさの空間分布を規定している． このモデルにおいても林内光環境を 計算しなければならない． なぜならば， 林冠 (森林の上層) まで到達していない 小・中径木たちの成長や死亡は 局所的な光量に左右されているからである． 仮に ある個体が極端に暗い環境におかれたならば， 光合成は不可能となり成長の停滞のみならず 収支のバランスが壊れて 死亡に至る可能性もある．

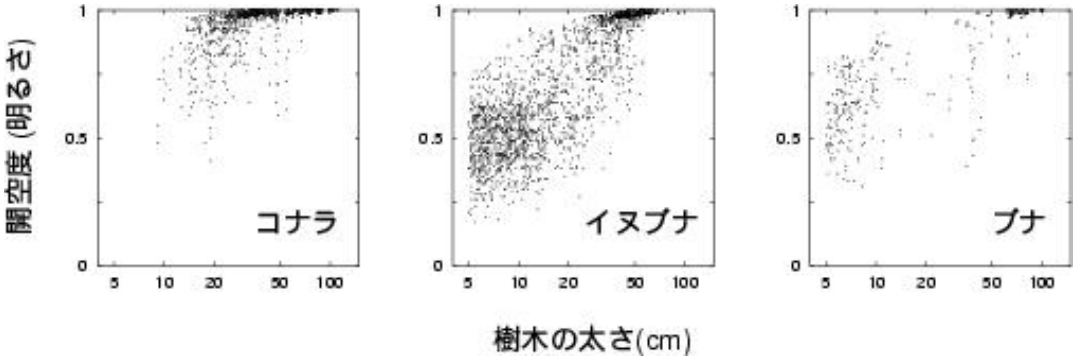
森林三次元モデルでは 局所的な明るさを示す指標を開空度と呼んでいる． 開空度を計算するのは``光源"と``目"である． 仮想森林を覆う全天上には 100 箇所の 点光源が分布している．これら``光源"の強度は一様ではなく， 天頂ほど明るく地平線に近づくほど弱くなる． また 林内の任意の位置に ``目"と呼ばれる観測点を設置することができる． ``目"は全天を見回し無限遠に位置する 100 個の光源のうち (光源強度で加重しつつ) ``何割が見えているか" を計算した割合が開空度である． ``目"から``光源"に伸びていく``視線"は 途中の樹木や地表といった障害物にぶつかると そこで吸収されてしまう． [脚註： なお， この三次元森林モデルでは 元の 6ha 調査区を鏡面対称にして 4 個つなぎ合わせた 24ha (樹木個体約 2万本) を 一斉に計算するようにしている．]



清書図版 (PNG file, 95KB)

図 2　個体の``目"から全天走査． 谷底の小さな個体 (中央下) が 開空度の計算をしているところ． 個体の上部に位置する``目"から 全天 100 箇所の``光源"に``視線"が届くかを 点検している． 視線は周囲の樹木や地表にぶつかると そこで吸収される．

図 2 に概念を示しているように， 各樹木個体は自分の``目"を作ることができる． この``目"は個体頂部に置かれ， そこで計算された開空度がその所持者のおかれている 局所的な光環境を代表させている．



清書図版 (PDF file, 170KB) あるいは 清書図版 (PNG file, 9B)

図 3　小川三大優占樹種の直径-明るさ関係． 1987 年-1993 年の観測において 合計胸高断面積 (ある樹種の林内における占有面積のようなもの) の大きいコナラ・イヌブナ・ブナについて， (胸高) 直径とその樹木個体の頂点における明るさの 関係を示した． 優占的な樹種間にもパターンに違いが見られる．

図 3 のような``太さ (サイズ)- 明るさ (局所的光環境)" 関係を選抜 24 樹種について描いてみると， 樹種によってまったく異なるパターンが生成される． コナラは明るい良い環境を占めているけれど 後継者たる小径木がまったく育っていない． あるいは， 開空度など無関係に あらゆるサイズの個体を取り揃えているのが イヌブナである． 樹種の個性の発露たる このような相違に着目しつつ 動態サブモデルのパラメータを推定していく．

成長・死亡サブモデルのパラメータ推定

計算機内の 樹木個体のふるまいは 成長と死亡の二語に集約される． まず 直径成長データを統計学的に解析してみよう． 成長は各年度独立であり， 成長量が何か確率分布にしたがうと仮定する． さらにこの確率分布は 樹木個体の太さ (サイズ) と 上で計算方法を説明した開空度 (局所的な明るさを表す推定値) に依存しているものとして 尤度方程式を定式化し， 最尤推定法で樹種ごとに固有な直径成長様式を特徴づける 複数のパラメータを同時に推定する． その結果， 成長のサイズ依存性と明るさ依存性は樹種によって 全く異なることがわかった．

死亡モデルもまた確率論的である． 樹木がある年度内に死亡する確率が サイズと光環境の関数になるような定式化を行う． 小川の樹木の死亡に関しては， (全樹種を一括して取り扱っているものの) すでに詳しい解析が報告されている． それによると 小さな個体では枯死率が高くなると観測される 一方で， サイズが大きくなるほど ``台風などによる幹折れ"など撹乱が 死亡要因に占める比率が増える傾向にある [(3)]． これを参考にしつつ， 樹種ごとに固有なこの率を上下している要因が サイズ (撹乱) と明るさ (枯死) であると仮定すると， やはり死亡サブモデルのパラメータ推定の結果は (成長サブモデル同様) 樹種ごとに異なる 内部状態・外部環境への依存性が算定された．

実際の樹木個体の営為には 成長・死亡だけでなく， 繁殖もふくまれているはずである． 毎木調査データには``新規加入"として その帰結が記録されている． これはある観測年度には直径が 5cm 未満であった 個体の直径が次の年度において毎木調査対象になるような 事象である． この新規加入現象のサブモデルとして， 若い小径木が一定速度で``わいて"くるような モデリングもいくつか試験している． しかしながら， (後述するシミュレイション比較のために) ここでは敢えてそれらを用いない．

以下に紹介するシミュレイション試行では， さらに単純化された新規加入モデルを採用している． すなわち， ある樹木が死亡すると， ただちに同じ場所に同種の 直径 5 cm の個体が取ってかわる． このようなサブモデルでは 森林内の樹木数は増減しなくなる． しかしながら， このような 現実ばなれした 単純化した新規加入サブモデルを 採用することによって， 次に述べるように， ここまでに推定した 成長・死亡サブモデルの パラメータ群の特徴が かえって容易に解明されるのである．

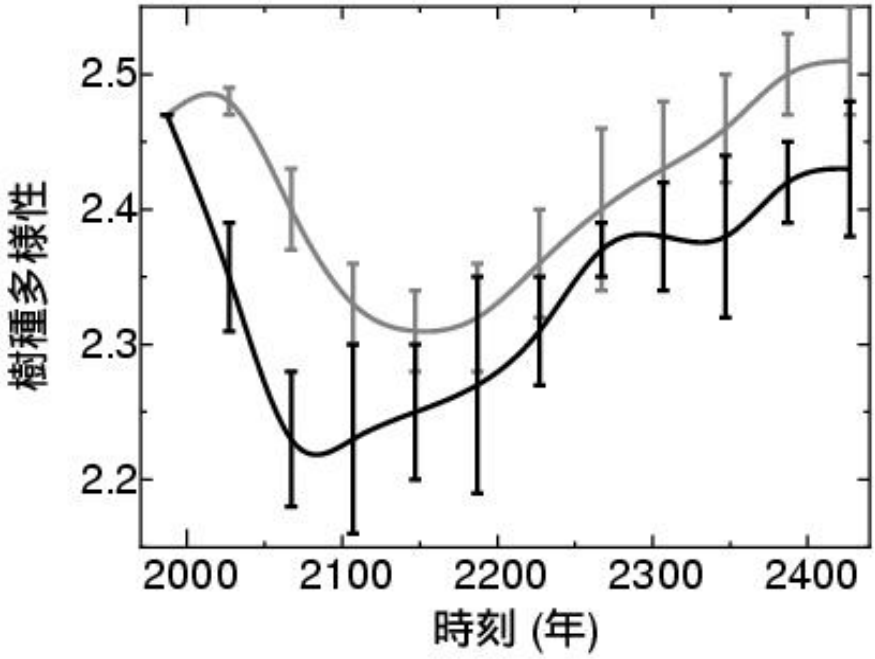
統合シミュレイションの挙動から個別の樹種について再考

前の節では 森林三次元モデルを構成する樹木たちを成長させ かつ死亡させる確率論的モデルが構築できた． この節では 樹種ごとに異なる これらの動態サブモデルで構成されている 樹木個体モデルからなる仮想森林 (森林動態モデル) を動かしてみる． 1987 年から 2487 年までの 500 年間を ひとつの独立試行として， 5 反復のシミュレイション (24 ha 約 20000 本) を行った． ここでは推定されたパラメータを そのまま使っているので， ``ベイスライン試行"と呼ぶことにする．

つぎにパラメータがサブモデルを通じて 個体・樹木集団に与える影響を評価するために， 個体の撹乱反応性 (死亡率のサイズ依存性) を調べる試行をおこなった． この``大規模撹乱試行"において， 頻度 0.l (期待再来期間は 10 ステップ) で台風や森林火災といった``撹乱年度"が到来し， 全個体の撹乱反応性が 3 倍に上昇する (つまり死亡率が増加すると設定している).

個々の樹木が独立に死亡するベイスライン環境と， 平均 20 年間隔で``大規模撹乱年度"が到来する 実験環境の計算結果を比較するために， 胸高断面積多様度指数 (以下，多様度指数と略記) を導入する． 胸高断面積はいわば林内における樹種ごとの ``占有面積"のような指標である (多様度指数はこの占有率から Shanon の情報量を 計算したものである).

ベイスライン試行でも大規模撹乱試行でも， 樹種ごとの個体数が一定に維持される単純化された ``死亡→加入" モデルを採用しているので， この多様度指数から次のことが判定できる —— 仮に全ての樹種でも大きなサイズの個体がいれば この 多様度指数は大きくなり， 一方で もしある特定少数の樹種だけに大きな個体がいるならば 小さくな値を示す． すなわち 多様度指数は樹木のサイズまで考慮した 林内樹種多様性の指標となっている.



清書図版 (PDF file, 12KB) あるいは 清書図版 (PNG file, 8KB)

図 4　森林動態 500 年間シミュレイションに見られる 樹種多様性の変遷． 灰色線がベイスライン試行 (データから推定されたパラメータそのまま)， 黒色線が大規模撹乱試行のもとでの結果を表している． 平均 10 ステップ (20 年間) 間隔で 大規模撹乱にさらされる状況で 多様性が減じる理由は， 樹種ごとに推定された撹乱への ``耐性"の差が大きいためである． いくつか限られた樹種の 大サイズ個体が厳しい撹乱年度でも 生残して優占的になっている． そのため， サイズ依存的な死亡確率が どの樹種にとっても高くない ベイスライン試行と比較して， 大規模撹乱試行のもとでは 森林全体の樹種多様性は低下するのである.

さて 図 4 に 500 年間シミュレイションで見られた 多様度指数の時間変化を示している． ベイスライン試行と大規模撹乱試行を比較してみると， 大規模な撹乱を想定した試行では 樹種多様性が大きく減少している． なぜこのような違いが生じたのか? もとのサブモデルに立ち帰って再検討していみると， 死亡サブモデルにおける サイズ依存性 (撹乱反応性) の樹種間の

差異が あまりにも大きく推定されていることが原因と判明した． これは， 多くの樹種ではあるサイズから死亡率が 急速に増加していくのに対して， いくつかの樹種ではほとんど変化していない． 撹乱反応性の乏しい樹種では ``撹乱年度"であっても大径木がほとんど死なず， 撹乱に弱い樹種に比べて``面積占有" の獲得競争で圧倒的に有利なっている．

小川の森林において， 台風などによる大規模撹乱において， いくつか特定の樹種だけが 桁はずれの生残性を示すとは信じられていない (ただし森林火災への適応を示唆する樹種は存在している)． つまるところ， これはモデリングの不備とみなすのが妥当であり， パラメータ推定に使った関数型を もう一度よく考えなおしたほうがよさそうな 結果である．

このことから， 統計学的な手法で得られた 一見もっともらしいパラメータを そのまま受け入れてしまうのは， 全く危険であることがわかる． パラメータを生態学的な機能を評価するより良い方法は， 全システムの中での振舞いを調べることなのである． 樹種ごとに異なるサブモデルで 構成された個体モデルからなる 森林動態モデルを動かしてみると， 森林全体の挙動に個々の パラメータが与えている影響が明確になる． さらに上で示したように， パラメータの値を ``ゆさぶってみる" ような実験によって， ようやくにしてモデリングの不的確さが 判定されることもある．

内部と外部から壊されては再生するシミュレイター

森林生態系のような 多少は複雑な現象を いったんサブモデルに分割してから 再びシミュレイターとして統合する方法論， その利点とは何なのだろうか? 筆者としては ``シミュレイションによって将来環境が予測可能" といった よくある能天気な放言のたねにするのではなく， むしろ現在すでに得られている調査データに対して 異なる発想に基づいて何度も再検討するための道具 として使用したほうがましではないかと考えている．

さらにつけ加えるなら， シミュレイターを破綻させるのは， 推定-シミュレイト複合系内部で生成された 計算結果ばかりではない． 長期間観測によって 刻々と得られゆくデータそのものもまた， それまでの定式化と組み立ての見直しを迫るのである． 一例として， 小川シミュレイター開発と並行して進められている， 一段と``粗い"スケイルの現象をとらえようとした 航空写真 (約 25ha ) 解析が挙げられるだろう． 1976 年から 1986 年までの 観測結果を``予測"できていた この動態モデルは その後 5 年間の急変動に全く追随できなくなったのである． おそらく同様に， 新しい観測年度において得られる毎木調査データは， そのたびに小川シミュレイターに 変革を強要するのであろう (そして当然ながら， この``未来の衝撃"に備えるべく設計されてはいる)．

本稿で述べきたのは 新しいけれど じつに素朴な計算機集約的な手法にすぎない． 要約するならば ``毎木調査データをばらばらにして 動態パラメータ群にまで還元， 長期観測データの構造に沿って それを組み直して動かし， 計算結果と新事実を見ながら考え直す" —— しかしながら， これは これまで森林動態では常識とされてきた 数々の``公式"を再検討させる 強力な方法論となりうるのである． 森林を再構成しようとする中で 従来の定式化の弱点の数々を露呈しつつある 小川シミュレイター —— その``長期観測-還元-再構成"のサイクルは ようやくにして 最初の一周目を終えつつあるところなのだろう． [(4)(5)]

参考文献

1. Pacala, S. W. et al: Ecol. Monogr., 66, 1 (1996) など． 解説 web page は http://www.

sciencemag.org/content/feature-priv/data/deutschman/eco_model.htm
2. 竹中明夫: 科学, 67, 616 (1997) など． 解説 web page は http://www03.u-page.so-net.ne.jp/rd5/takenaka/docs/kagaku/katachi1.html
3. Nakasizuka, T. et al.: Vegetatio 103, 105 (1992), Masaki, T. et al.: Ecology 75, 1903 (1994) あるいは 柴田銃江: 科学 69, 458 (2000) など． 解説 web page は http://www.ffpri.affrc.go.jp/labs/femnet/index.htm
4. 今回掲載できなかった樹種ごとのパラメータ推定などの 結果については筆者の web site http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~kubo/ofr/で公開する予定.
5. 本稿で紹介した研究では， インターネット上で内容が公開されている freeware のみを使用して プログラム作成や描画を行った． これらの開発・保守・普及に尽力されている人々に感謝したい.

「小川シミュレイター」の目次に戻る