



Title	長期観測データを解明する森林シミュレーター
Author(s)	久保, 拓弥
Description	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。
Citation	科学, 71(1), 86-91
Issue Date	2001-01
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/18882
Type	journal article
File Information	kagaku71-1-2001.pdf



[「小川シミュレーター」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ーター

[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 ``每木調査"が世界各地で行われている。本稿ではこの每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ざ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、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ーター 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ー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：小川群落保護林の每木調査データ

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っている。2年おきに継続されている每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 ``小川シミュレーター開発"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。現時点では每木調査のデータ(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。この小川每木調査データは、6ha調査区内にある胸高(地表高130cm)の直径が5cmを超える全個体(およそ5000本)の成長・死亡が記録されている。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

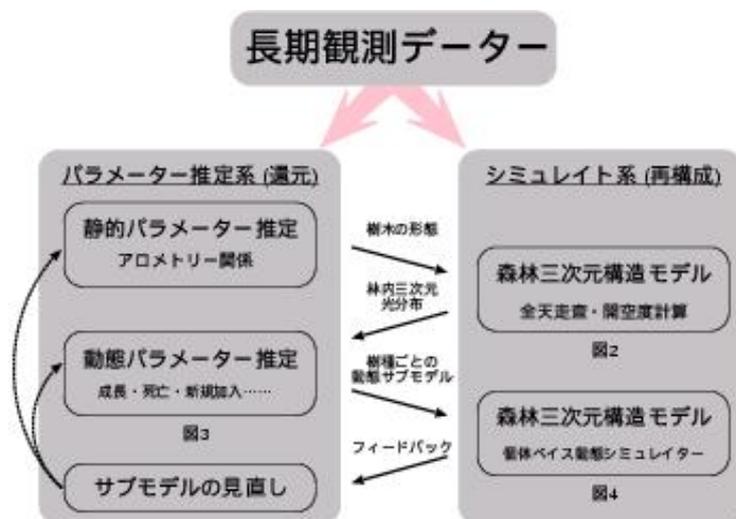
査"なのである。

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ずっと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

小川シミュレー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。これらの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。

シミュレーターの全システム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ート系から成り立つ。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ースを構築できたことになる。



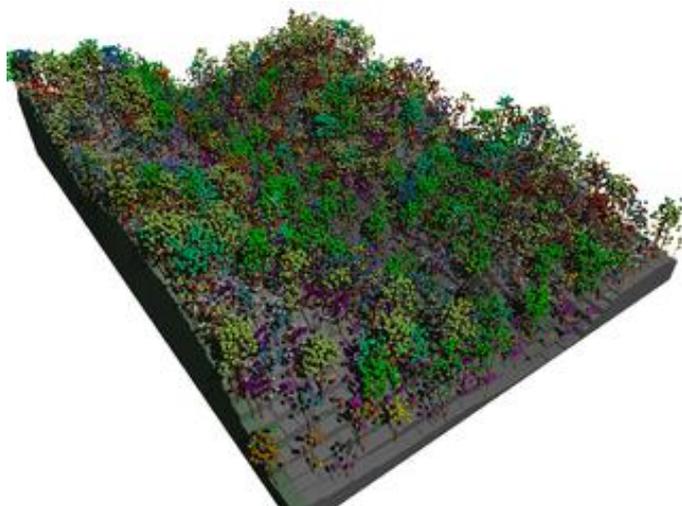
[清書図版 \(PDF file, 46KB\)](#) あるいは [清書図版 \(PNG file, 9KB\)](#)

図1 推定系とシミュレート系の相補的關係。 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ート系で行い、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、シミュレー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)

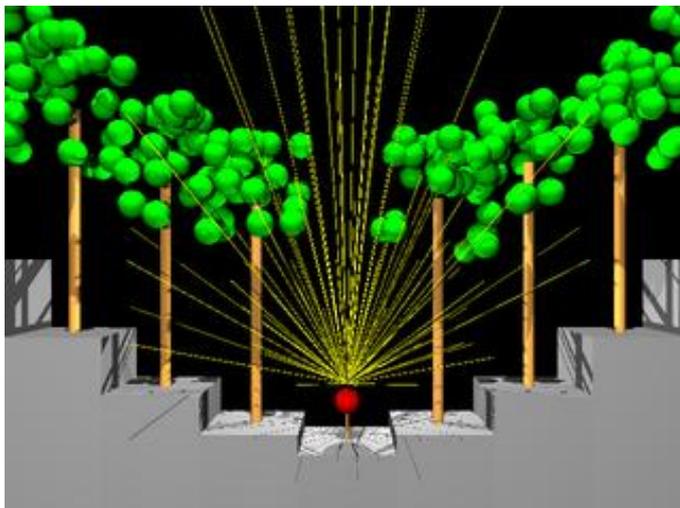


[清書図版](#) (PDF file, 56KB) あるいは [清書図版](#) (PNG file, 53KB)

カラーページ 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．

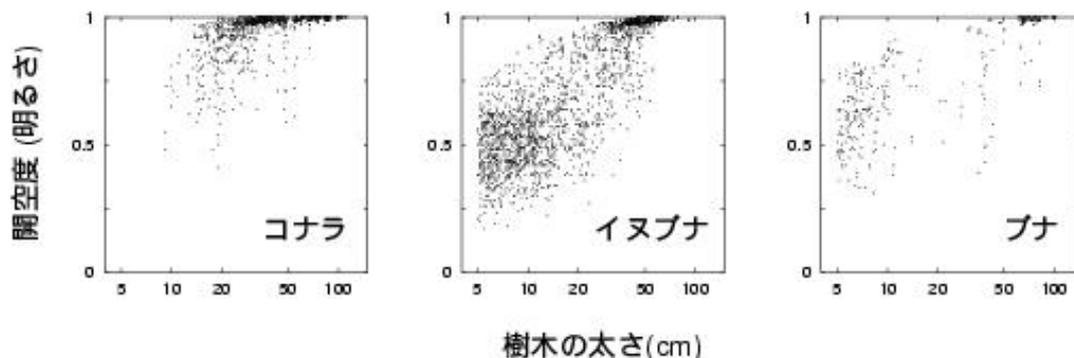
森林三次元モデルでは局所的な明るさを示す指標を開空度と呼んでいる．開空度を計算するのは`光源`と`目`である．仮想森林を覆う全天上には100箇所の点光源が分布している．これら`光源`の強度は一樣ではなく，天頂ほど明るく地平線に近づくほど弱くなる．また林内の任意の位置に`目`と呼ばれる観測点を設置することができる．`目`は全天を見回し無限遠に位置する100個の光源のうち(光源強度で加重しつつ)`何割が見えているか`を計算した割合が開空度である．`目`から`光源`に伸びていく`視線`は途中の樹木や地表といった障害物にぶつくとそこで吸収されてしまう．[脚註：なお，この三次元森林モデルでは元の6ha調査区を鏡面对称にして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く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(局所的な光環境)」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」など攪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(攪乱)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、(後述するシミュレー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ーション試行では、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5cm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。

統合シミュレーションの挙動から個別の樹種について再考

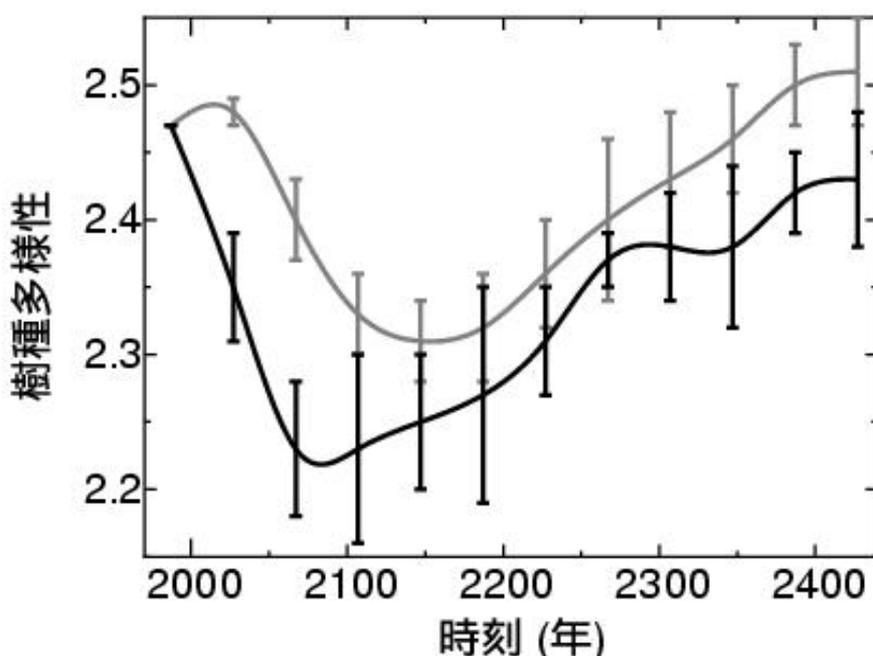
前の節では森林三次元モデルを構成する樹木たちを成長させかつ死亡させる確率論的モデルが構築できた。この節では樹種ごとに異なるこれらの動態サブモデルで構成されている樹木個体モデルからなる仮想森林(森林動態モデル)を動かしてみる。1987年から2487年までの500年間にわたるひとつの独立試行として、5反復のシミュレーション(24ha約20000本)を行った。ここでは推定されたパラメータをそのまま使っているため、「ベースライン試行」と呼ぶことにする。

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、個体の攪乱反応性(死亡率のサイズ依存性)を調べる試行をおこなった。この`大規模攪乱試行"において、頻度 0.1(期待再来期間は 10 ステップ)で台風や森林火災といった`攪乱年度"が到来し、全個体の攪乱反応性が 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`大規模攪乱年度"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攪乱試行でも、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 年間シミュレーションに見られる 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)、黒色線が大規模攪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)間隔で大規模攪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攪乱への`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攪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、大規模攪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 年間シミュレーションで見られた 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攪乱試行を比較してみると、大規模な攪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みみると、死亡サブモデルにおける サイズ依存性(攪乱反応性)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。攪乱反応性の乏しい樹種では`攪乱年度'であっても大径木がほとんど死なず、攪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になっている。

小川の森林において、台風などによる大規模攪乱において、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ーター

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ー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`シミュレー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、シミュレーターを破綻させるのは、推定-シミュレー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、小川シミュレーター開発と並行して進められている、一段と`粗い'スケー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従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ー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ーター。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週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 .

[「小川シミュレーター」の目次に戻る](#)