

5 章 種交代モデルを用いた二次林の種組成予測

1. はじめに

今回の針広混交二次林の構造解析において、人為影響(伐採)が種多様性に与える影響を検討することは重要である。本論では種交代行列モデルを用いて、針広混交二次林の種組成動態を検討し、林分の構造属性が種多様性に与える影響について検討した。

一般に森林のような固着性の生物によって構成される生態系では、外部的な攪乱や個体の死亡によって発生した空間(ギャップ)において、新しい個体の更新が起きる。森林の内部に様々な発達段階にある林分がモザイク状に分布しているのは、更新が小単位(パッチ)ごとに発生するために起きると考えられる。そしてこのようなパッチ動態を記述するために、各パッチが独立に確率的に推移していくと仮定して、マルコフ連鎖モデルをあてはめる方法が提案されている(巖佐 1990)。本論では上層の林木種がその下層にある林木種によって交代するという仮定に基づいて種組成の定常状態を算出し(Horn 1975)、伐採後約 30 年を経ている本林分の将来の状態を予測した。

マルコフ連鎖モデルによる動態予測は現在の林木分布における上下関係を用いた簡便的な手法にすぎず、複雑な更新動態を示すと思われる林木種各種の推移を検討するには不十分である。しかし、林分の林冠上層・中層・下層といった垂直区分を当てはめて、各層ごとに交代行列を作成することによって、より適切な予測が可能になる(久保田ほか 1994)。本論でも林分の垂直構造を配慮して複数の階層に分ける手法を用い、さらに林冠の水平拡大を組込んで、これらの条件が林分の種多様度に与える影響を検討した。

2. 解析方法

種交代行列モデルと定常状態の算出

種交代行列モデル(Markovian replacement process model)では、群集における種 i の時間 $t+1$ における相対優占度 $x(i, t+1)$ は次の式で示される：

$$x(i, t+1) = \sum_j p(i, j) x(j, t) \quad (\text{但し } \sum_i x(i, t) = 1, \sum_j p(i, j) = 1) \dots\dots\dots (1)$$

ここで $p(i, j)$ は種 j が種 i に交代する確率を表わす。

(1) 式において種組成 $x(i, t)$ の定常状態を $x^*(i)$ とすると、

$$x^*(i) = \sum_j p(i, j) x^*(j) \quad \dots\dots\dots (2)$$

が成り立つ。ここで $p(i, j)$ を要素とする正方行列 P の最大固有値は、 $\sum_i p(i, j) = 1$ の条件

から 1 であり、これに対応する右固有ベクトルとして $x^*(i)$ を求めることができる。

種交代行列の算出

(1) 式の $p(i, j)$ には、個体間の上下関係を用いる場合(Masaki et al. 1992)やギャップ形成木と更新木との更新関係を用いる場合(Midgley et al. 1994)などがあるが、ここでは 10x10m のグリッドをパッチ単位として、調査地のグリッドの林冠層(DBH 10cm 以上)優占種と下層(DBH 10cm 未満)個体群との上下関係を用いることを考えた。すなわち、

$$p(i, j) = n(i, j) / \sum_i n(i, j) \quad \dots\dots\dots (3)$$

$n(i, j)$ は種 j が林冠層優占種で種 i がその下層の優占種であるようなグリッドの数を示す。ここで優占種とはそのグリッドで最大サイズ個体の種と定義する。

しかし、本調査地は 100x100m のためグリッドサンプル数 $n_k(j)$ は 100 であるのに対して、構成種 (k) は 15 種になり、 $n(i, j)$ が全ての i, j について十分に得られない。そこで上層個体と交代する下層個体とその本数に比例して確率的に決定すると想定して以下の式を用いて $p(i, j)$ を求めた。

$$p(i, j) = \sum_{g \text{ が優占するグリッド}} \{d(i, g) / \sum_k d(k, g)\} / n(j) \dots \dots \dots (4)$$

$d(i, g)$ はグリッド g の下層での種 i の個体数、 $n(j)$ は種 j が優占するグリッドの数を示す。また、林冠層あるいは下層に個体が存在しないグリッドはギャップとし一つの種のように扱った。

階層性の適用

林冠層を胸高直径階によっていくつかの階層に区分して、(1)～(4)式を適用した。すなわち、林冠層の階層を上から順に階層 1, 階層 2, …としたとき、

$$x_l(i, t+1) = \sum_j p_l(i, j) x_l(j, t) \quad (\text{但し } \sum_j p_l(i, j) = 1) \dots \dots \dots (1')$$

$$x_l^*(i) = \sum_j p_l(i, j) x_l^*(j) \dots \dots \dots (2')$$

$$p_l(i, j) = \sum_{g \text{ が林冠層 } l \text{ で優占するグリッド}} \{d_l + 1(i, g) / \sum_k d_l + 1(k, g)\} / n_l(j) \dots \dots (4')$$

$x_l(i, t)$ は林冠層 l における t 時の種 i の割合、 $p_l(i, j)$ は林冠層 l において種 j が種 i に交代する確率、 $d_{l+1}(i, g)$ はグリッド g の林冠層 $l+1$ での種 i の個体数、 $n_l(j)$ は林冠層 l で種 j が優占するグリッドの数を示している。但し、ここで各林木種に最大達成林冠層を設定し、 x_l, p_l, d_{l+1} は林冠層 l に到達する種のみで算出するものとした。 $d_{l+1}(i, g)$ の算出においても林冠層 l に到達する種のみを対象とするものとした。階層分け (l) は各林木種のサイズ分布と最大達成サイズを基に行ない(表 1)、表 2 の 4 つのモデルについて定常状態 $x_l^*(i)$ を求めた。

林冠の水平拡大の組み込み

(4)式では下層の優占種がパッチを獲得することを想定したが、これに加えて隣接する林冠層の個体が林冠を水平方向に拡大してパッチを獲得することを考慮したモデルを検討した。

あるグリッド g において、そのグリッドの四方の隣接グリッドの優占個体が林冠を拡大してグリッド g の優占個体と交代する場合を考えると、交代確率は、

$$p^l(i, j) = \sum_{g \text{ が優占するグリッド}} \{ \{d(i, g) / \sum_k d(k, g) + e_i c(i, g)\} / \{1 + \sum_k e_k c(k, g)\} \} / n(j) \dots \dots \dots (5)$$

となる。ここで、 $c(i, g)$ は、種 i が優占するグリッド g の隣接(ノイマン近傍)グリッドの数 [$S_c(i, g)=4$]、 e_i は種 i の林冠拡大係数で、 $e_i=0$ のとき拡大を行わず、 $e_i=0.25$ のとき下層の更新と同程度の確率で隣接グリッドを獲得するような係数である。

このモデルとしては e_i が全種とも 0.25 の場合(タイプ 1)、1.00 の場合(タイプ 2)、広葉樹の

み 0.25 で針葉樹は 0 の場合(タイプ 3)を想定し、階層区分を行わないモデル 0、モデル 1 の最上層に適用した(表 3)。

3. 結果

種交代行列と定常状態の種組成

DBH 10cm 以上の階層では、すべてのグリッドが林木種に埋められていた。トドマツが 29 グリッドで優占し、多様度(シャノン・ウィナー関数)は 2.29 だった(図 1)。種数は 9 種で多様度は 1.82 だった。階層性を適用しない種交代行列(モデル 0、表 4)ではオオバボダイジュからオオバボダイジュへの交代確率が 0.72 と高かったが、他の交代確率は小さかった。定常状態における種組成では、現在の優占種であるトドマツの割合が 10%に減少し、イタヤカエデ・キハダ・オオバボダイジュの割合が増加した(図 1)。また種多様度はほとんど変化しなかった。

階層性を適用した場合

40cm 以上の階層では、各林木種が埋めているグリッドは 23 グリッドで、そのうちトドマツが 8 グリッドを占めた(図 2)。40cm 以上、10-40cm、10cm 以下の階層 3 つに分けたモデル 1 の種交代行列を表 5 に示した。40cm 以上の階層では現在 77%を占めているギャップがトドマツ・エゾマツなどによって置き換わり 9%に減少した。針葉樹 2 種が優占したため種多様度は 1.20 に減少した。40cm 以下の階層ではキハダ・イタヤカエデが優占し、階層性を適用しないモデル 0 とほぼ同等の結果となった。多様度はほとんど変化しなかった。

40cm 以上、20-40cm、10-20cm、10cm 以下の階層 4 つに分けたモデル 2 では、やはり 40cm 以上の階層で針葉樹 2 種が優占した(図 2)。しかしこの場合はエゾマツの占める割合の方が高かった。20-40cm の階層ではキハダ・トドマツが優占した。多様度は 2.34 から 2.23 にやや減少した。10-20cm の階層ではイタヤカエデ・オオバボダイジュが増加し、多様度は 2.22 から 2.15 にやや減少した(図 2)。

林冠の水平拡大を組込んだ場合

表 6 にモデル 1 の最上層に水平拡大を適用した場合の種交代行列、図 3 にモデル 0・モデル 1 に水平拡大を適用した場合の定常状態における種組成を示した。モデル 0 では拡大係数が大きくなるにつれて、トドマツ・イチイ・オヒョウの割合が増加し、イタヤカエデ・キハダの割合が減少した。そのため拡大係数が 1 のとき(タイプ 2)に現在の種組成とほぼ同等の種組成を示した。広葉樹のみが林冠の拡大を行なうとしたタイプ 3 は水平拡大を適用しない場合とほとんど変わらなかった。モデル 1 では、拡大係数が大きくなるにつれて、イチイ・ハリギリの割合が増加した。そのため種多様度は適用しない場合に比べて高くなった。タイプ 3 では大きな変化はなかった。

4. 考察

本林分の種組成・多様度の予測

階層性を適用しない場合の予測結果では、イタヤカエデ・キハダなどの広葉樹の優占度が増加した。これらの樹種は下層に個体が多く分布しており、今後も安定して個体群を維持していくことが予想される。またその他の種でも優占度が大きく減少した種はなく、多様度の変化はほとんどないと予想された。このことは本林分の構成種がいずれも、個体群の分布に水平的にも階層的にも偏りが少ないことを示している。

一方、階層性を適用したときには、エゾマツ・トドマツが林冠上層で優占することが予想された。また、広葉樹が林冠を水平に拡大することを想定したモデルでもこの傾向は変わらなかった。したがって今後、林分が発達して最大サイズが大きくなった場合には、針葉樹の優占度が高くなるものと思われる。これは伐根の樹種から予想される過去の種組成と一致している。

各構造特性と種組成変化の予測の妥当性

十分に発達した林分においては、階層構造を適用しなかった場合に特定の樹種の優占度が高くなり、多様度が低下した(久保田ほか 1994)。これに対して本林分では、階層構造の適用の有無にかかわらず、多様度には変化がほとんどなかった。同様に林冠の水平拡大の適用によっても大きな変化が見られなかった(表 7)。このことは、本林分のような未発達で階層構造が不明瞭な林分においては、階層構造を考慮しなくともある程度の予測が可能であることを示している。しかし、階層構造を適用することにより、現在ギャップとなっている林冠上部の推移を予測することができ、予測的手法としては意味があるものと思われる。

各樹種の上層種と下層種の分布の間には特異な相関が一部を除いて見られなかった。このため本論の種交代行列モデルは下層個体群の優占度に依存する確率モデル的な推移を示した(Midgley et al. 1995)。今後、各樹種の個体群動態を継続調査に基づいて検討し、林分の種多様性の維持機構を検討する必要がある。

表 1. 構成種の最大達成サイズと階層別優占グリッド数

Table 1. Dominance frequency of the component species in DBH size-classes in the stand. Dominance frequency is indicated by the number of grids dominated by focal species.

Species*	Max. DBH **		No. of Dominant Grids					
	Rusha	Horobetsu	over10	over40	40-10	40-20	20-10	10-50 (DBH. cm)
(Gap)			0	77	3	12	3	3
1. <i>Be</i>	80.0	71.6	4	1	5	5	7	7
2. <i>Tc</i>	61.5	71.5	8	6	2	2	3	2
3. <i>Am</i>	59.7	79.1	11	2	10	9	9	7
4. <i>As</i>	56.3	74.8	29	8	25	23	25	18
5. <i>Ul</i>	52.4	91.4	6	1	7	6	6	2
6. <i>Pj</i>	47.2	—	10	2	12	11	12	10
7. <i>Qm</i>	46.4	134.4	2	1	2	2		1
8. <i>Tm</i>	45.3	76.0	3	1	3	3	2	5
9. <i>Kp</i>	42.8	86.3	8	1	8	8	2	
10. <i>Pa</i>	38.3	82.8	8		11	7	17	27
11. <i>Fm</i>	35.4	35.0	1		2	2		3
12. <i>Mo</i>	33.4	94.1	1		1	1		4
13. <i>Sc</i>	36.6	20.3	6		7	7	6	4
14. <i>Ps</i>	31.3	59.4	1		1	1	2	4
15. <i>Sh</i>	27.4	—	1				6	3
16. <i>Cc</i>	21.5	39.7			1	1		

* 正式な和名と学名については3章の表 3-1 を参照のこと。

** 樹別の最大直径は久保田(1994)から引用した。

表 2. 林冠層の階層区分モデル。 ()内はその階層で扱った種数

Table 2. Assumptions of the Markovian replacement model incorporating size structure of the component species. The vertical layer of the model is divided into two (Model-0), three (Model-1) and four (Model-2) size classes. Parenthesis shows the number of species.

	Model-0	Model-1	Model-2
layer-1	>10cm (15)	>40cm (9)	>40cm (9)
layer-2		40cm>, >10cm (15)	40cm>, >20cm (15)
layer-3			20cm>, >10cm (13)
under	10cm>	10cm>	10cm>

表 3. 林冠水平拡大モデルの種類

Table.3 Assumptions of the Markovian replacement models incorpotating spatial expansion of canopy of hardwood and conifer species. Simulation of the replacement model with spatial expansion of the canopy (DBH $\geq$ 10cm) in neighboring four grids is carried out by using three different coefficients in terms of spatial expansion of hardwood and conifer species to a neighboring grid.

Value of e_i	Type-1	Type-2	Type-3
hardwood species	0.25	1.00	0.25
conifer species	0.25	1.00	0.00

表 4. モデル-0 の種交代行列.

Table 4. Replacement probability of Model-0 between the species in the canopy (DBH $\geq$ 10cm) and the understory (height $\geq$ 2m and DBH<10cm).

$i \setminus j$	Gap	Be	Tc	Am	As	Ul	Pj	Om	Ta	Kp	Pa	Fa	Mo	Sc	Ps	Sh
Gap	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Be	0.167	0.238	0.066	0.081	0.091	0.028	0.022	0.229	0.074	0.041	0.085	0.143	0.000	0.167	0.000	0.067
Tc	0.000	0.052	0.025	0.010	0.005	0.006	0.013	0.000	0.000	0.069	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000
Am	0.056	0.290	0.105	0.316	0.185	0.229	0.141	0.021	0.037	0.206	0.343	0.143	0.172	0.086	0.071	0.400
As	0.389	0.014	0.173	0.055	0.180	0.117	0.179	0.208	0.056	0.170	0.025	0.143	0.310	0.250	0.000	0.133
Ul	0.000	0.000	0.004	0.017	0.003	0.028	0.003	0.000	0.030	0.000	0.060	0.000	0.034	0.007	0.000	0.000
Pj	0.111	0.135	0.101	0.021	0.114	0.089	0.145	0.125	0.000	0.148	0.238	0.143	0.276	0.119	0.000	0.067
Om	0.000	0.000	0.004	0.000	0.001	0.006	0.000	0.021	0.000	0.069	0.000	0.000	0.000	0.000	0.214	0.000
Ta	0.000	0.000	0.148	0.105	0.012	0.029	0.000	0.083	0.717	0.000	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Kp	0.000	0.031	0.000	0.030	0.003	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Pa	0.167	0.028	0.311	0.254	0.237	0.379	0.354	0.115	0.067	0.158	0.092	0.286	0.103	0.077	0.000	0.200
Fa	0.000	0.000	0.013	0.007	0.029	0.017	0.003	0.000	0.000	0.013	0.030	0.000	0.034	0.000	0.236	0.067
Mo	0.111	0.104	0.013	0.035	0.056	0.000	0.067	0.146	0.000	0.031	0.083	0.000	0.069	0.007	0.000	0.000
Sc	0.000	0.010	0.004	0.021	0.023	0.011	0.017	0.021	0.000	0.031	0.000	0.000	0.000	0.064	0.000	0.000
Ps	0.000	0.097	0.023	0.036	0.032	0.061	0.036	0.000	0.000	0.054	0.012	0.000	0.000	0.014	0.429	0.000
Sh	0.000	0.000	0.009	0.012	0.028	0.000	0.014	0.031	0.019	0.011	0.009	0.143	0.000	0.194	0.000	0.067