

持続的針広混交林景観を再現する肢体的モザイク動態モデルについて

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2012-05-11 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 藤本, 征司 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.14945/00006595

持続的針広混交林景観を再現する肢体的モザイク動態モデルについて

藤 本 征 司*

Limb-like Mosaic Dynamics Model Simulating Sustainable Mixed Forest Landscape Constructed by Various Coniferous and Broad-leaved Trees

Seishi FUJIMOTO*

Summary

Clarifying the structure and dynamics of complex forest landscape mosaic constructed by various tree species, a Limb-like Mosaic Dynamics model (LMD model) assuming limb-like development of next generation and then in which the seed dispersal is limited in the near regeneration site as well was developed. By the LMD model in which the difference in the competitive, stress tolerant and ruderal behavior between conifers and broad-leaved trees were parameterized, the sustainable mixed forest mosaic could be reappeared in a computer simulation using the lattice model.

はじめに

里山域の森林景観は、針葉樹の一斉造林地が大面積に広がるか、広葉樹二次林などが成立している場合が多く、また、広葉樹二次林などはもちろん、針葉樹人工林の場合でも、半ば放置された状態にある場合が少なくなかった(藤本、2003, 2008a)。しかし、近年、いまだ多分に試行錯誤的ではあるが、各地で里山域の森林景観整備が進められ始め、特に、針葉樹一斉造林地を針広混交林化する試みが推し進められ、また、そのための生態学的基礎研究も活発に展開されるに至っている。すなわち、著者による一連の試み(藤本、2008a、2009a など)もこのような試みのひとつであったといえ、現時点では、それほど多くの成果は得られていないが、暖温帯里山域の森林景観整備のひとつとして、殆どの地域において消滅してしまった原生林に代わるにたるほどの十分発達した「原始の森(一種の針広混交林帯)」の復元が考えられることなどを指摘し、このような「原始の森」復元の事例対象地の景観モザイク構造の把握やその動態モデルの構築などを進めてきた(藤本、2008a、2008b、2009a、2009b、2010a、2010b、2011; 藤本・木村、2011 など)。本報告はその続報であり、持続的な針広混交林帯景観が再現できる景観モザイク動態モデルの構築・評価を試みた。モデルの構築に当たっては、森林景観の肢体的存立性に着目し、景観モザイ

* 静岡大学農学部附属地域フィールド科学教育研究センター 静岡市駿河区大谷 836

Center for Education and Research of Field Sciences, Faculty of Agriculture, Shizuoka University.

ク動態を記述する数理モデルを組立て、それをシミュレーションモデルに組みかえ、その針広混交林帯景観の再現性の評価を行うこととした。

肢体的モザイク動態(LMD)モデルのコンセプト

(1) 物体モデルと肢体モデル

生物個体や生命的自然の総体は、「物体(Corpus、粒子)」的に分節化されるだけではなく、「肢体(Limb)」的にも分節化される(廣松、1975)。ここで、「肢体」は、「物体(粒子)」のように、他から完全に独立した実体性・自己同一性の高い実在物ではなく、生物個体から分岐している四肢や樹木の枝のように、少なくともその一部が他と繋がりにあるため、他からの独立性が低く、「物体」よりも自己同一性・実体性が低い「物」的存在を指す。

物体的分節化によって知覚対象化された対象物を「物体(物体的分節体、粒子的分節体)」と呼び、肢体的分節化によって知覚対象化された対象物を「肢体(肢体的分節体)」と呼ぶ。従って、物体や物体と物体の関係を記述するモデルが物体(物体的)モデルとなり、「肢体」や「肢体」と「肢体」の関係を記述するモデルが肢体(肢体的)モデルとなる。以下に触れるとおり、肢体(肢体的)モデルは、物体(物体的)モデルよりも、はるかに実体化の度合いが低い肢体的分節化・物的対象化・物象化に基づくモデルであり、生物的自然や生物的自然景観のような実体性が不明瞭で、「肢体性」が顕著な対象の動態を考える場合に有効なモデルとなると考えられる。

(2) 物体的モデルの問題点

物体モデルでは、通常、それ以上分割できない実体的な構成単位が想定され、それが一般に個体(Individual)と呼ばれる。樹木などでは、いわゆる個体を一種の population (個体群) 的なものと見なす場合もある(Harper、1977)。しかし、このような場合でも、物体的モデルで考える限り、個体に代わって、それ以上分割できない別の実体的な構成単位が想定され、一般に、樹形を構成する Module のようなものが実体的な構成単位とされる(Harper、1977)。そして、この場合、個体は Module の集合体となり、通常、Module より実体性・自己同一性の希薄なものとして見なされる。これとは逆に、社会性昆虫などのように、個体群を個体的なものとして見なす場合もある。その場合は、通常、個体の実体的側面が希薄となる。このように、物体的モデルでも、必ずしも、実体的な構成単位がいわゆる「個体」に限定される訳ではないが、実体的な構成単位を指定する点では共通しているおり、通常、このような実体的な構成単位が競争や適応、進化の単位と見なされる。また、物体的モデルでも、必ずしも、実体的な構成単位を個と集団のどちらか一方に限定する訳ではなく、個と集団(個体の諸要素と個体、個体と個体群など)の双方に実体性を認める場合もあるが、相違は、ただ一つのものに実体性を認めるか、複数のものに実体性を認めるかに帰着し、実体的な構成単位をまず考える点では一致している。物体的モデルにおいて、個にのみ実体性を認める場合は要素実在主義・社会唯名論的となり、集団にのみ実体性を認める場合は社会有機体論的となる。それに対して、個と集団の双方に実体性を認める場合はその折衷論となるが、これもまた同じ実体的思考のバリエーションに過ぎないと考えられる。

以上のように、物体モデルでは、いずれにしても、動態の解析に先立って実体的な構成単位があらかじめ定められるが、このことは、動態においてその単位となる親個体と次世代候補を互い

に分離独立した粒子的実体と見なすことを意味している。例えば、物体モデルで樹木個体群の動態を見ていく場合(ここでは、樹木個体を「個体」と見なす普通の考え方に従って話を進めていく)、親個体を確定し、さらに次世代候補を散布された個々の種子という粒子的な実在物に求めることになる。確かに、種子は親世代から生じ、その遺伝的性質を充分受け継ぎ、しかも親世代から分離・独立した存在である。そして、それが発芽・成長していけば、次世代親となる。すなわち、以上のことは、個々の親個体をあらかじめ確定し、また、それとは別に、個々の種子自体やその集合体を次世代候補と見なす考え方に十分な根拠があることを意味しているように思える。しかし、より詳細に見ていくと、以上のような、親世代と次世代候補である種子(もしくはその集合体)を実体的なもの同士としてあらかじめ分離して考える見方には大きな矛盾があることに気づく。

まず、種子を親個体から完全に分離・独立した実体的存在と見なせるかどうかについては大きな疑問がある。第一に、種子が元々親個体から肢体的に分岐して生じた花序や花、あるいは果実の一部であり、その意味で、親個体の一部を構成していたものであることは重要である。もちろん、種子の本体である胚は、遺伝的構成が異なる雌雄親からの配偶子の受精によって生じたものであるため、分岐の端末を構成する枝条や花序、花などとは異なり、親個体とはその遺伝的性質が異なる。従って、種子や種子集団は、例え親個体から遊離していなくても、親個体から完全に区分できる存在と見みることは不可能ではない。しかし、このような親子間での遺伝的性質の違いは、両者を別の存在として見なし得る根拠となっているとしても、世代の異なるもの同士として明確に区分できる根拠となっている訳ではないことは重要である。昆虫類などでは、単為生殖を行なって、遺伝的性質の変わらない次世代をつくり続ける種が多く認められる。樹木などでも、自殖によって次世代をつくる場合が少なくない。枝先を飛散させて、クローン個体を次世代としてつくる種も存在する(藤本・篠田、1982)。根萌芽によって次世代を作る種もある(小川・福嶋、1996)。これらの事例は、遺伝的性質の違いが、親世代と子世代を分かつための前提条件となっているわけではないことを意味している。むしろ、親世代とその次世代の関係の成立は、遺伝的性質が似ていることを、その前提条件としていることは極めて重要である。当然のこととして、遺伝的性質が全く異なっておれば、親子関係は成立しない。また、被子植物(広葉樹)の場合は、親個体から散布体として分離するものが、種子ではなく果実である場合が少なくないが、果実は種子が親個体起源の子房によって覆われたものであるもので、この場合は、散布体の全体が遺伝的に親個体から分かつたれているわけではないことになる。さらに、針葉樹や広葉樹の一部には、散布体が偽果であり、親個体の種柄や花序の一部といった栄養器官の一部を伴うものであるものもある。また、同様のことは、種子自体についても言え、その種皮は、例え減数分裂を経て発達したものであるとしても、種子を形成した親個体(母樹)起源のものであり、母樹と同じ遺伝的性質を持っている。すなわち、以上のことも、次世代である散布体や種子が遺伝的性質によるだけで、親個体から区分されているわけではないことを意味している。

すなわち、以上のように、親個体と種子は、これら両者の位置的關係(同所的か異所的か、連結・接続しているか遊離しているかなど)とは無関係に、遺伝的相違によって区分できる場合も少なくないが、このような遺伝的相違が両者の世代的相違を決定付けている訳ではないことは重要で、このことは、両者の世代的相違を決定付けているものが、やはり、何らかの両者の位置關係に帰

着できることを強く示唆している。しかし、それでは、それは具体的にどのような位置関係に帰着すると言えるのか。まず、まったく両者が同所的で互いに融合し合うような位置関係にあるのだとすると、世代的相違には到底繋がらないことは明らかである。しかしまた、逆に、空間的に完全に遊離した位置関係にあるのだとすれば、位置関係から両者の連続的関連性を帰着し得なくなることも明らかである。すなわち、以上のように考えると、結局、これら両者の親子関係の成立を可能にする唯一の位置的関係は、マクロに見ると同所的ではあるが、ミクロに見た場合は異所的であり、異所的ではあっても、完全には分離しておらず、本体である親個体と次世代が相互に充分接続し合った関係に求められるようになる。

そして、さらに具体的に考えると、両者の親子関係の成立を可能にする位置的関係は、結局、親個体と種子が直接的には親個体から肢体的に分岐した存在である点に帰着するものと判断できる。そして、以上の論議は、親個体からは完全に分離していない種子に対してのみならず、散布され、親個体から分離独立した種子にも当てはめられる。確かに、散布された種子は、視覚的には親個体から完全に独立・遊離しているものとして認識される。しかし、種子が散布されるのは、多くは親個体の近傍であり、例え、鳥類などによって相当の遠距離にまで散布されたとしても、それはその一部であるに過ぎず、種子は、総体としては近傍にしか散布されないものといえる。すなわち、以上のことは、散布された種子の場合でも、まずは、親個体から肢体的に分岐した分岐体の一部として位置づけられることを意味している。

物体モデルの問題点は、結局、「個体」の個物的自己同一性(再認的自己同一性；廣松、1975)のアプリオリな措定、言い換えると、「個体」の実体としてのアプリオリな措定の困難性に帰着する(廣松、1972、1975、1985)。それは、単に、個体が物質代謝を行ったり、成長していくことを通して、その内実を変えていくといった、特定個体の再認的同一性の了解困難性だけでなく、次世代形成に向けた生殖成長や種子分散にまで問題が及んでおり、個体存在は必ずしも、個体の外皮を界面として外界と明確に区分できるわけではなく、散布された種子集団もまた個体の一部と見なせるし、それは、分散された花粉集団にも及ぶ。もし、以上のように考えないのであれば、そもそも、再認的同一性を論定し得なくなることも重要である。すなわち、このような事実が、個体の「自己同一性」、「実体性」の措定の困難性を指し示しており、ひいては、次世代候補を親世代と子世代(次世代親世代)が半ば繋がり合った肢体的総体として把握するようなモデルの採用を不可避としているものと考えられる。「種」のような類種概念を非実体的なものとする見方は、今日では、生物学や生物分類学などにおいても一般化されている(例えば直海、2008など)。生物生態学にあつては殆ど常識化されていると考えることもできる。それに対して、個体や個体群のような個物や個物の集合体も非実体的・非実在的な概念と見る見方は、現在のところは殆ど了解されていない。しかしながら、廣松(1972、1975、1985)などの「関係の一次性」に関わる議論を参照にすれば、類種概念だけでなく、個物概念の非実体性もまた明白な事項といえる。

以上のことから、親世代と子世代は、物体的・粒子的分節化によって、これらをあらかじめ別の実体として定めることはできず、次項で触れるような、親世代と子世代(次世代親世代)を半ば繋がり合った肢体的総体として把握するようなモデルの採用が是非必要となると考えられる。

肢体的モザイク動態モデルの構築

(1) 肢体的モザイク動態モデル (Limb-like Mosaic Dynamics Model)

上述したように、物体や物体と物体の関係を記述するモデルが物体(物的)モデルであり、「肢体」や「肢体」と「肢体」の関係を記述するモデルが肢体(肢体的)モデルとなる。肢体モデルは、樹木の成長や樹形形成、タケの地下茎も含めた地上稈の増加パターン、森林モザイク、風景モザイクの動態の記述などに有効となると考えられる。すなわち、本報告で取り上げる肢体的モザイク動態モデル(Limb-like Mosaic Dynamics Model)とは、肢体的モデルのうち、森林モザイクや風景モザイク、タケと樹木の競争・共存など、肢体の集合体の動態を記述するモデルのことを指し、その最もシンプルなのが、1つの個体群の動態を記述する肢体的個体群動態モデル(Limb-like Population Dynamics Model)となる。

(2) 肢体モデルによる次世代の分散パターン

物的モデルでは、次世代(種子)は、例えば比較的近距离にしか分散されない場合でも、かなりの程度まで粒子的に自由に分散するものと見なされる。そのため、近くのサイト(親個体が存在するサイトも含む)では、その全面に次世代が分散することになる。従って、近くのサイトでは、他種との競合がなければ、親個体数がロジスチック式のような「閉鎖系」における成長を記述する何らかの関数式に従って増加し、近くで見なされるサイトの面積が充分小さければ、そのサイトの全面を急速に占める(すなわちサイト毎の K 点に近づく)に至り、その結果、時間の経過とともに、サイトを通した親個体の総数が、2次元空間で考えると2次関数的に増加することになる。また、以上は、分散が充分狭い範囲に限られる場合に過ぎず、分散がさらに広い範囲におよぶ場合は、2次関数的増加を超えるに至り、さらに分散の自由度が高くなれば、結局、サイトを通した親個体の総数もロジスチック式のような「閉鎖系」における成長を記述する関数に従って増加するようになると考えられる。

それに対して、肢体モデルで考えると、次世代は親世代と半ば連続した親世代から肢体的に分かれる分岐体として捉えられるため、その分散距離は近くのサイトにのみ限定されるとともに、分散可能な近くのサイトにおいても、その全面に分散されるのではなく、肢体的にその一部のみを占有する方向でしか分散されない。従って、その近くのサイトにおける個体数の増加は、ロジスチック式のような「閉鎖系」における K 点に収斂する増加曲線ではなく、ミッチャーリッヒ型のリチャーズ関数式(大隅・石川、1983)やベルタランフィ式、相対成長式、拡張相対成長式のような「開放系」自体の成長を示すモデル(従ってその K 点は、系の収容力を指すのではなく、個体の最大サイズを指し、収容力を示す K より小さい)によって記述できるようになり、親個体の総数の分散・増加は、分散範囲が2次関数的に拡大する場合でも、親個体数密度は時間的に減少していくようになると見なせる。

(3) LMD モデルの記述に用いる主な諸概念(用語)、変数とパラメータ

以下の LMD モデル(その数理モデル)の記述に際し用いる主な用語、変数とパラメータを以下の通り定める。なお、このモデルは、格子モデルに従って構築していくものとする。

s : サイト。局所を構成する部分空間。原則的にはサイトのサイズは任意であるが、森林の動態

を考える場合は、20m×20m程度を基準とし、これを動態単位とする。任意のサイトは s_x で表し、 x, y 座標での位置を表す場合は $s_{x \cdot y}$ で表す。

K' : 1サイトが物理的に収容可能な標準親個体の数。通常、1標準親個体が占める面積を $5m \times 5m$ と見なし、従って、その場合、 K' は16となる。

$M(t)$: 任意の種の時間 t における個体量。ここで個体量は、1標準親個体の占有可能面積を1とした場合の、総占有面積に相当する。

$N_{sx}(t)$: サイト x の時間 t における個体数。サイト $x \cdot y$ における時間 t の個体数を表す場合は、 $N_{x \cdot y}(t)$ で表す。

S_1, S_2 : 種1と種2 (グループ1とグループ2)。針葉樹と広葉樹のような、大きな分類群間にも適用できるものとする。

$M_1(t), M_2(t)$: 時間 t における特定のサイトの S_1 と S_2 の個体数。

$M_{1x \cdot y}(t), M_{2x \cdot y}(t)$: 時間 t 、サイト $x \cdot y$ における S_1 と S_2 の個体数。

r_1, r_2 : S_1 と S_2 の増加率。環境抵抗がない場合の、サイト毎に1親個体を作り得る次世代親個体数(つまり任意のサイトに分散させる親個体数が1の場合の次世代親個体数)。任意の種なら r_0 。

インサイド(inside)、アウトサイド(outside) : 親個体が位置するサイトをインサイド、その近傍サイト(この解析では前後左右の4サイト)をアウトサイドと呼ぶ。

オンサイト(onsite)、オフサイト(offsite) : インサイドとアウトサイドの総体をオンサイト、それ以外のサイトがオフサイトとなる。

b_1, b_2 : S_1 と S_2 のインサイドへの分散率 (任意の種なら b)。アウトサイドへの分散率は全体で $1-b$ 、 n 方向に分散する場合は、1方向当たり $(1-b)/n$ 。

C_1, C_2 : S_1 と S_2 の競合係数。

(4) ただ1種からなり、全体密度効果を受けない場合の動態モデル

$N_{sx}(t)$ の記述

まず、ただ1種からなり、また、全体密度効果を受けない場合 (局所密度効果は受ける) の $N_{sx}(t)$ の増加曲線について考える。サイト x をインサイドとし、そのアウトサイド(全方向)をサイト $x+1$ とすると、インサイドであるサイト x の $M(t)$ 、すなわち、 $N_{sx}(t)$ は、

$$N_{sx}(t) = f\{bN_{sx}(t-1) + (1-b)N_{s(x+1)}(t-1)\}$$

で定まる。ここで、 $N_{sx}(t-1) + N_{s(x+1)}(t-1) = P_{sx}(t-1)$ と置くと、上式は、

$$N_{sx}(t) = f\{P_{sx}(t-1)\}$$

と書き換えられる。ここで、 $P_{sx}(t-1)$ は、 $t-1$ におけるサイト x に配分される次世代候補の数である。

以上の見方に従って、 $N_{sx}(t)$ の一般式を考えていく。もし、局所密度効果を受けないなら、増加率が r なら、 $N_{sx}(t) = rP_{sx}(t-1)$ となる。しかし、これは $P_{sx}(t-1)=1$ の場合で、1を超える局所密度効果を受け、 $P_{sx}(t-1)$ が大きくなるほど増加率が低減すると考えられる。また、その低減パターンについては、次世代候補が肢体的に分散するに際して、サイトが満杯になるまでは分散範囲が重複しない場合も想定可能ではある。特に異種間の場合は、種による立地の嗜好性

に差がある場合なども考えられるので、このような住み分け的な分散も考えられる。しかし、同種間の場合では、 $P_{sx}(t-1)$ が1ならば、次世代候補は、互いに重複を回避して、 r となるが、1を超えると、次世代候補はランダムに分散し、そのため、次世代候補の数に応じて、分散範囲の重複率が高くなると見なす必要が生じる。このように見なすことにすると、1～ n 番目の個体が付加する占有面積の比率は、それぞれ、

$$r/K', (1-r/K')r/K', (1-r/K')^2r/K', \dots, (1-r/K')^{n-1}r/K'$$

となるので、 $P_{sx}(t-1)$ の全占有面積比は、 $1-(1-r/K')^n$ となり、結局、 $N_{sx}(t)$ は、

$$N_{sx}(t) = K' \{1 - (1 - r/K')^{P_{sx}(t-1)}\} \quad (1)$$

で記述できることになる。

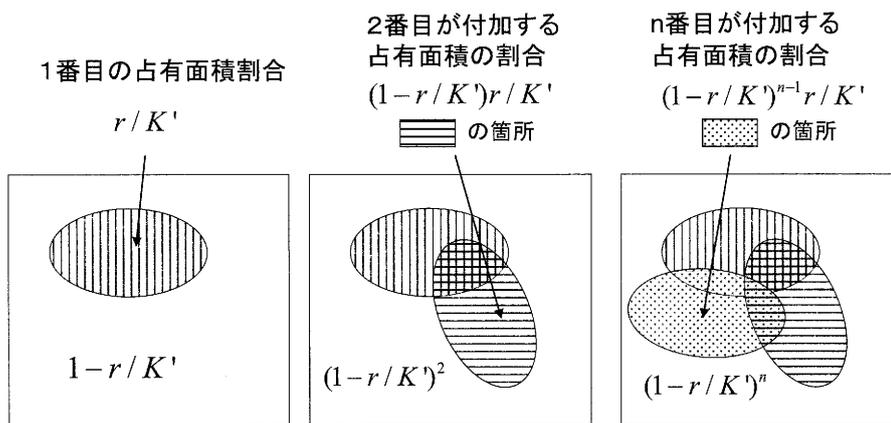


図1 $P_{sx}(t-1)$ の占有面積比

$N_{sx}(t)$ の最大占有率(K ; サイトごとの収容力に相当)

(1)式に従って $N_{sx}(t)$ が増加すると仮定して、その場合の最大占有率 K について見ていく。まず、 $N_{sx}(t)$ が最大占有率を示すようになるとき、 $N_{sx}(t-1)$ 、 $N_{s(x+1)}(t-1)$ も、ともに $N_{sx}(t)$ に近づくので、 $P_{sx}(t-1)$ も、下式の通り、やはり $N_{sx}(t)$ に近づくようになる。

$$P_{sx}(t) = bN_{sx}(t-1) + (1-b)N_{s(x+1)}(t-1) \rightarrow bN_{sx}(t) + (1-b)N_{sx}(t) = N_{sx}(t)$$

従って、最大占有率を示すようになったサイトにおいては、(1)式は、

$$N_{sx}(t) = K' \{1 - (1 - r/K')^{N_{sx}(t-1)}\} \quad (2)$$

で書き換えられる。従って、

$$N_{sx}(t) - N_{sx}(t-1) = K' \{1 - (1 - r/K')^{N_{sx}(t-1)}\} - N_{sx}(t-1) \quad (3)$$

となる。世代が重複しない場合は、さらに、

$$N_{sx}'(t) = K' \{1 - (1 - r/K')^{N_{sx}(t)}\} - N_{sx}(t)$$

となるので、 $N_{sx}(t)$ の増加率が頭打ちとなるのは、右辺がゼロ、すなわち、

$$N_{sx}(t) = K' \{1 - (1 - r/K')^{N_{sx}(t)}\}$$

が成り立つ場合となる。ここで $0 < r \leq K$ 。上式において、 $r=K$ なら、 $N(t) = K'$ となるが、 $r < K$ なら、 $0 < 1-r/K < 1$ 、また、 $M(t) > 0$ なので、 $0 < (1-r/K)^{N(t)} < 1$ となるので、 $r < K$ の場合は、 $N(t) < K'$ となる。すなわち、1個体でその次世代が全空間を占拠できるような r 値

を示さない限り（つまり $r=K$ でない限り）、個体数が増えても、環境収容力 K は、 K を越えないことになる。

そこで、 K' と r によって K （または K/K 比）がどのような値を取るかを知るため、 $K'=16, 400, 16000000$ の場合の K/K の r ごとの近似解を求めた（図2）。図の通り、 K/K 値は K' によってはあまり変化せず、 $K'=16$ の場合でも、 r が5以上なら K/K 比は0.997を超えるが、3なら0.959、2.5なら0.917、2なら0.83、1.5なら0.627、1.2なら0.369程度と K/K が1を大幅に下回り、 r が4でも0.9895と99%を下回ることがわかる。以上のように、 r が肢体モデルに相当すると考えられる、3、4程度以下の値なら、 K' が K を大幅に下回することは、肢体的に個体群が成長していく場合は、他種との競争がなくても、サイトの全面を占めるようにはならないことを意味しており、このことは、他種との共存機構を見ていく上で極めて興味深い。それに対して、物体モデルで考えると、次世代候補はオンサイト（インサイドとアウトサイド）の全面に次世代候補である種子を分散させるので、 $N_{1sx}(t)$ はロジスティック式で記述されるようになり、この場合、 K は常に K' に等しくなり、時間の経過と共にサイトの全面を急速に占めるようになる。

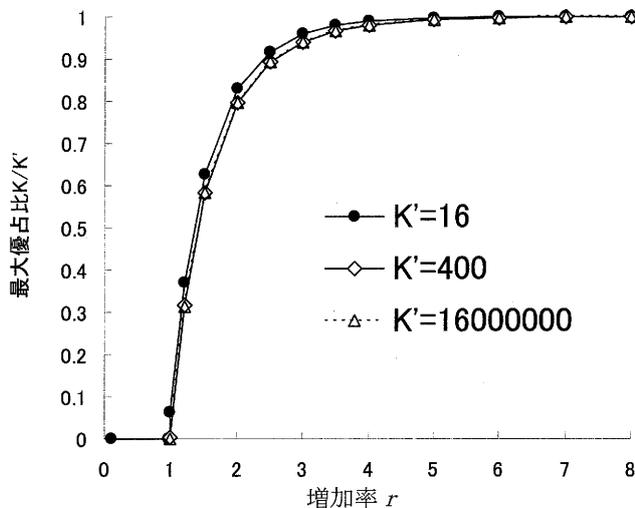


図2 増加率 r と最大優占比 K'/K の関係

シミュレーション・モデルの構築

上述の(3)式を格子モデルに当てはめることで、2種の共存・競争のコンピュータ・シミュレーション・モデルが構築可能となる。その場合、2種が各サイトにおいて、次世代候補の分散を回避し合わない場合と回避し合う場合が想定できるが、本報告では、競争を回避し合わないものとしてモデルを構築した。

(1) 環境勾配がない場での $N_{1sx}(t)$ と $N_{2sx}(t)$

まず、環境勾配がない場での $N_{1sx}(t)$ 、 $N_{2sx}(t)$ について見ていく。

まず、S1のサイト x における個体数 $N_{1sx}(t)$ は、 $P_{1sx}(t-1)$ がゼロの場合は当然ゼロ、 $P_{1sx}(t-1)$ がゼロでなく、S2の $P_{2sx}(t-1)$ がゼロなら、S2との競争が全く生じないので、

$$N_{1sx}(t) = K' \{1 - (1 - r_1 / K')^{P_{1sx}}\}$$

となる。それに対して、両者ともゼロでないなら、 S_2 と競争になる場が生じ、その場合の $N_{1sx}(t)$ は、競争とならない場での期待数 A と競争となる場での期待数 B の和となる。

まず、 A については、 S_1 が分散する面積割合が $1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}$ 、 S_2 が分散しない面積割合が、 $(1 - r_2/K)^{P_{2sx}}$ なので、その面積割合は、 $\{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}(1 - r_2/K)^{P_{2sx}}$ となる。従って、 A は、

$$A = K \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}$$

となる。一方、 B については、競争となる場の割合 (Rc) は、

$$Rc = \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\}$$

となり、競争となる場での S_1 の競争に勝つ確率 (C) は、競合係数 (C_1 、 C_2) と個体数(種子量)密度の積によって競争の結果が決まると仮定できるので、競争となる場における S_1 と S_2 の期待される個体数の比率は、

$$C_1 P_{1sx} / \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} : C_2 P_{2sx} / \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\}$$

となるため、

$$\begin{aligned} C &= [C_1 P_{1sx} / \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}] \\ &\quad / [C_1 P_{1sx} / \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} + C_2 P_{2sx} / \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\}] \\ \therefore C &= C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} \\ &\quad / [C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} + C_2 P_{2sx} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}] \end{aligned}$$

となり、結局、 B は、 16 と Rc と C の積となるので、

$$\begin{aligned} B &= K C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\}^2 \\ &\quad / [C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} + C_2 P_{2sx} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}] \end{aligned}$$

となる。従って、 $N_{1sx}(t)$ は、

$$\begin{aligned} N_{1sx}(t) &= K \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} (1 - r_2/K)^{P_{2sx}} \\ &\quad + K C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\}^2 \\ &\quad / [C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} + C_2 P_{2sx} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}] \end{aligned} \quad (4)$$

で推定できるようになる。同様に、 $N_{2sx}(t)$ は、

$$\begin{aligned} N_{2sx}(t) &= K \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} (1 - r_1/K)^{P_{1sx}} \\ &\quad + K C_2 P_{2sx} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}^2 \\ &\quad / [C_1 P_{1sx} \{1 - (1 - r_2/K)^{P_{2sx}}\} + C_2 P_{2sx} \{1 - (1 - r_1/K)^{P_{1sx}}\}] \end{aligned} \quad (5)$$

となる。

(2) 環境構造の設定と環境勾配の組み込み

環境は格子モデルで構造化されているものと考え、格子間距離を 20m とし、それが 2 次元空間に 50 行 100 列、合計 500 個配列し、また、1 行目と 50 行目、および 1 列目と 100 列目の格子が繋がっているトーラス型を想定した。また近傍サイトは上下左右の 4 箇所と見なした。

環境勾配としては、ストレスと攪乱を想定し、各サイト(s_x)がストレスの物理的強度と攪乱の頻

度をそれぞれ固有値として持つものと考え、それらを S_x 、 D_x とし、全サイトに固有値を割り振った。 S_x と D_x は、ともにゼロ～1 までの値を取るものとし、値が大きいほどストレスの強度や攪乱の頻度が大きくなると考えた。

(3) S_x と D_x に伴う $N1_{sx}(t)$ と $N2_{sx}(t)$ の変化

ストレスから生じる歪み(S_{nx})については、 r 値の減少と競争に関与する個体数の減少を想定し、パラメータとして r 減少回避率(S_{nrx})と個体数減少回避率(S_{ncx})を設定した。 r 減少回避率(S_{nrx})については、今回の解析では、 r が減少する場合としない場合を想定し、 r 値が減少する場合は $S_{nrx} = 1 - S_x$ となり、減少しない場合は $S_{nrx} = 1$ となると見なした。個体数減少回避率(S_{ncx})については、 $S_{ncx} = 1 - S_x$ で評価した。

攪乱に対する対応の評価については、攪乱の影響を受け易いサイトほど回転率が大きくなり、そのため親個体サイズが小さくなると考え、モデルを調整するのが、肢体モデルにより忠実な方法となる。しかし、本報告では、より簡便に評価し、攪乱の受けやすいサイトほど競争が回避される確率が高くなると考え、競争回避係数(R_x)を設けて、サイト毎、世代交代が生じる毎に、 $Pr < D_x$ となるか否かを確率計算によって判定し、 $Pr < D_x$ なら競争係数 C_1 と C_2 が共に 0.5 となるように $R_x = 1/C$ に定め、 $Pr < D_x$ とならない場合は $R_x = 1$ と定めた。

すなわち、以上の評価法に従い、 $N1_{sx}(t)$ 、 $N2_{sx}(t)$ を再評価すると、(4)、(5)式がそれぞれ下式のように書き換えられることになる。

$$N1_{sx}(t) = S_{nC1x}K' \{1 - (1 - S_{nr1x}r1 / K')^{P1_{sx}}\} (1 - S_{nr2x}r2 / K')^{P2_{sx}} \\ + S_{nC1x}K' R_x C_1 P1_{sx} \{1 - (1 - S_{nr1x}r1 / K')^{P1_{sx}}\} \{1 - (1 - S_{nr2x}r2 / K')^{P2_{sx}}\}^2 \\ / [R_x C_1 P1_{sx} \{1 - (1 - S_{nr2x}r2 / K')^{P2_{sx}}\} + R_x C_2 P2_{sx} \{1 - (1 - S_{nr1x}r1 / K')^{P1_{sx}}\}] \quad (6)$$

$$N2_{sx}(t) = S_{nC2x}K' \{1 - (1 - S_{nr2x}r2 / K')^{P2_{sx}}\} (1 - S_{nr1x}r1 / K')^{P1_{sx}} \\ + S_{nC2x}K' R_x C_2 P2_{sx} \{1 - (1 - S_{nr2x}r2 / K')^{P2_{sx}}\} \{1 - (1 - S_{nr1x}r1 / K')^{P1_{sx}}\}^2 \\ / [R_x C_1 P1_{sx} \{1 - (1 - S_{nr2x}r2 / K')^{P2_{sx}}\} + R_x C_2 P2_{sx} \{1 - (1 - S_{nr1x}r1 / K')^{P1_{sx}}\}] \quad (7)$$

(4) シミュレーションのアルゴリズムとパラメータ値の決定

本解析では、まず、 S_1 と S_2 (それぞれ針葉樹全体と広葉樹全体を想定) が 100×50 のサイト (1 サイト当たり 16 親個体が位置するので合計 80000 箇所) にランダムに分散している状態を初期状態に設定した。そして、時間 t が 1 進むごとに全サイトで一斉に世代交代が起こり、世代交代ごと、各サイトごとに 16 回の競争が生じる ($5m \times 5m$ 毎に競争が生じる) のものと仮定して、(6)、(7) 式の比率によって S_1 と S_2 のどちらが生き残り親個体となるかを判定・集計し、以上の計算を S_1 と S_2 のいずれかがゼロとなるか、平衡状態に到達するか、もしくは 500 回の世代交代が終了するまで繰り返した。なお、計算プログラムは Excel の VBA で記述した。

環境勾配については、環境勾配を設けない場合と設ける場合を設定し、ストレスについては、勾配を設けない場合は、全サイトで $S_x = 0$ とし、設ける場合は図 3 の通りとした。攪乱に関しては、勾配を設けない場合は $D_x = 0$ とし、設ける場合は図 4 の通りとした。諸パラメータ値については、以下のシミュレーションで適時値を定めたが、 S_1 と S_2 のインサイドへの分散率 (b) に関しては、本解析では、インサイドとアウトサイドへの分散比が等しくなる 0.2 に固定した。

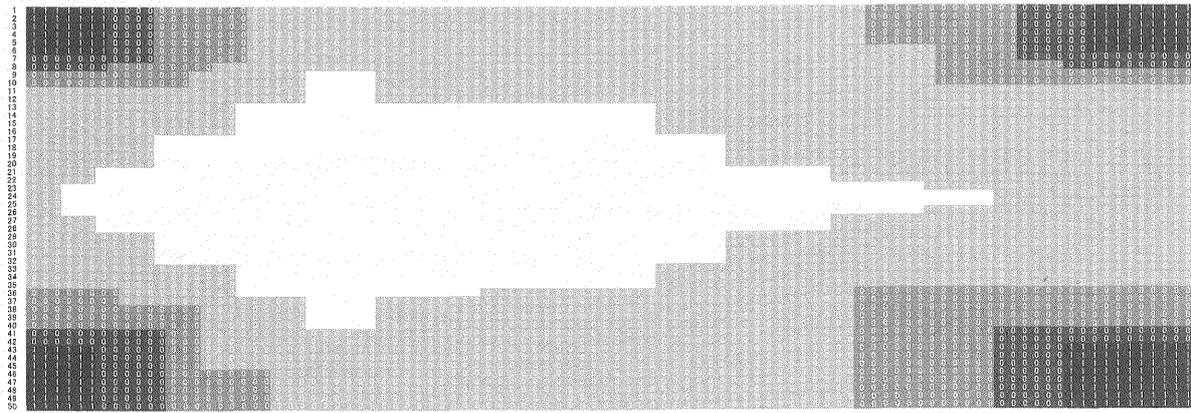


図3 ストレスに勾配がある場合の物理的強度(S_x)の分布

0.5, 0.4, 0.3, 0.1, 0

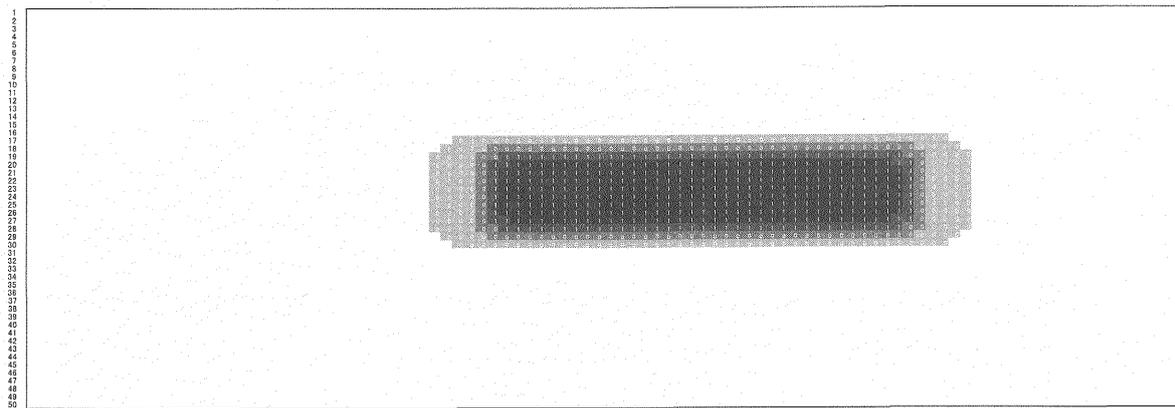


図4 攪乱に勾配がある場合の頻度(D_x)の分布

0.8, 0.6, 0.4, 0.2, 0

シミュレーションの結果と考察

(1) シミュレーション1 (環境勾配なし、 $C_1=0.1\sim0.5$ 、 $r_1=r_2=1.25\sim16$ 、CDモデルとの比較)

シミュレーションの結果を図5に示した。図中のCDモデルの計算結果は、物体モデル(Corpus-like Dynamics Model)の場合(すなわち、種子がオンサイトの全面に散布されると仮定した場合)の結果であり、比較として示した。CD(物体)モデルの場合は、競合係数(C)が等しければ、平衡状態を示し、 S_1 は S_2 とともに、計算打ち切りとなる500世代後まで生き残ったが、競合係数が0.45以下だと、 S_1 は10世代以内に殆ど全滅する結果となった。それに対して、LMDモデルでは、平衡状態となるのはCDモデルの場合と同様、Cが等しい場合($C_1=C_2=0.5$ の場合)だけであったが、 C_1 が0.45以下の場合の生存世代数がCDモデルの場合に比べ著しく大きくなった。これは、CDモデル(物体モデル)よりもLMDモデルの方が2種間の競合がはるかに緩和され易いことを示すことを意味している。

(2) シミュレーション2(ストレスの勾配あり、攪乱の頻度の勾配なし、 $C_1=0.3\sim0.45$ 、 r はともにストレスによって変動せず、 $r_1\geq r_2$ 、(r 減少回避率 $S_{hrx} = 1$ 、個体数減少回避率 $S_{ncx} = 1 - S_{tx}$))

結果を図6に示した。 r が7の場合は C_1 が0.45でも S_1 の残存率がゼロとなり、 S_2 と共存しなかった。しかし、 r が4以下では、 r_1 が r_2 より大きくなるに従い、 S_1 の C が相対的に小さくても S_1 の残存率が大きくなり、 r_1 が r_2 より著しく大きくなると、今度は S_2 が全滅するようになったが、 r_1 と r_2 がそれほど大きくない場合、すなわち、 C_1 が0.45の場合だと、 r_1 が2だと r_2 が2~3、3だと r_2 が4~6程度、 C_1 が0.4の場合では、 r_1 が2だと r_2 が2~3、 r_1 が3なら、 r_2 が4~6程度で、 C_1 が0.3だと r_2 が4~7程度で両者が共存すると見なせる結果となった。

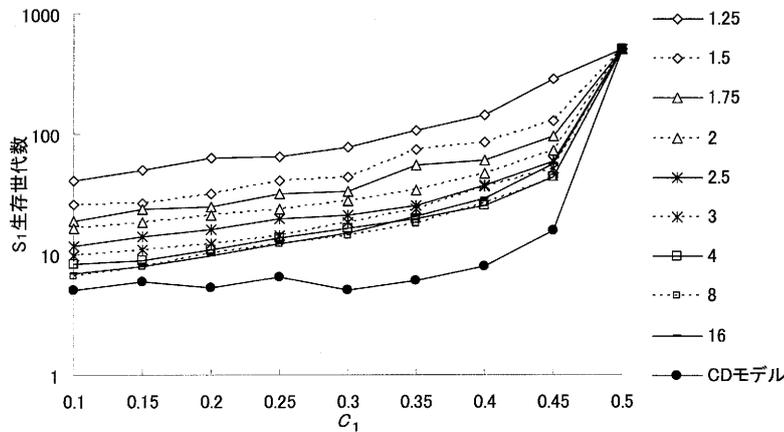


図5 r 値毎の C_1 と S_1 生存世代数の関係(CD モデルとの比較、(環境勾配なし、 $C_1=0.1 \sim 0.5$ 、 $r_1 = r_2 = 1.25 \sim 16$; 3回の計算の平均値)

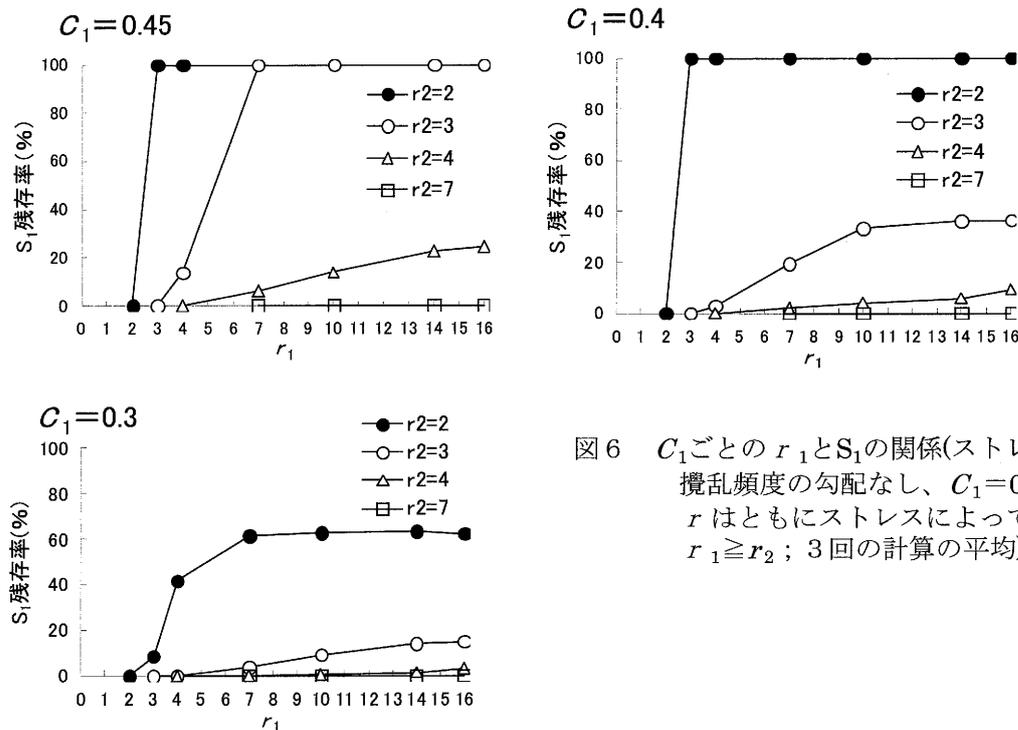


図6 C_1 ごとの r_1 と S_1 の関係(ストレス勾配があり攪乱頻度の勾配なし、 $C_1=0.3 \sim 0.45$ 、 r はともにストレスによって変動せず、 $r_1 \geq r_2$; 3回の計算の平均)

(3) シミュレーション3 (ストレスの勾配あり、攪乱の頻度の勾配なし、 $C_1=0.3\sim 0.45$ 、 r_2 はストレスにより変動せず2に固定、 r_1 は固定または変動、 r_1 の平均 $\geq r_2$)

結果を図7に示した。 C_1 が0.3の場合では、 r_1 が変動する場合と変動しない場合の S_1 の残存率に差はなかったが、0.4と0.45の場合、 r にあまり差がない場合と r_1 の方が著しく大きい場合を除き、 r を変動させないより変動させる方が残存率が高くなった。シミュレーション2からも明らかなように、競争力の低いものが競争力の高いものと共存できるのは、競争力の高いものより、相対的に r が高くなっている場合といえるが、 r を極度に大きくすることは肢体的発達に矛盾する対応と考えられるうえに、例え大きくし得たとしても、今度は S_2 が全滅するようになるという問題も生じてくる。しかし、 r をストレス勾配に応じて変化させる対応(ストレス耐性的対応といえる)は可能と思われ、このシミュレーションで示したように、このような対応を示すと残存率が高くなることを考え合わせると、競争力の低いものが高いものと共存するための戦略としては、 r をストレス勾配に応じて変化させる方法が取られている可能性が高いものと推察される。

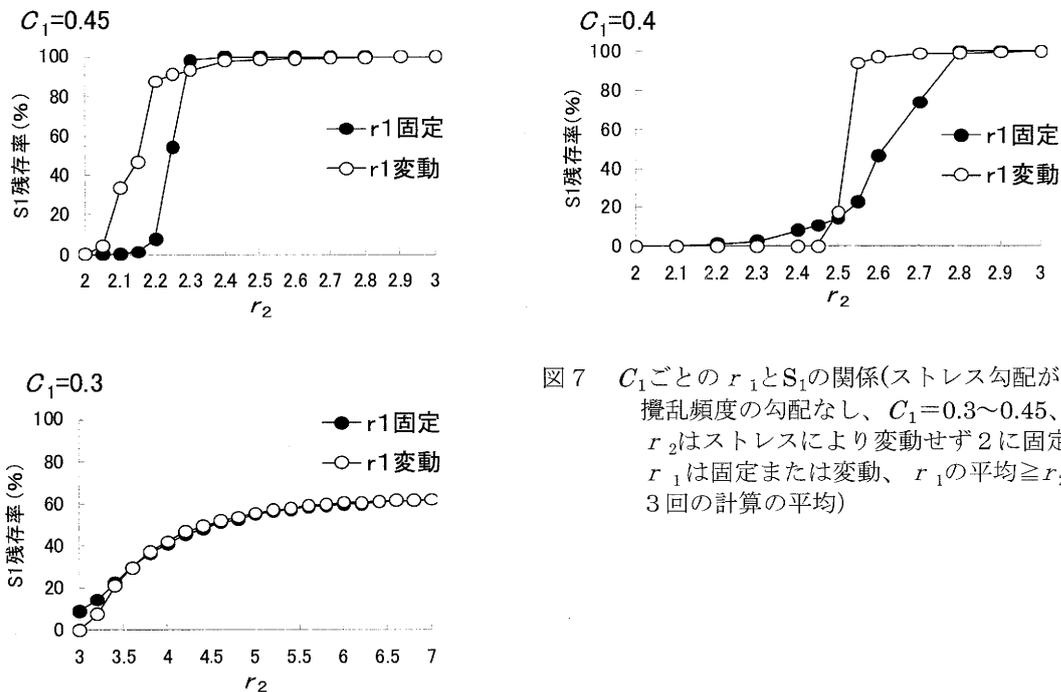


図7 C_1 ごとの r_1 と S_1 の関係(ストレス勾配があり攪乱頻度の勾配なし、 $C_1=0.3\sim 0.45$ 、 r_2 はストレスにより変動せず2に固定、 r_1 は固定または変動、 r_1 の平均 $\geq r_2$ ；3回の計算の平均)

(4) シミュレーション4 (ストレス、攪乱頻度ともに勾配あり、 $C_1=0.35$ 、 r_2 はストレスにより変動せず2、 r_1 は変動し、その平均値が2.5)

シミュレーションの結果を図8に示した。結果は、競争力がかなり低いものであっても、 r が相対的に高く、また、 r を環境勾配に対応して変化させることができれば(すなわち、非競争的ではあるが、ストレス耐性的で攪乱依存的な対応を示すことができれば)、競争力の高いものと広い空間の中で共存し得るようになることを示唆しており、今後のより詳細な解析が必要となるが、個体数の肢体的増加を前提とした肢体的モデルに基づくことで、持続的な針広混交林景観モザイクが再現可能となることを示唆するものといえる。



図 8 シミュレーション 4 の結果 ($C_1=0.35$ 、 r_2 はストレスにより変動せず 2、 r_1 は変動し、 r_1 の平均が 2.5。110 世代交代を経て平衡状態に到達したと判断された。S1 の割合；■ 75% 以上、▲ 50% 以上、△ 25% 以上、+ 1% 以上)

総合考察

本報告では、持続的な針広混交林景観を再現できる動態モデルの構築を目的として、景観の肢体的構造を仮定した肢体的景観モザイク動態モデル(LMD モデル)を考案・構築し、そのシミュレーションモデル化をはかり、モデルに基づいた実際のシミュレーションを試みることで、LMD モデルの有効性について吟味した。今回の解析は、いまだ予備的解析の域に留まるものに過ぎず、そのため今後の十分な検討が必要となるが、シミュレーションの結果より、次世代の分散がオンサイトの全面におよぶ物的モデルよりも、次世代の分散が肢体的に展開され、オンサイトの全面を覆うようにはならない LMD モデルの方が持続的な針広混交林景観を記述する上で有効性の高いモデルであることが示唆された。これまでの 2 種の動態モデルは、その原型となったロトカ・ボルテラモデル(宮下・野田、2003；Vandermeer & Goldberg、2003 など参照)はもちろん、連続系数理モデルである Fisher モデル(重定、1992；日本数理生物学会、2009 など)であれ、離散系モデルである格子モデル(Takenaka、1997；日本数理生物学会、2009 など)であれ、ロジスチック的な個体数増加を前提とするものであり、その意味で、物的モデルであったといえるが、ロジスチック型モデルでは、両者が共存する条件は極めて厳しく(藤本、2010b)、持続的なモザイク動態を記述するモデルとしてはそれ程有効とは言えない。針広混交林景観のような景観モザイクを再現するモデルとしては、本報告で取り上げた個体数の肢体的発達を前提するようなモデルの採用が不可欠となるものと推察される。

しかしながら、上述したように、本解析は極めて不十分な内容に留まるものといえ、今後のより詳細な検討が不可欠となる。今後の課題としては、2 種が互いに次世代候補の分散を回避し合う場合の数理モデル・シミュレーションモデルの調整、景観の肢体的発達をより明確に表現し得る、分散に方向性がある場合(分散に左右非対称性がある場合や 4 方向への分散比 b が互いに異なる場合など)のモデル化や、サイトによってその回転率が異なり、そのため親サイズが変化する場

合のモデル化などが挙げられる。LMD モデルの連立微分方程式での記述、解析的方法によるモデルのより厳密な数理モデル化も重要な今後の課題となる。また、本研究は、主に「原始の森」の復元を目的とするものであり、その意味で、実際に「原始の森」復元試験地にモデルを当てはめ、試験地の動態予測を行うことも、もちろん、今後の重要な課題のひとつとなる。

諸肢体モデルとの関連付けについては、樹木が個体レベルで示す樹形形成パターン過程やタケ地上稈の増加パターンとの関連付け、LMD モデルの樹木とタケの共存・競合モデルへの適用、CB 解析に基づく針・広の共存・競合・森林帯形成モデル(藤本・木村、2010)や GA を用いた「すみわけ」のシミュレーションモデル(藤本、2010a、2011)の LMD モデルへの組み込みなどが特に重要な課題となる。

樹形は肢体性を示すものの典型例と言えるが、その形成過程は非ロジスチック型(相対成長式、ベキ乗式、拡張相対成長式、ミッチャーリッヒ型のリチャーズ式など)の成長・発達モデルによって記述できる可能性が極めて高い(藤本・徳永、2008; 藤本・佐藤、2009)。また、タケ地上稈の分岐・増加パターンは、地上の分節体(タケの地上稈や樹木個体)が実際に肢体的に分岐・増加する典型例と言えるが、これもまた非ロジスチック型の成長・発達モデルによって記述できる可能性が高い(平野、2012)。以上のことは、これら 3 者には共通の発達規則があることを意味しており、もしそうであるならば、個体の肢体的発達モデルと個体群の肢体的動態モデルの一体化が図れるようになる。すなわち、このような共通の発達規則のより厳密な定式化が、今後の重要な検討課題のひとつとなる。LMD モデルは、基本的には 2 種の動態を記述する場合のみならず、針葉樹と広葉樹の共存・競合モデルとしても有効と思われるが、本解析で示したものは、ストレス耐性や攪乱依存の度合いをパラメータ化し解析したものに過ぎず、より厳密な針広の持続的動態モデルとするためには、CB 解析に基づく針・広の共存・競合・森林帯形成モデルの LMD モデルへの組み込みが不可欠となる。また、複雑な自然景観モザイクは、もと一つのものの自律的分化(自律的すみわけ)の繰り返しにより生じてきた(もしくは生じてくる)ものである可能性が高く(藤本、2010a、2011)、LMD モデルが前提する「肢体的」も、結局、このような自律的分化に帰着するものといえ、このような自律的分化によって定式化できるようになって始めて、LMD モデルが完成に向かうものと推察される。すなわち、GA(genetic algorithm、遺伝的アルゴリズム)は、以上のような自律的分化を記述するうえで有効性の高い手法といえ、GA を用いた「すみわけ」のシミュレーションモデルを LMD モデルに組み込むことにより、肢体的モザイク動態モデルのバージョンアップが計れるようになり、ひいては「持続的・すみわけ的・共生的」なモザイク動態モデルのより厳密な定式化が可能となるものと推察される。

引用文献

- 藤本征司(2003): 里山の森林景観の生態学的基本構造とその整備に関する総合的研究. 1999 年～2002 年度科学研究補助金(基盤研究(C)(1))研究成果報告書.
- 藤本征司 (2008a): 里山域の森林景観の生態学的基本構造とその整備に関する研究 (I) — 研究対象地の概要と整備案の提示 —. 静大演習林報告、32、127-144.
- 藤本征司 (2008b): 里山域の森林景観の生態学的基本構造とその整備に関する研究 (II) — 野外ミ

- ユージアム「賑わいの森」—静大演報、32、155-170.
- 藤本征司(2009a)：里山城の森林景観の生態学的基本構造とその整備に関する研究（Ⅲ）—「原始の森」の復元について—。静大演報、33、1-16.
- 藤本征司(2009b)：非競合・非定着的戦略理論の再構成—脱近代的風景の協働的開示を可能にする戦略図式への組み換え—。静大演報、33、45-73.
- 藤本征司(2010a)：「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション—格子モデルと遺伝的アルゴリズムに基づく解析の試み—。静大演報、34、103-115.
- 藤本征司(2010b)：生態学から見た風景モザイクと造景—ひとつのヒューマン・エコロジー。「ヒューマン・エコロジーをつくる(野上啓一郎編)」。共立出版.
- 藤本征司(2011)：「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション：雌雄の分散非対称性(SDA)と自律的種分化。静大演報、35、113-129.
- 藤本征司・篠田聖児(1982)：有珠山噴火後の樹木の対応の仕方について。日林北支講、30、96-98.
- 藤本征司・徳永咲子(2008)：3つの樹体形成規則を用いた広葉樹地上部非同化器官の表面積の推定法。静大演報、32、145-154.
- 藤本征司・佐藤守俊(2009)：常緑針葉樹の樹形形成パターンの定式化。静大演報、33、27-43.
- 藤本征司・木村公美(2011)：針葉樹・広葉樹間での地理的分布と葉の生態学的諸特性の相違—特に着葉様式の相違に着目したCB解析。静大演報、35、131-152.
- Harper, J. L.(1977)：Population Biology of Plants. Acad.Press.
- 平野泰亮(2012)：静岡大学大谷キャンパスの自然景観とその整備—近代的自然観の超克を目指して。2011年度静岡大学農学部(森林学研究室)卒業論文.
- 廣松渉(1972)：世界の共同主観的存在構造。勁草書房。講談社学術文庫(1991)
- 廣松渉(1975)：事的世界観への前哨。勁草書房。ちくま学芸文庫(2007).
- 廣松渉(1985)：哲学入門—歩前—モノからコトへ。講談社現代新書
- 宮下直・野田隆史(2003)：群集生態学。東京大学出版会.
- 直海俊一郎(2008)：便宜的な分類単位としての種と進化の単位としての個体群。生物科学、59、194-237.
- 小川みふゆ・福嶋 司(1996)：奥日光のオオシラビソ林におけるシウリザクラの根萌芽および実生の動態。日林誌、78、195-200.
- 大隅眞一・石川善朗(1983)：樹木の生長解析に対する Richards 生長関数の適応性について。京都府大学術報告、35、49-76.
- 日本数理生物学会編(2009)：「空間」の数理生物学。共立出版.
- 重定南奈子(1992)：侵入と伝播の数理生態学。東京大学出版会.
- Takenaka, Y., Matsuda, H. & Iwasa, Y.(1997)：Competition and evolutionary stability of plants in a spatially structured habitat. Res. Popul. Ecol. 39(1), 67-75.
- Vandermeer, J. H. and D. E. Goldberg (2003)：Population Ecology: First Principles. Princeton Univ. Press. 佐藤一憲ほか訳(2007)：個体群生態学入門—生物の人口論。共立出版.