

## 縞枯れ現象の数理モデル

九大・理・生物 佐藤一憲 (Kazunori Satō)

九大・理・生物 巖佐庸 (Yoh Iwasa)

## Abstract

Wave regeneration of subalpine forest trees (Shimagare, in Japanese) is studied with lattice-structured population. In our model the tree height increases at a constant rate and each tree dies if and only if it is sufficiently taller than its windward neighbor. A regularly saw-toothed pattern which moves to the leeward direction at a constant speed is generated from the random initial distribution. Results are : In 1-dimensional lattice 1) The final pattern is saw-toothed in which each tooth has variable length. 2) As the range of wind-shielding effect of trees increases, the speed of the pattern increases. In 2-dimensional lattice 3) Dieback zones are spaced more regularly than in 1-dimensional lattice. 4) Habitat heterogeneity affects the intervals between dieback zones. 5) There is little difference in the effect of boundary condition with additional slight stochastic mortality. 6) Quantitative predictions are derived with which ecological field data can be compared.

## はじめに

生物集団のダイナミクスを解析する場合に、集団の空間構造を考慮に入れることが本質的であることが多い。一口に空間構造といっても以前から多数の研究者によって様々な空間構造が考えられてきた。各個体が占める空間および個体間で及ぼしあう相互作用の到達距離がともに極めて小さいとした、離散空間上での生物集団の解析を行なう手段として格子模型を用いた例が数多く見られる。ここでは、この格子模型を生物現象に応用した例として、森林の更新過程の1つである縞枯れ現象を取り上げる。植物は固着性を持ち、生涯にわたり生活空間を変えない場合が多い。さらに、世代を経るにつれてその生活域を徐々に拡大していく。このような植物の生活史を考えるにあたっては格子模型によるモデル化

は現実をよく反映しているように思われる。

#### 縞枯れ現象について

縞枯れ現象とは、長野県八ヶ岳の縞枯山に代表される森林更新現象である。その景観の美しさと時間を経て徐々に変化していく様は付近に住む住民の関心事であり古来から不思議な現象として知られてきた。山腹から縞枯山を眺めると地平線に平行に白い帯が5ないしは6本延びているのが観察される。白い帯は1年当りほぼ1～2メートルの速さで頂上に向かって進んでいく。縞と縞との間隔はほぼ一定で、約100メートルである。最高樹高は約10メートルの樹木で構成されている林分である。山の切断面では、山麓から山頂に向かって樹高の大きい樹木から小さい樹木の順番に鋸歯状に規則的に並んでいるのが観察される（図1）。森林の構成種はモミ属のシラビソ・オオシラビソであり、この2種以外の他種が混在すると縞枯れ現象は見られなくなる。この現象は縞枯山だけでなく、北は八甲田山から南は吉野山まで日本各地至る所で見られる。アメリカでも同じモミ属の森林で縞枯れ現象が報告されている。縞枯れ現象が生ずるのは恒常風が主要因であると言われているが、樹木の寿命が関与している可能性も示唆されている。

#### 格子模型によるモデル化

各樹木の持つ樹高を各格子点の持つ状態と考えてその状態遷移について考える。遷移則に含まれる樹木の死亡・成長の過程は以下のように恒常風に起因すると仮定する。風上側の樹木が注目している樹木と比較して遜色ないほどに大きければ、その風上側の樹木は風避けの効果を持つものとし、注目している樹木は単位樹高だけ成長する。これに対して、風上側の樹木が低い場合には注目している樹木は風にさらされてしばらくすると倒れてしまう。この倒れるまでの平均時間を単位時間ステップ

としよう。台風や山火事などで縞枯れの部分が欠失してしまった後にいろいろな樹木が侵入してきて、様々な樹高のシラビソ・オオシラビソの樹木が混在している状態が縞枯れ現象の生ずる初期状態であると考えることができるので、初期状態としてランダムな状態を考えて上述の遷移則のもとで最終的には規則的な鋸歯状のパターンが形成されるかどうかを解析する。

### (1) 1次元格子空間

#### 基本モデル

山の切断面のパターンを1次元格子空間上に配置されたパターンとして考える。風上側の1本の樹木が風避けの効果を担い、空間上に並んだ樹木が一斉に上述の死亡・成長の遷移則に従って状態遷移するものと仮定する。すなわち、時刻  $t$  における  $i$  番目の樹木の樹高  $h_i(t)$  は次式に従うものとする。

$$\begin{cases} h_i(t+1) = 0 & \text{if } h_i(t) - h_{i-1}(t) > d \\ h_i(t+1) = h_i(t) + 1 & \text{otherwise} \end{cases}$$

また、境界からの影響を減らすために周期境界条件を用いた。ランダムな初期状態から出発してもほとんどすべての場合に、必ず単位時間に風向に沿って単位距離だけ進行する鋸歯状のパターンに収束することが判る(図2)。しかし、縞と縞との間隔はあまり揃わず、現実の縞枯れ現象においては縞と縞との間隔がかなり規則的であることが説明できない。また、鋸歯状の進行波が現れずに全樹木が無限に成長する解もある。

#### 樹齢を加味したモデル

前述したように縞枯れ現象は恒常風に起因するだけでなく、樹齢が関与している可能性も考えられる。縞枯れ現象が見られる森林の中の樹木は単位時間当りの成長率が年当りほぼ一定であることから、樹高は樹齢

を表していると考えられる。ここでは、死亡条件の中に樹高差がある閾値を越えるだけでなく、自身の樹高がある閾値を越えることも入れる。両者の条件が満たされると死亡する場合でも、どちらか一方の条件が満たされると死亡する場合でも、鋸歯状の進行波解は得られずに、きわめて不規則な周期パターンが生じた。これらは縞枯れができないことを示すものである。

#### 風避けの効果が複数本である場合

風上側の複数のサイトに生育する樹木が風避けの効果を持つ場合を調べた。風避けの効果を持つ風上側の複数の樹木の重心の位置と縞の進む速度（1つの鋸歯当りの次の時間ステップに倒れる最高樹高の樹木の本数、すなわち鋸歯のぎざぎざの大きさに等しい。）との関係について調べた。その結果両者の間には原点を通る傾き1の比例関係があることがわかり、1つの格子点を1本の樹木と考えずに相互作用を及ぼす単位距離と解釈できる（図3 a), b)）。

#### (2) 2次元格子空間

縞と縞との間隔の規則性は2次元格子空間では再現されないだろうか。2次元格子上では、風向に対して垂直に並んでいる3本の樹木が風避けの効果を担うと仮定する。ただし、風向からみて注目している樹木の斜め方向の樹木は、直接風避けになっている樹木に比べて風避けの効果が小さいと考える。時刻  $t$  における  $(i, j)$  番目の樹木の樹高  $h_{i,j}(t)$  は次式に従うものとする。

$$\begin{cases} h_{i,j}(t+1) = 0 & \text{if } h_{i,j}(t) - \overline{h_{i,j}(t)} > d \\ h_{i,j}(t+1) = h_{i,j}(t) + 1 & \text{otherwise} \end{cases}$$

ただし、 $\overline{h_{i,j}(t)}$  は風向によって異なり、西風の場合には、

$$\overline{h_{i,j}(t)} = \frac{h_{i-1,j}(t) + \alpha \{h_{i-1,j-1}(t) + h_{i-1,j+1}(t)\}}{1 + 2\alpha}$$

南東風の場合には、

$$\overline{h_{i,j}(t)} = \frac{h_{i+1,j+1}(t) + \alpha \{h_{i+1,j}(t) + h_{i,j+1}(t)\}}{1 + 2\alpha}$$

となる。ここで、 $\alpha$  は 1 より小さい定数で、西風の場合には  $\alpha = 0$  は隣接している行からの影響はなくなり、1次元空間と同様に各行がそれぞれ独立に鋸歯状のパターンに収束するので、風向に垂直な方向には揃う可能性は小さい。つまり、この次元の効果  $\alpha$  によって縞状のパターンが生じてくる（図4）。 $\alpha$  が大きくなるに従って縞と縞との間隔の規則性を伴って、縞状のパターンが生じてくることが判った（図5）。

#### 生息環境が一様でない場合

山の斜面では土の種類や風の吹き方など、樹木に対する環境が一様であるとは思われない。そこで、臨界樹高差すなわち次の時間ステップに倒れるための樹高差において異なる2つの領域が市松模様混ざっている場合について解析した。この場合にも縞枯れ状のパターンを再現し、縞と縞との間隔は、環境が一様であり臨界樹高差が平均値となる場合と比較して若干大きくなった。

#### 境界条件について

以上のモデルでは格子空間を周期境界条件で考えてきたが、現実的な森林においては山麓と山頂が隣接しているなどということはないので、モデルが現実的でないと感じるかもしれない。いま、各樹木は風上側の樹木からの影響しかないので、山麓での境界条件が問題となる。そこで、例えば山麓に何か壁のような高さが一定の大きな樹木とか岩のようなものがあるとしよう。すると縞と縞との間隔が完全に揃った規則的な鋸歯状のパターンが現れ、縞の進むスピードも一定である。しかし、このような固定境界条件もあまり現実性があるとは考えられない。というのも、もし、確率論的な死亡が加わる場合を考えると固定境界の影響が

全体のパターンを決めることはなくなるからである。ほんのわずかのランダムな死亡（死亡全体に占める確率論的な死亡を3%）を入れるだけで境界から十分に離れた場所では境界条件による相違はほとんどなくなる（図6）。

### 今後の展望

縞枯れ現象のような生物集団の持つパターンについては、集団の空間構造を考慮に入れた数理モデルによる解析が有効である。特に植物のような固着性の生物集団においてはよいモデルとなろう。今後の発展としては遷移則をいろいろと変化させて、生じるパターンについて分類・解析を行なっていきたい。また、縞枯れ現象については生態学者による野外調査が精力的に行なわれている。数理モデルを生物学的に意味付けるものにし野外研究者の注意を喚起するためには、野外調査で得られたデータによって検証可能なモデルが望ましい。われわれのモデルによって現在までに得られているデータを用いて将来測定されるかも知れないデータを定量的に推測している。例えば、成長率を0.11m/年、最高樹高を10m、縞の進むスピードを1.5m/年とすると、樹木が新たに風にさらされてから樹木が倒れるまでの平均時間は9.09年、風をさえぎる効果を持つ樹木との平均距離は13.64m、風上側の樹木が風避け効果をもつための臨界樹高差は3.37mであると推定された。これらの予測値が、野外での生態調査によって検証されることを期待する。

謝辞 本研究を進めるにあたって貴重な助言を頂いた原田泰志、飯塚勝、犬塚裕樹、岩城英夫、木村允、甲山隆司、黒岩澄雄、佐々木顕、宮脇昭、小野勇一、瀬野裕美、重定南奈子、高田壮則、高橋智、松田博嗣、山内淳、山村則男の各氏に謝意を表します。

## 参考文献

- Satō K. and Iwasa Y. 投稿中.
- Iwasa Y., Satō K. and Nakashima S. : J. Theor. Biol. 152, 143-158, (1991).
- 縞枯れ現象一般に関する文献
- Foster J.R. : J. Ecol. 76 :172-180, (1988).
- 五味新平・勝野安信・今井建樹：採集と飼育18, 66-72, (1956).
- 岩城英夫・戸塚績：植物学雑誌72, 255-260, (1959).
- 甲斐啓子：地理学評論47, 709-718, 1974.
- 木村允：沼田真 編集, 『群落の遷移とその機構』. 21-30, (1977), 朝倉書店.
- Kimura M. : In "Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management.", Waring R.H. ed., 57-63, (1982), Oregon State Univ. Press. Oregon.
- 甲山隆司：遺伝38, 67-72, (1984).
- Kohyama T. : Oecologia 62, 156-161, (1984).
- Kohyama T. : GeoJournal 17, 201-208, (1988).
- Kohyama T. and Fujita N. : Bot. Mag. Tokyo 9, 55-68, (1981).
- Marchand P.J., Goulet F.L. and Harrington T.C. : Can. J. Forest Res.16, 591-596, (1986).
- 宮脇昭 編著：日本植生誌 中部, 324-333, (1985), 至文堂.
- 中原孫吉・岡田悠一：千葉大学園芸学部学術報告15, 101-104, (1967).
- 岡秀一：地学雑誌92, 219-234, (1983).
- 奥原卓郎：昭和52年度技術開発研究会集録, 長野営林局, 29-37, (1977).
- Oshima Y., Kimura M., Iwaki H. and Kuroiwa S. : Bot. Mag. Tokyo 71, 289-301, (1958).
- Reiners W.H. and Lang G.E. : Ecology 60, 403-417, (1979).
- 四手井綱英 監修：森林保護学, 33, (1987), 朝倉書店.

Sprugel D.G. : J. Ecol. 64, 889-911, (1976).

Sprugel D.G. and Bormann F.H. : Science 211, 390-393, (1981).

只木良・佐藤明・桜井尚武・竹内郁雄・河原輝彦：日生態会誌27, 83-90, (1977).

高橋文敏：森林航測122, 10-17, (1979).

山本進一：遺伝38, 43-50, (1984).

矢頭献一：三重大学農学部学術報告30, 57-64, (1964).

吉田邦男・山内栄：長野営林局造林技術研究5, 53-65, (1955).

吉野みどり：加藤泰安・中尾佐助・梅棹忠夫 編『山岳 森林 生態学 今西錦司博士古希記念論文集』, 183-202, (1976), 中央公論社.



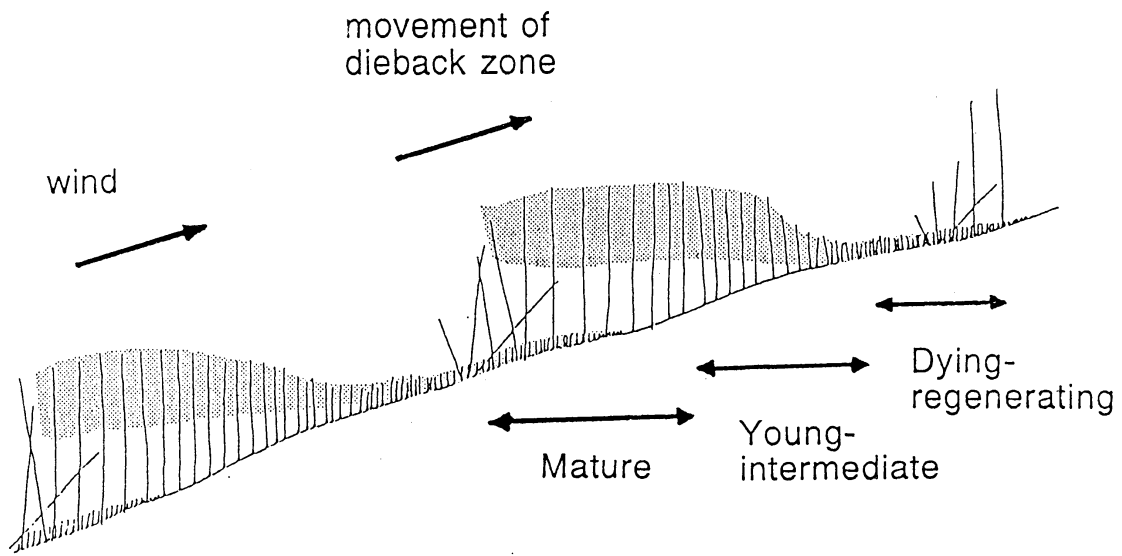


図1 縞枯山の切断面

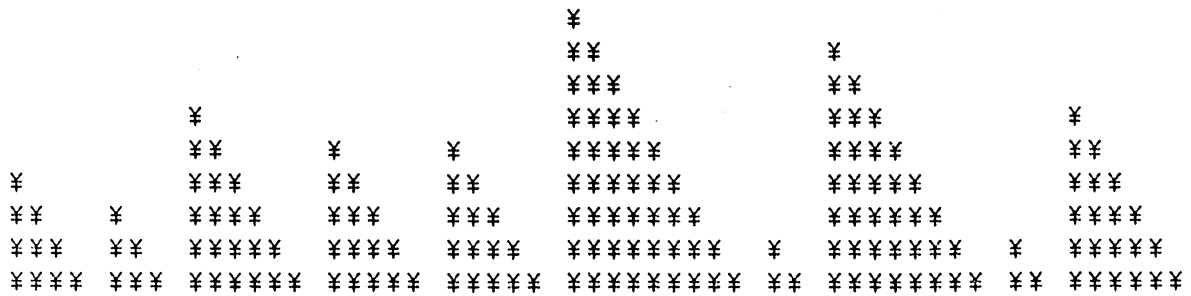
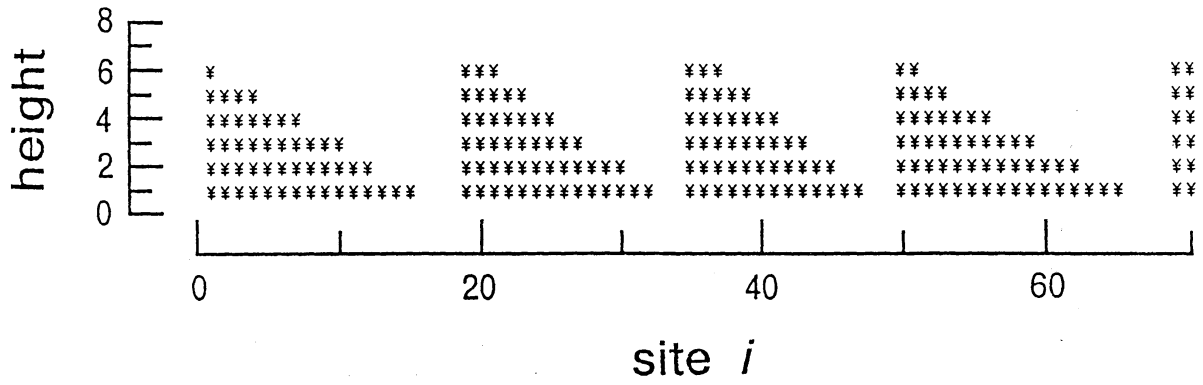


図2 ランダムな初期状態から得られる鋸歯状の進行波解

a)



b)

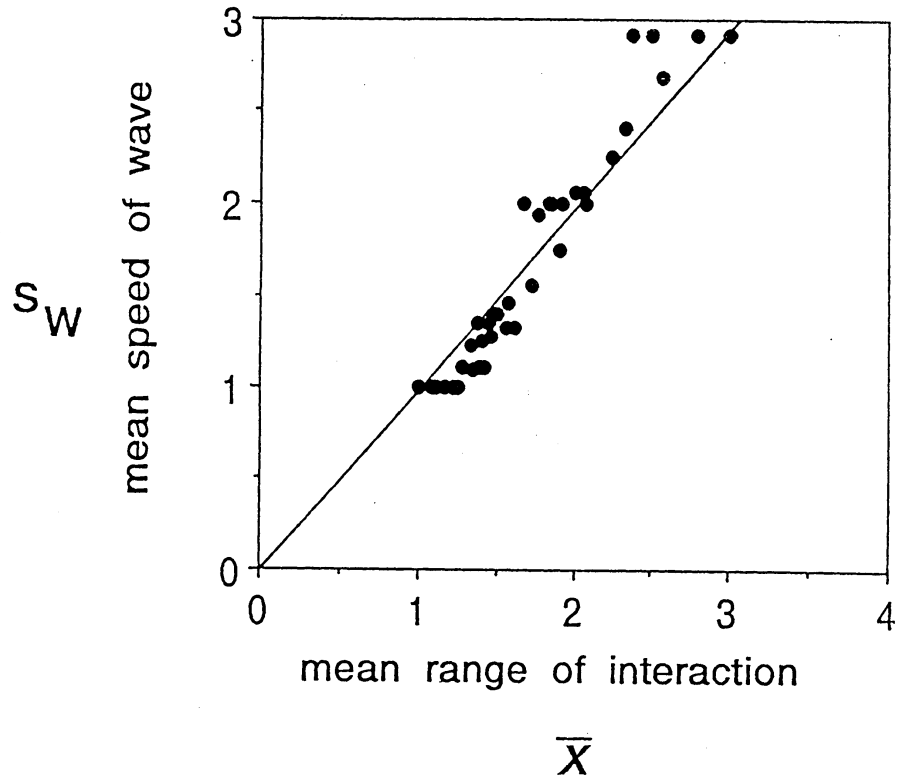


図3 a) 風上側の5本の樹木が風避けとなる場合のパターン  
 b) 風避けの樹木の重心の位置とパターンが進むスピード

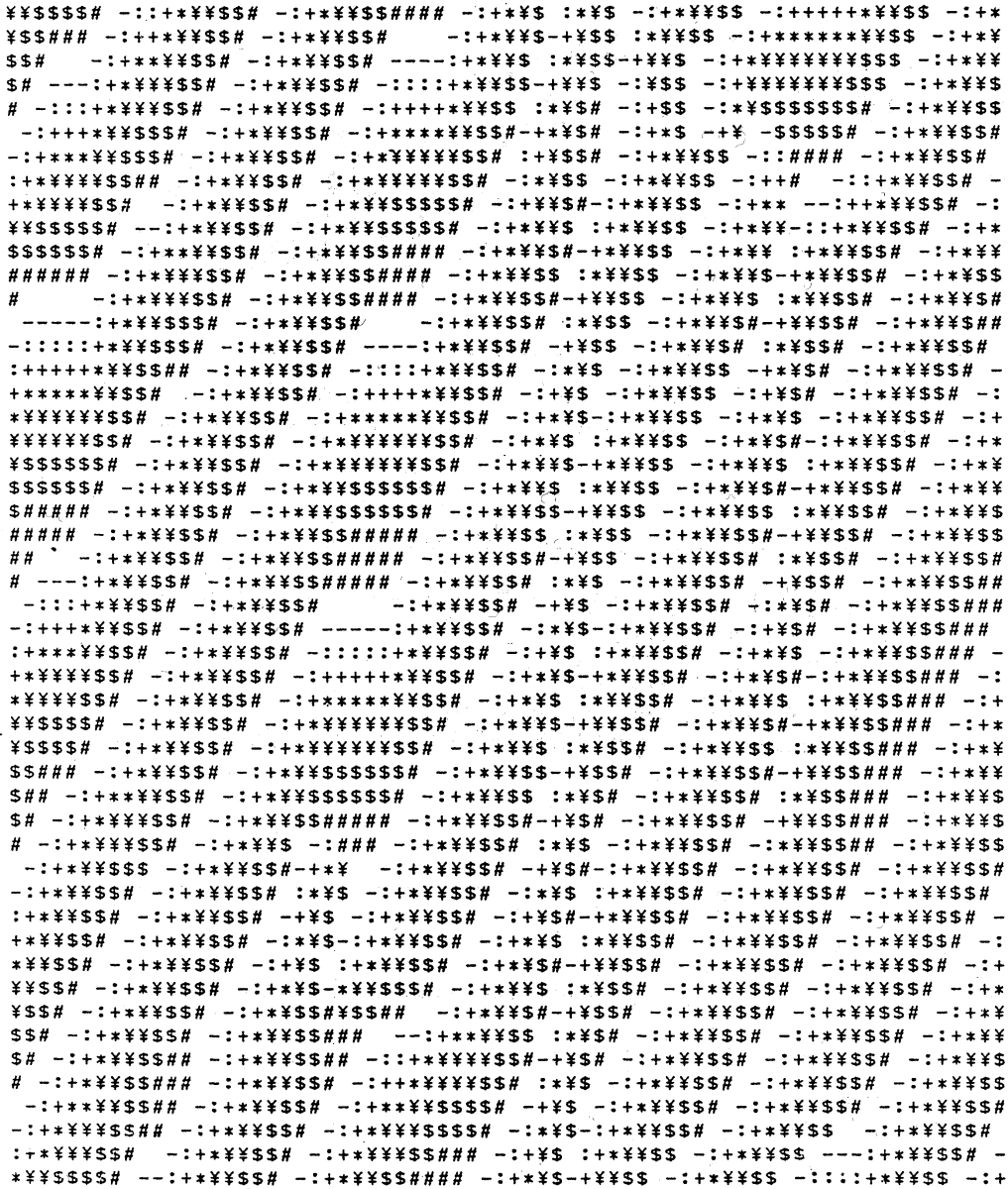


図4 南東風による縞枯れ状パターン

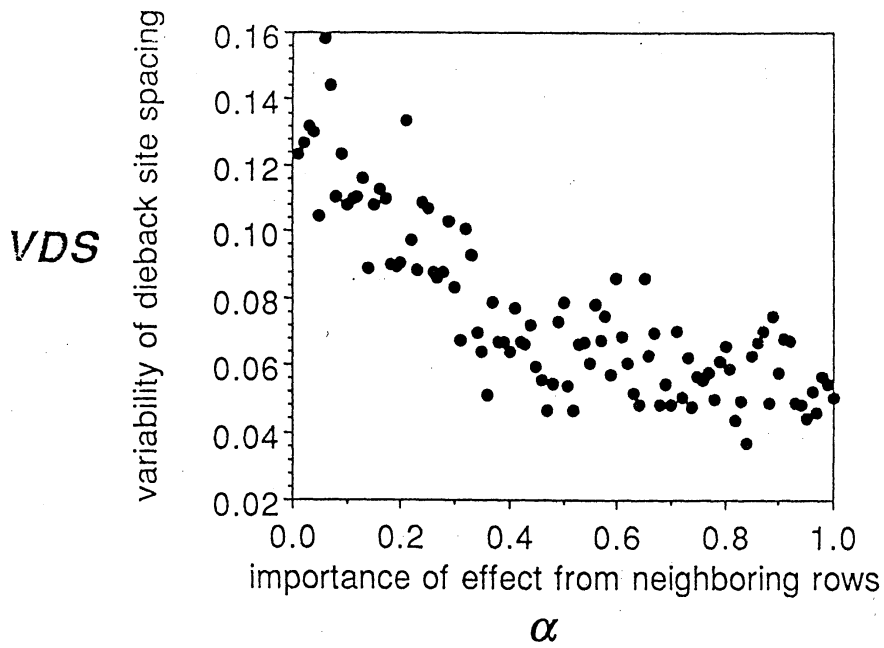


図5 次元の効果  $\alpha$  に伴うパターンの規則性

VDS の値は小さいほどパターンは規則的であることを示す。

$$VDS = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{V(DBDS)_i}{M(DBDS)_i^2}$$

DBDS : distance between dieback sites

V(DBDS) : variance of DBDS, M(DBDS) : mean of DBDS

n : number of rows

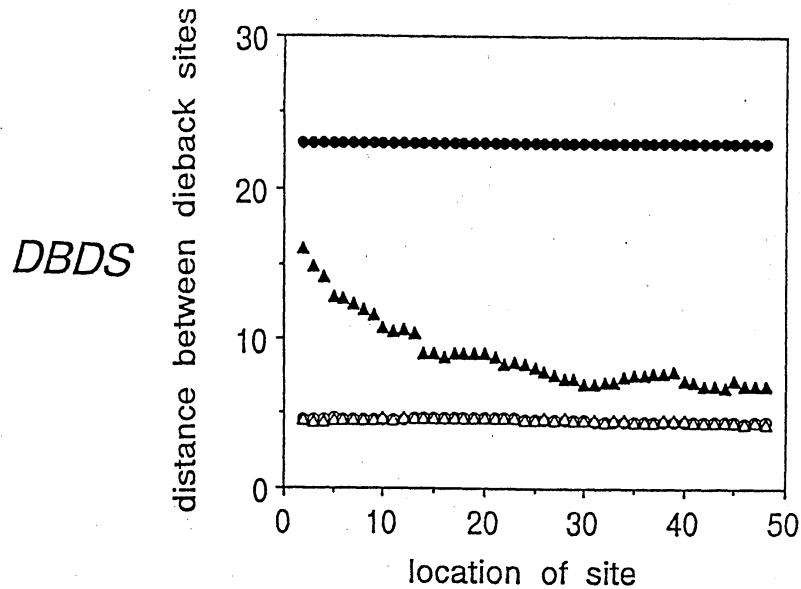


図6 ランダムな死亡を加えた場合の境界条件の効果

横軸は境界からの距離を示す。

- : ランダムな死亡がないときの固定境界条件
- : ランダムな死亡がないときの周期境界条件
- ▲ : ランダムな死亡があるときの固定境界条件
- △ : ランダムな死亡があるときの周期境界条件