

富士山野尻草原における草原 - 森林エコトーンの変量回帰木を用いた検出

中山智絵¹・安田泰輔²・中野隆志²・堀 良通¹

Ecotone detection between grassland and forest using multivariate regression trees in Nojiri grassland, Yamanashi Prefecture

Chie NAKAYAMA¹, Taisuke YASUDA², Takashi NAKANO², Yoshimichi HORI¹

要 旨

異なる植物群落間の境界をエッジと呼び、エッジを挟んだ群落が混ざり合ってきた移行帯をエコトーンと呼ぶ。

多変量回帰木 (Multivariate Regression Trees : MRT) は種と環境間の関係のモデリングに有効な手法である (De'ath 2002)。MRT は環境要因と対応させて多変量の植生データを分類する手法であるため、環境要因と対応したエコトーン的位置や幅の検出が期待できる。本研究では、MRT をエコトーン的位置と幅の検出に適用することを目的とした。まず、MRT によってエコトーン的位置と幅を検出できるか検証するために、人為的に作成したデータを用いたシミュレーションを行った。次に、野外調査で得られたデータを用いた MRT を行い、エコトーン的位置と幅の検出を試みた。

シミュレーションで用いたデータは、異なる植物群落が隣接している場所で、そのエッジを横切るようにして設置した調査区で得られるものと設定した。出現種数を 50 種とし、調査区に沿って植生構造の異なる 4 つのグループがあると仮定した。環境データはベルトトランセクトに沿って測定される相対光量子束密度を仮定し、ベルトトランセクトに沿った勾配がなく、ランダムに変化するものを 1 つ、ベルトトランセクトに沿って勾配のあるものを 3 つ作成した。

野外調査は富士山北西麓に位置する野尻草原 (標高約 1,300 m) の草原 - 森林エッジで行った。調査区として、草原と森林を横切るようにして 0.5 m × 50 m のベルトトランセクトを設置した。ベルトトランセクトを 0.5 m × 0.5 m の 100 コドラートに分割し、さらにそのコドラートを 0.25 m × 0.25 m の 4 つの小コドラートに分割した。調査対象は草本種及び樹高 130 cm 以下の木本種である。コドラートごとに調査種が被っている小コドラート数を測定し、出現頻度とした。また、各コドラートで群落高、相対光量子束密度等の測定を行った。

シミュレーションの結果、植生構造の変化と環境の勾配が対応している場合に、4 つの種構成の異なるグループを検出することができた。MRT はエコトーン的位置と幅を検出するための手法として有効である。調査から得られたデータを用いて MRT を行った結果、100 個のコドラートは 4 つのグループに分かれ、エッジを挟む 2 つのグループをエコトーンと推定できた。

キーワード：環境勾配、多変量解析、回帰木

1. 序 論

異なる植物群落間の境界をエッジと呼び、エッジを挟んだ群落が混ざり合ってきた移行帯をエコトーンと呼ぶ。Smith (1996) はエコトーンを (a) エコトーンの発達がないエッジ、(b) 群落 X 側に群落 Y の植物が侵入して形成されたエコトーン X'、(c) 群落 Y 側に群落 X の植物が侵入して形成されたエコトーン Y'、(d) 群落 X と群落 Y の両方からの植物が混ざって形成されたエコトーン X'・Y'、の 4 つのタイプに類型化した (図 1)。

エコトーンでは、各生態系の内部とは異なる種構成や微環境の変化が起こりうる。また、生態系内部の優占種の他種への抑圧効果が減少するため、エコトーンを好む種が存

在する (甲山 2003)。このことから、エコトーンに注目することによって、生態系内部では記述されないような特徴的な群落が明らかになる (甲山 2003)。草原 - 森林エッジのエコトーンに関して、微環境の変化のあるエコトーンでは森林の内部とは異なった種が生育している (Gehlhausen et al. 2000) という報告もある。

近年では、エコトーン研究は生態系内部での種の生育域の推定などに関して重要だと言われ、注目されてきている (Li et al. 2007)。エコトーン的位置と幅の検出が可能になれば、具体的な生態系保全や森林管理への応用が期待される。例えば、生態系の中心部の大きさの推定や、生態系内部の種の保全区域の設定等への応用が考えられる。

1. 茨城大学理学部
2. 山梨県環境科学研究所

Corresponding authors : Yoshimichi HORI,
Chie NAKAYAMA

E-mail : hori@mx.ibaraki.ac.jp,
goddess.of.the.moon17@gmail.com

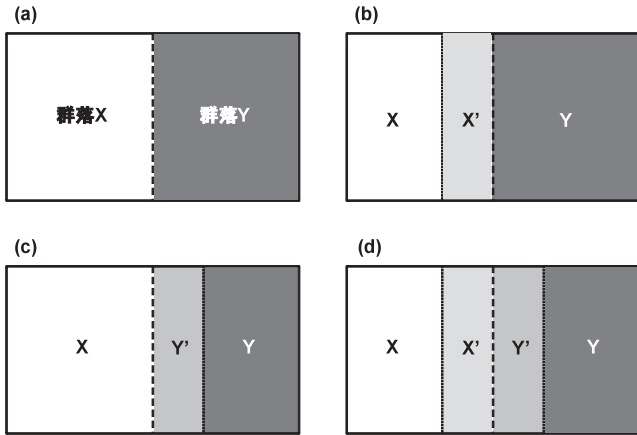


図1 Smith (1996) (一部改変) によるエコトーンタイプの類型化
 (a) エコトーンの発達がないエッジ。(b) 群落 X へ群落 Y が前進して発達したエコトーン。(c) 群落 Y へ群落 X が前進して発達したエコトーン。(d) 両方の群落からの植物が混ざって形成されたエコトーン。

多変量回帰木 (Multivariate Regression Trees 以下、MRT と表記) は種と環境間の関係のモデリングに有効な手法である (De'ath 2002)。MRT は環境要因と対応させて多変量の植生データを分類する手法であるので、環境要因と対応したエコトーン的位置や幅の検出が期待できる。

本研究では、MRT をエコトーン的位置と幅の検出に適用することを目的とした。まず、MRT によるエコトーン的位置と幅の検出が可能かどうか検証するために、人為的に作成したデータを用いたシミュレーションを行った。次に、野外調査で得られたデータを用いた MRT を行い、エコトーン的位置と幅の検出を試みた。なお、本研究の以下の内容で言及しているエコトーンとは草原と森林間のエコトーンのことである。

2. 方法
 データ解析

De'ath (2002) や辻谷・竹澤 (2009) に基づいた MRT の説明を以下に記す。MRT は樹木モデルの一種である。樹木モデルとは、非線形回帰分析・判別分析の一つで、その結果を樹木として表示する方法である。樹木を構築する際、その分岐は説明変数に基づいて決定され、2つの terminal node (“葉”) を作る。この分岐の手順の概略を図2に示す。MRT において、分岐は2つに分かれた“葉”内の最大の同質性によって選ばれる。この同質性を評価するために、Jaccard 係数、平方和、ユークリッド距離などの非類似性を表すことができる指標が用いられる。分岐した“葉”内では非類似性の合計値が最小になり、“葉”間では非類似性の合計値の差が最大になる。また、樹木サイズを選択 (剪定) が必要である。樹木サイズとは、結果として表示される樹木の“葉”の数のことである。分岐を続けていくと“葉”の数が大きい樹木が形成されるが、樹木サイズが大きい樹木は過剰適合となるので、最適なサイズ

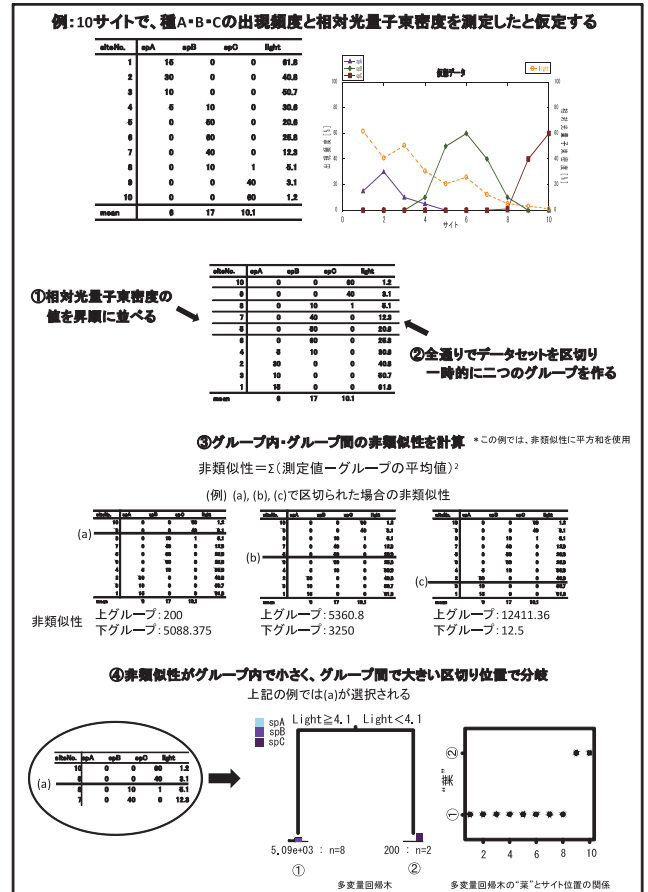


図2 MRT における分岐の手順
 ①～④の手順で分岐点を選択される。手順の詳細は本文参照。

を選択することが必要である。剪定には 1 + SE ルールが一般的に用いられる。ここで、10 群クロスバリデーションが行われ、予測誤差が算出される。10 群クロスバリデーションとは、10 のサンプルから 1 サンプルを抜き出し、残った 9 サンプルで構築されたモデルから、抜き出したサンプルを予測することでモデルを評価する方法のことである。予測誤差の算出の手順を以下に示す。まず、データをランダムに 10 のグループに分割する。次に、10 のグループから 1 グループを取り除き、残りのデータを用いて樹形モデルを作成する。そして、除いた 1 グループの予測変数部分に対する目的変数の値を推定する。この手順を 10 通り繰り返して、得られた推定値を予測値とみなす。実際のデータからこの予測値を引いた値が予測誤差である。データをランダムに分割する際、乱数を発生させるが、乱数は初期値の影響を受けるので、初期値を様々に換えて求められた予測誤差の平均を用いた方がよい。1 + SE ルールでは、10 群クロスバリデーションによって求められた平均の予測誤差の最小値 (E^{\min}) を求め、その値に対する標準偏差 (SE^{\min}) を求める。そして、“葉”の数が $(E^{\min} + SE^{\min})$ を超えない範囲にあるもののうち最小のものを選ぶ。MRT の詳しい内容とその有用性に関しては Glenn De'ath (2002) や辻谷・竹澤 (2009) を参照されたい。

解析に使用したデータセットの目的変数は植生データ（出現頻度）、説明変数は微環境要因（相対量子束密度）である。非類似性の指標には平方和を用いた。樹木の剪定は1 + SEルールに基づいて行い、10群クロスバリデーションは100回行った。解析に用いたソフトウェアはR (ver. 2.9.1)、MRTに使用したパッケージはmvpartである。

シミュレーション

MRTによるエコトーンの位置と幅の検出が可能か検証するために、シミュレーションを行った。シミュレーションには、後述の野外調査で得られるデータを模倣して作成された植生データと環境データを用いた。このデータは、異なる植物群落が隣接している場所において、そのエッジを横切るようにして設置した調査区で得られるものと設定した。調査区はベルトトランセクトとし、調査はベルトトランセクト上に設置した連続した100個の各コドラートで行ったとする。以下に、各データ設定の詳細を示す。植生データは、100個の各コドラートにおける出現種の出現率とし、出現種数を50種、ベルトトランセクト上に植生構造の異なる4つのグループがあると仮定した。各グループの位置はベルトトランセクト上で0～12.5m地点、12.5～25m地点、25～37.5m地点、37.5～50m地点である。各グループにおいて各種の出現率を様々に変化させ、植生構造の異なる4つのグループを作成した。環境データはベルトトランセクトに沿って測定される相対量子束密度を仮定した。環境データは、ベルトトランセクトに沿った勾配がなく、ランダムに変化するものを1つ、ベルトトランセクトに沿って勾配のあるものを3つ作成した。この植生データと環境データを用いてMRTを行い、人為的に作成されたエコトーンの検出の可能性を検証した。

野外調査

調査地は山梨県富士山北西麓の標高約1,300mの野尻草原と、草原に隣接している青木ヶ原樹海である。野尻草原は1960～1970年代まで採草地として利用されており、定期的に火入れが行われていた。現在の野尻草原は、草地部分への低木（クロツバラ *Rhamnus davurica*、テリハノイバラ *Rosa wichuraiana*、イボタノキ *Ligustrum obtusifolium* など）の侵入のため、草地部分の面積が漸減してきている。2007年現在の衛星データによると、その面積は約49.8haである（杉田2008）。草原における優占種はススキ *Miscanthus sinensis* とトダシバ *Arundinella hirta* で、草原内には小パッチ状のミズナラ *Quercus crispula* 林やアカマツ *Pinus densiflora* 林が散在している。土壌基質はスコリアである。青木ヶ原樹海は極相林でヒノキ *Chamaecyparis obtusa*、ツガ *Tsuga sieboldii* が優占しており、土壌基質は溶岩である。

調査区は草原と森林が隣接した場所で、草原と森林のエッジを横切るように0.5m×50mのベルトトランセクトを1つ設置した。ベルトトランセクトはほぼ南北に伸び、森林エッジは南を向いている。起点は草原内、25m地点

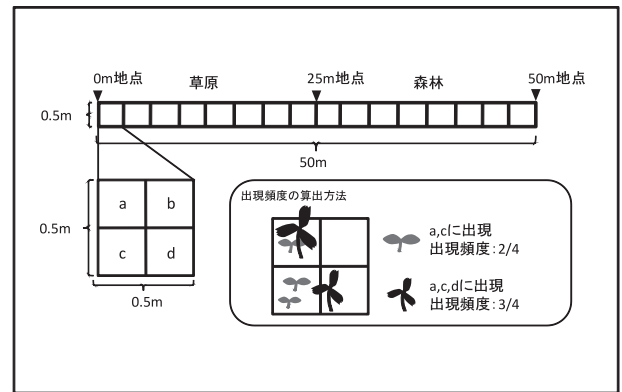


図3 ベルトトランセクトの設置方法と出現頻度の算出方法
算出方法の詳細は本文参照。

をエッジ、50m地点を森林内とした。ベルトトランセクト上に0.5m×0.5mの隣接した100個のコドラートを設置し、さらにコドラートを0.25m×0.25mの4つの小コドラートに分割した。調査対象は、調査区内に出現した全ての草本種及び樹高130cm以下の木本種である。コドラートごとに調査種が被っている小コドラート数を測定し、出現頻度とした（図3）。また、コドラートごとに3ヶ所で群落高の測定を行った。出現頻度の調査は2009年6月5、6、25日、群落高測定は2009年9月15日と2010年9月22日に行った。環境条件としてコドラートごとに量子束密度を測定した。量子束密度は量子センサー（Koito IKS-30）を用い、開けた場所と各コドラートにおいて同時に測定した。測定は各コドラートで3ヶ所ずつ、地表から1mの高さで行った。測定値より各コドラートの相対量子束密度を求めた。量子束密度の調査は2009年6月24日に行った。

3. 結果

シミュレーションに用いた植生データを図4、シミュレーション結果を図5に示す。図4は各出現種と出現頻度の空間的变化である。0～12.5m地点、12.5～25m地点、25～37.5m地点、37.5～50m地点でそれぞれ種構成が異なっている。図5において、ベルトトランセクトに沿った勾配がなく、ランダムに変化する環境データを用いた場合は、植生構造の違いに関係なく各コドラートが分類さ

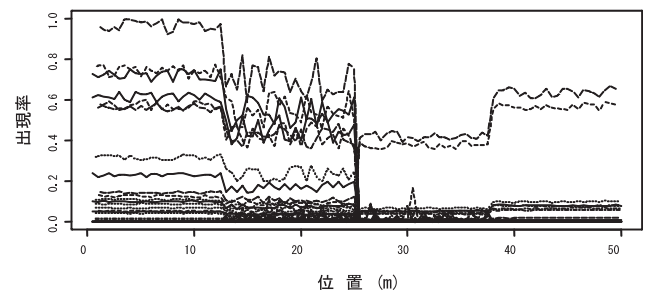


図4 シミュレーションに用いた植生データ
隣接した100個のコドラートにおける各出現種（50種）の出現率を表した。

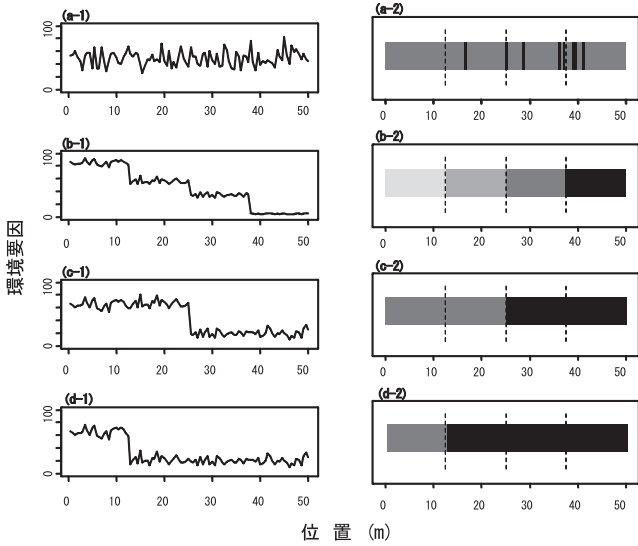


図5 シミュレーションに用いた環境データと MRT の結果
 (a-1)、(b-1)、(c-1)、(d-1) は作成した環境データである。(a-1) はベルトトランセクトに沿った勾配がなく、ランダムな値をとるデータ、(b-1) は植生構造の変化に対応して勾配のあるデータ、(c-1) は 50 m 地点で変化のあるデータ、(d-1) は 12.5 m 地点で変化のあるデータである。各環境データを用いて MRT を行い、各“葉”に分類されたコードラートを色分けにした結果を (a-2)、(b-2)、(c-2)、(d-2) にそれぞれ示した。図中の点線は、作成した植生データの 4 つのグループの位置を示している。

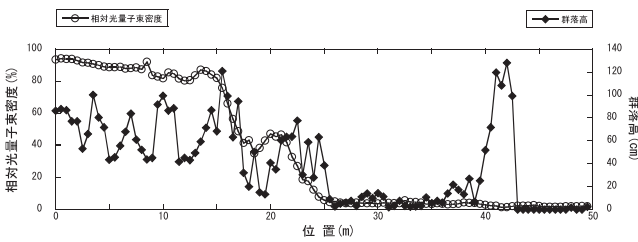


図6 ベルトトランセクトでの相対光量子束密度と群落高の空間的变化
 0 m ~ 25 m 地点までは草原、25 m ~ 50 m 地点までは森林である。相対光量子束密度は草原と森林の境界付近で徐々に減少する。

れた (a-1、a-2)。植生構造の変化に沿った勾配のある環境データを用いた場合は、作成した植生データの通りに各コードラートが分類された (b-1、b-2)。ベルトトランセクトの 25 m 地点、12.5 m 地点で変化する環境データを用いた場合は、植生構造と環境データの変化が対応している地点で各コードラートが分類された (c-1、c-2、d-1、d-2)。植生構造が変化していても環境要因に勾配がない場合は、コードラートは分類されなかった。

草原 - 森林間での相対光量子束密度と群落高の空間的な変化を図 6 に示す。0 ~ 25 m 地点の群落高で 100 cm 付近の値を示しているのは主にススキである。25 ~ 50 m 地点で 100 cm を超えている部分はアセビ *Pieris japonica* である。相対光量子束密度は草原と森林のエッジ付近の 15 ~

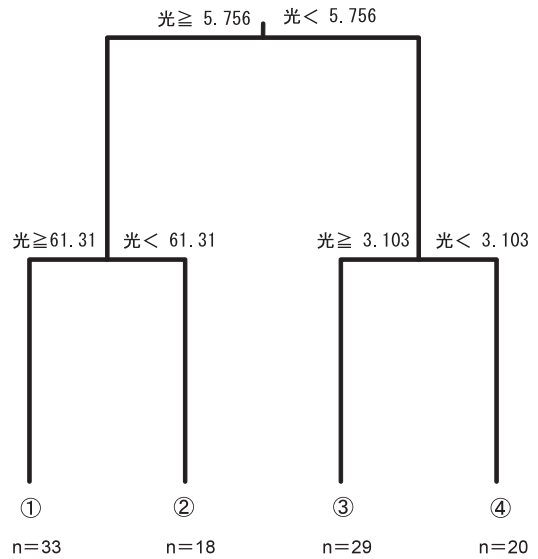


図7 MRT の結果
 各分岐点にある $光 \geq 5.756$ $光 < 5.756$ など分岐に使用された微環境要因とその値を表している。各“葉”の下の n はその“葉”に分類されたコードラートの数を表している。各“葉”には①~④の番号をつけた。

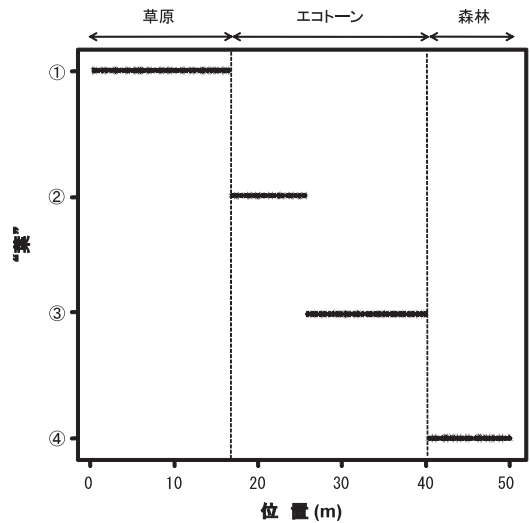


図8 MRT の結果とコードラート位置との関係
 図7で分類された“葉”と各コードラート位置との関係を示した。縦軸は図7で分類された“葉”の番号を、横軸は 0 m 地点から 50 m 地点を表している。図中の●は各コードラートを表している。図の上部には予測されるエコトーン的位置を表した。

25 m 地点で徐々に減少した。

MRT の結果を図 7、“葉”と各コードラートの位置関係を図 8 に示す。100 個のコードラートは 4 つの“葉”に分かれた (①~④)。まず相対光量子束密度の 5.756 の値で分岐し、左に分かれた枝には 0 ~ 25.5 m 地点、右に分かれた枝には 25.5 ~ 50 m 地点のコードラートが分類された。左側の枝はさらに 48.06 の値で分岐し、0 ~ 16.5 m 地点と 16.5 ~ 25.5 m 地点に分かれた。右側の枝はさらに 3.103 の値で分岐し、25.5 ~ 40 m 地点と 40 ~ 50 m 地点に分

かれた。実際の植生データを確認すると、“葉”②に分類されたコドラートの植生構造は、“葉”①に分類されたコドラートは異なっており、草原内部に多く出現していた種の他にシロバナノヘビイチゴ *Fragaria nipponica* やヨツバムグラ *Galium trachyspermum*、タチツボスミレ *Viola grypoceras* などが特徴的に出現した。シロバナノヘビイチゴ、ヨツバムグラ、タチツボスミレは 16.5～39.5 m 地点にのみ出現した。“葉”③に分類されたコドラートには、森林内部に出現する種以外にも草原に多く出現していた種が存在した。また、②と同様にシロバナノヘビイチゴやヨツバムグラなどが存在した。“葉”④に分類されたコドラートは、植生が疎になっており、“葉”③に分類されたコドラート群とは植生が異なった。

4. 考察

シミュレーションを行った結果、植生構造の変化と環境の変化が対応している場合、種構成の異なる4つのグループを分類することができた(図5)。一方で、植生構造の変化と環境の変化が対応していない場合は、植生構造の違いを検出しないことが明らかになった。これにより、植生構造も環境要因も変化しているがMRTにおいて分類されなかった場合は、その環境要因は、植生構造の変化とはあまり関係のない要因として判断できると考えられる。

本研究において、MRTによって隣接した2つの植物群落の内部とは異なる種構成を持つ群落を検出できた。エコトーンの位置と幅を検出するための手法として、MRTを一般的に使用できる可能性を見出した。

図7、8の結果と実際の植生データから、“葉”②と③はそれぞれ、草原・森林の内部(“葉”①と④)とは異なる植物群落だと考えられる。これより、16.5～40 m 地点がエコトーンであると推定できた。また、16.5～40 m 地点は草原の種と森林の種が混在していることから、Smith(1996)の類型化に従ったエコトーンのタイプは、両方の群落からの植物が混ざって形成されたエコトーン(図1(d))であると推定できた。図1(d)の模式図と対応させると、0～16.5 m 地点が群落X(草原)、16.5～25.5 m 地点が群落X'、25.5～40 m 地点が群落Y'、40～50 m 地点が群落Y(森林)であると推定できる。

シロバナノヘビイチゴ、ヨツバムグラ、タチツボスミレが16.5～39.5 m 地点にのみ出現した。これらの種はエコトーンを好む種である可能性が高く、エコトーンの指標

種となり得る可能性がある。エコトーンの指標種を発見できれば、エコトーンの位置と幅の検出の助けとなるであろう。全てのエコトーンに出現する指標種が必ず存在するとは限らないので、様々なエコトーンのタイプと、その指標種を類型化する必要があると考えられる。

本研究では、MRTによるエコトーンの位置と幅の検出、タイプの推定に成功した。今後は、他の様々なエコトーンにおいてもMRTによるエコトーンの位置と幅の検出が可能かさらに検証する必要がある。

謝辞

本研究の遂行にあたり、貴重なご意見を頂いた山村靖夫茨城大学理学部教授、塩見正衛茨城大学名誉教授、植物の同定を行って頂いた群馬県立自然史博物館の大森威宏博士に心より感謝致します。また、調査に協力頂いた茨城大学生態学研究室の西野翔氏、鈴木真理子氏、齋藤彩氏、若林遼氏に御礼申し上げます。

本研究は科学研究費補助金(基盤研究(C))課題番号21570014)の研究成果の一部である。

引用文献

- De'ath G (2002) Multivariate regression trees: A new technique for modeling species environment relationships. *Ecology* 83:1105-1117
- Gehlhausen SM, Schwartz MW, Augspurger CK (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecol* 147:21-35
- 甲山隆司(2003)エコトーン。(巖佐庸・松本忠夫・菊沢喜八郎 編)生態学事典. 共立出版, 東京, pp.35
- Li L, He X, Li X, Wen Q, He HS (2007) Depth of edge influence of the agricultural-forest landscape boundary, Southwestern China. *Eco Res* 22:774-783
- Smith RL (1996) *Ecology and Field Biology*, Fifth Edition. Harper Collins College Publishers, New York
- 杉山幹夫(2008)衛星リモートセンシングによる山梨県内の草地抽出と富士山北麓地域の土地被覆分類。(代表)北原正彦)平成17年度～平成19年度科学研究費補助金(基礎研究(B))研究成果報告書「半自然草原の管理・維持機構とチョウ類の群集構造・多様性保全に関する研究」. pp.37-53
- 辻谷将明・竹澤邦夫(2009)学術データサイエンス6。(金明哲編)マシンラーニング. 共立出版, 東京