

氏 名(本籍)	堤 ^{つつみ} 道 ^{みち} 生 ^お
学位の種類	博 士 (農 学)
学位記番号	農 博 第 719 号
学位授与年月日	平 成 14 年 3 月 25 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研 究 科 専 攻	東北大学大学院農学研究科環境修復生物学専攻 (博士課程)
学位論文題目	放牧草地における植物群集の空間的不均一性のシミュ レーションモデルによる解析
論文審査委員	(主 査) 教 授 菅 原 和 夫 教 授 西 田 朗 教 授 松 田 一 寛

論文内容要旨

放牧草地の植物群集の現存量の空間的不均一性については多くの報告がある。一方、植物群集の空間的不均一性は放牧システムを構築する上で考慮すべき重要な要素であるといわれているが、空間的不均一性と草地の生産性や生産の持続性、また家畜の利用性などとの関連についての研究例は少ない。例えば、植物群集の空間的不均一性をもたらす不食過繁地では物質循環の停滞が予測され、システム全体としての生産性の低下を引き起こすことが予想されるが、その実験的あるいは理論的解明の報告は見られない。実験的手法による解明には、放牧圧や季節など多くの要因を組み合わせた試験が必要であるが、同条件の草地による実施は難しい。したがって、このような問題解明にはシミュレーションモデルが有用となる。

本研究では、植物群集の地上部現存量(以下、草量)の空間的不均一性が一次生産、家畜の利用性および草地の持続性に及ぼす影響を明らかにするため、① 試験地における草量の空間的不均一性の実態調査；② 数理モデルを用いた、草量の空間的不均一性と可食草量および一次生産(再生量)と

の相互関係の理論的解明；③ ニューラルネットワークを用いた、草地の利用にともなう草量の空間的不均一性変動予測モデルの構築を行った。

1. 放牧草地における植物群集の空間的不均一性の実態

(1) 構成種および群集全体の草量の空間的不均一性

放牧草地における構成種および群集全体の草量の空間的不均一性についての調査・解析を行った。構成種ごとの草量は空間的に不均一であったが、群集全体の草量は比較的均一性が低いことが明らかとなった。また、それぞれの種の草量の空間的不均一性は、出現頻度や草量の平均値と負の相関をもつこと(図1)、および優占種の空間分布は相補的であること(表1)が明らかとなった。

(2) 放牧草地における地上部現存量の空間的不均一性に与える放牧の影響

草地の草種をイネ科牧草・シロクローバ・雑草に分類した。それら分類群の草量を非破壊的推定法、すなわち、植生データおよび静電容量式草量計を用いて測定した。各分類群および合計草量の空間的不均一性が放牧・休牧・刈り取り・越冬によりどのように変化するかを調べた。結果は概ね以下の通りであった：① 放牧により不均一性は増大する；② 休牧により不均一性は減少する；③ 刈り取りや越冬により不均一性は大幅に減少する(表2)。また、草量の分布パターンの変動は小さいことが明らかとなった。

Table 1. Correlation coefficients (R) between the live-shoot biomass of the two dominant species (*Agrostis alba* and *Dactylis glomerata*).

Paddock	Grazing season	R	Significance
I	Pre	-0.323	**
	Mid	-0.489	***
	Post	-0.391	***
II	Pre	-0.463	***
	Mid	-0.559	***
	Post	-0.476	***

** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$.

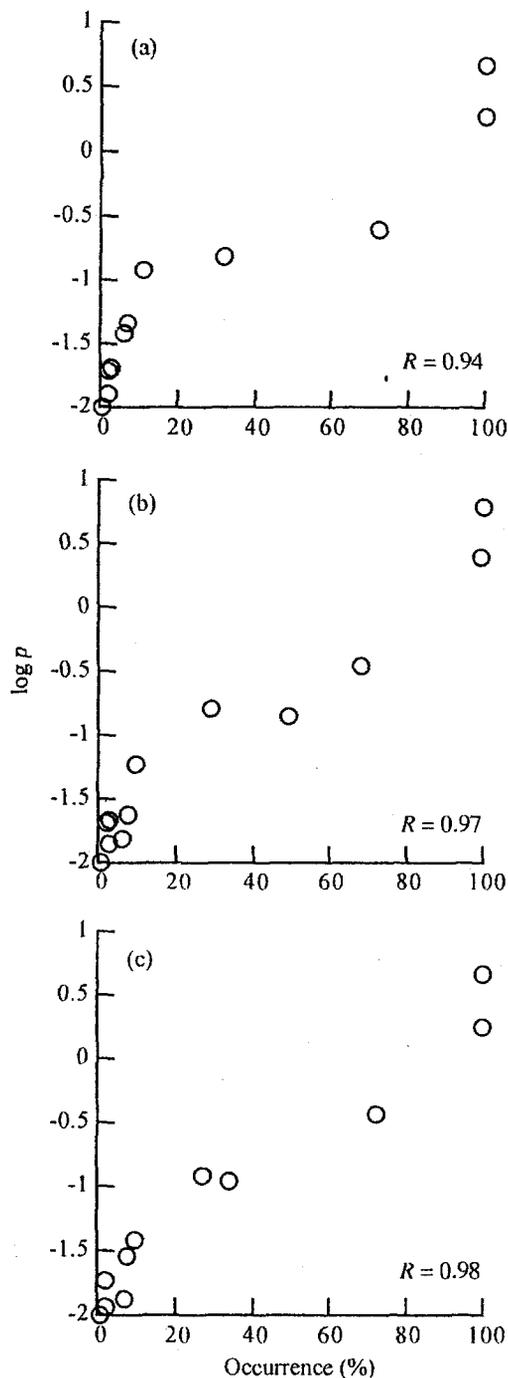


Fig. 1. Relationship between the values of $\log p$ and occurrence for all the species in Paddock I. A small p -value indicates high heterogeneity, and vice versa. Each circle indicates a species.
 (a) Pre-grazing season
 (b) Mid-grazing season
 (c) Post-grazing season

2. 数理モデルによる植物群集の空間的不均一性の解析

数理モデルを用いて、放牧草地における草量の空間的不均一性が可食草量や一次生産に及ぼす影響を理論的に解明した。主に、単位面積あたりの草量の頻度分布がガンマ分布 (式 1) に従うことを利用し、以下のような解析を行った。

$$g(x) = \frac{x^{p-1} p^p}{\Gamma(p) \mu^p} \exp\left(-\frac{px}{\mu}\right) \quad (1)$$

ここで、 $x (\geq 0)$ は任意の一定面積あたりの草量、 $\mu (> 0)$ は一定面積あたりの草量の平均、 $p (> 0)$ は不均一性を示すパラメータである。 $\Gamma(p)$ はガンマ関数を示す。草量の分散を σ^2 とするとき、 $p = \mu^2 / \sigma^2$ である。パラメータ p の値が小さいほど、草量の空間的不均一性が大きいことを示す。

(1) 草量の空間的不均一性と可食草量

ガンマ分布を利用した可食草量推定モデルを用いたシミュレーションにより、草量の空間的不均一性が可食草量に及ぼす影響を明らかにした。単位面積あたりの草量で、 $100 \text{ g } 0.25 \text{ m}^2$ 以上の場所を不食過繁地、 $15/4 \text{ g } 0.25 \text{ m}^2$ 未満の場所を利用不可能な場所と仮定すると、可食草量 ($A \text{ g } 0.25 \text{ m}^2$) 推定モデルは以下の式で示される：

$$A = \int_{15/4}^{100} \frac{x^{p-1} p^p}{\Gamma(p) \mu^p} \exp\left(-\frac{px}{\mu}\right) \left(x - \frac{15}{4}\right) dx \quad (2)$$

シミュレーションの結果、平均草量が $80\text{--}400 \text{ gDM m}^2$ の範囲の草地においては、草量の空間的不均一性が高くなるに従い、可食草量が減少することが理論的に明らかとなった (図 2)。

Table 2. Mean, standard deviation (SD) and coefficient of variance (CV) of total biomass (gDM m⁻²) on each survey.

		Grazing intensity								
		Light			Middle			Heavy		
		Mean	SD	CV	Mean	SD	CV	Mean	SD	CV
Cutting	29 Jun. 2000	144.0	22.6	0.16	139.0	26.7	0.19	140.5	22.6	0.16
Grazing	4 Jul.	108.0	27.0	0.25	102.0	24.2	0.24	93.2	21.6	0.23
Grazing	1 Aug.	209.2	25.7	0.12	208.9	28.8	0.14	207.8	24.9	0.12
	6 Aug.	158.5	37.8	0.24	144.0	38.9	0.27	138.8	37.5	0.27
Grazing	8 Sep.	268.2	107.9	0.40	228.7	58.9	0.26	223.2	62.9	0.28
	20 Sep.	251.8	94.8	0.38	176.1	61.9	0.35	155.9	58.0	0.37
Grazing	2 Nov.	162.6	37.8	0.23	167.4	39.1	0.23	168.1	42.6	0.25
Grazing	11 Nov.	131.5	45.1	0.34	135.6	49.2	0.36	140.2	50.7	0.36
	27 Apr. 2001	165.7	26.8	0.16	164.0	26.0	0.16	168.5	27.4	0.16
Grazing	7 May	157.3	16.6	0.11	146.9	16.3	0.11	143.1	17.3	0.12
	12 Jun.	534.2	84.4	0.16	528.6	92.3	0.17	471.7	88.8	0.19

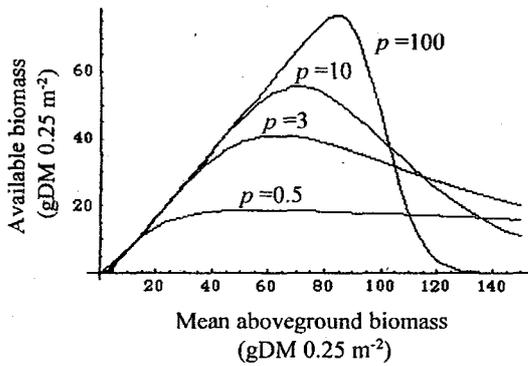


Fig. 2. Results of simulation with Equation 2. A small p -value indicates high heterogeneity, and vice versa.

(2) 地上部現存量の空間的不均一性と一次生産

ガンマ分布と生物の生長曲線を表すロジスティックモデルを利用し、草量の空間的不均一性と一次生産の関係を示すシミュレーションモデルを以下のように作成した。

時間 t の草量から、 $t+1$ における草量を推定するロジスティックモデルは以下の式で表される。

$$x_{t+1} = \frac{\lambda x_t}{1 + (\lambda - 1)x_t / K} \quad (3)$$

ここに、 x は単位面積あたりの草量（ここでは、gDM m⁻²）、 λ は内的自然増加率、 K は環境収容力である。したがって、時間 t から $t+1$ までの草量増加速度、 $f(x)$ は：

$$f(x) = x_{t+1} - x_t = \frac{\lambda x_t}{1 + (\lambda - 1)x_t / K} - x_t \quad (4)$$

で示される。調査データより、以下の式を得た。

$$f(x) = \frac{1.32x_t}{1 + (1.32 - 1)x_t / 1000} - x_t \quad (5)$$

群集全体の単位面積あたりの純一次生産 (NPP) は、式1と4を利用した以下のモデルによって推定可能である。

$$NPP = \int_0^K f(x)g(x)dx \quad (6)$$

すなわち、 NPP は時間 t における μ と p の値をこの式6に代入することにより推定することができる。したがって、 NPP は平均草量 μ と不均一性 p の関数と見なすことができる。そこで、シミュレーションにより、草量の空間的不均一性が放牧草地における

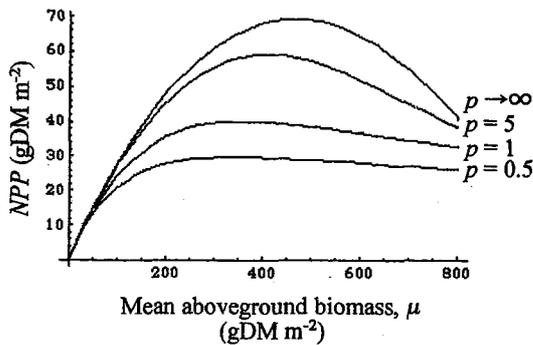


Fig. 3. The simulated relationships between net primary production (*NPP*), and mean (μ) and spatial heterogeneity (p) of aboveground biomass. A small p -value indicates high heterogeneity, and vice versa.

短期的な一次生産量におよぼす影響を調べた。平均草量が約50 gDM m⁻²より多いとき、草量の空間的不均一性が高くなることにより、一次生産量が減少することが理論的に明らかとなった (図3)。

以上の結果より、草量の空間的不均一性を草地の質の指標とすることの妥当性が示された。

3. ニューラルネットワークを用いた植物群集の空間的不均一性変動シミュレーションモデル

(1) 放牧草地における植物群集の空間的不均一性変動予測モデル

実態調査から得たデータをもとに、各分類群および合計草量の空間的不均一性 (標準偏差, SD) の、放牧および休牧による変動を予測するモデルを3層構造のニューラルネットワークにより作成した。学習方式には、バックプロパゲーションを用いた。

放牧による変動を予測するモデル (図4a) では、出力層を放牧直後の各分類群と合計草量のSDとし、4つのモデルを構築した。入力層は、放牧前の各分類群と合計草量それぞれの平均値とSD、および家畜

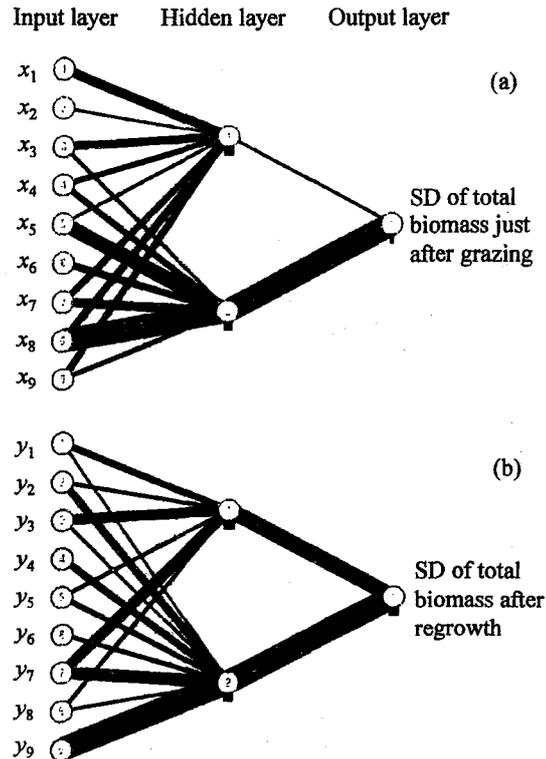


Fig. 4. The network structures for estimation of the change of standard deviation (SD, gDM among 1-m² quadrats) of total biomass by (a) grazing or (b) non-grazing. A red line indicates a positive effect, a blue line a negative effect. The effect is larger, as the line is thicker. Abbreviations are defined as follows: x_1 : mean biomass of graminaceous herbage; x_2 : mean biomass of white clover; x_3 : mean biomass of weeds; x_4 : mean total biomass; x_5 : SD of biomass of graminaceous herbage; x_6 : SD of biomass of white clover; x_7 : SD of biomass of weeds; x_8 : SD of total biomass; x_9 : grazed biomass; y_1 : mean biomass of graminaceous herbage; y_2 : mean biomass of white clover; y_3 : mean biomass of weeds; y_4 : mean total biomass; y_5 : SD of biomass of graminaceous herbage; y_6 : SD of biomass of white clover; y_7 : SD of biomass of weeds; y_8 : SD of total biomass; y_9 : regrown biomass. The parameters, x_1 - x_8 take values just before grazing, and y_1 - y_8 take values at the start of a non-grazing period.

による利用草量からなる。休牧による変動を予測するモデル (図4b) では、出力層を休牧期間の後における各分類群と合計草量のSDとし、4つのモデルを構築した。入力層は、放牧直後の各分類群と合計草量それぞれの平均値とSD、および休牧期間に再生した草量からなる。これらのモデル

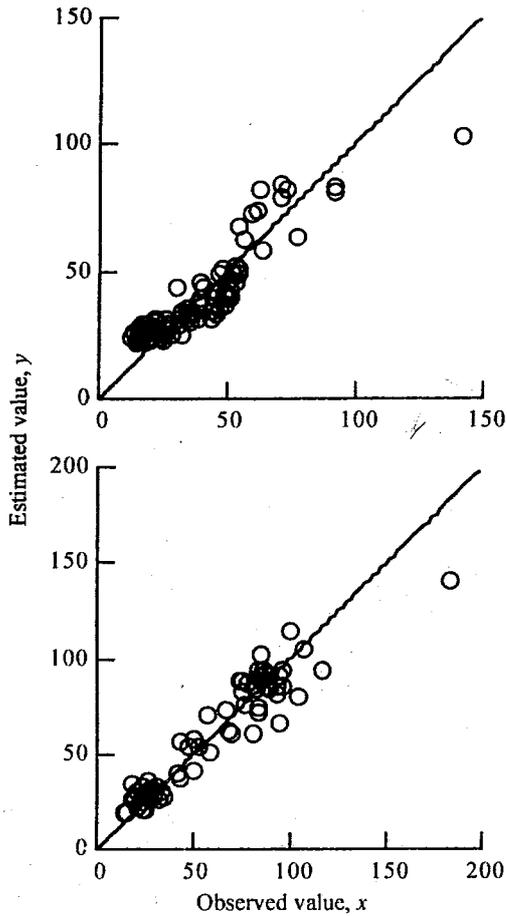


Fig. 5. Estimation of standard deviation (gDM among 1-m² quadrats) of total biomass by the neural networks shown in Fig. 4. A solid line indicates $y = x$.

の中間ユニット数は、異なる中間ユニット数による解析や交差検定により、試行錯誤的に決定した。構築されたモデルの精度は高く（図 5）、交差検定の結果も良好であり、高い一般化能力をもつと考えられた。また、空間的不均一性の変動に、各パラメータがどのように影響するかについても明らかとなった。

(2) 植物群集の空間的不均一性の変動予測
モデル利用のためのパラメータ簡易推定法

構築された空間的不均一性予測モデルの利用に際しては、各分類群と合計草量の平

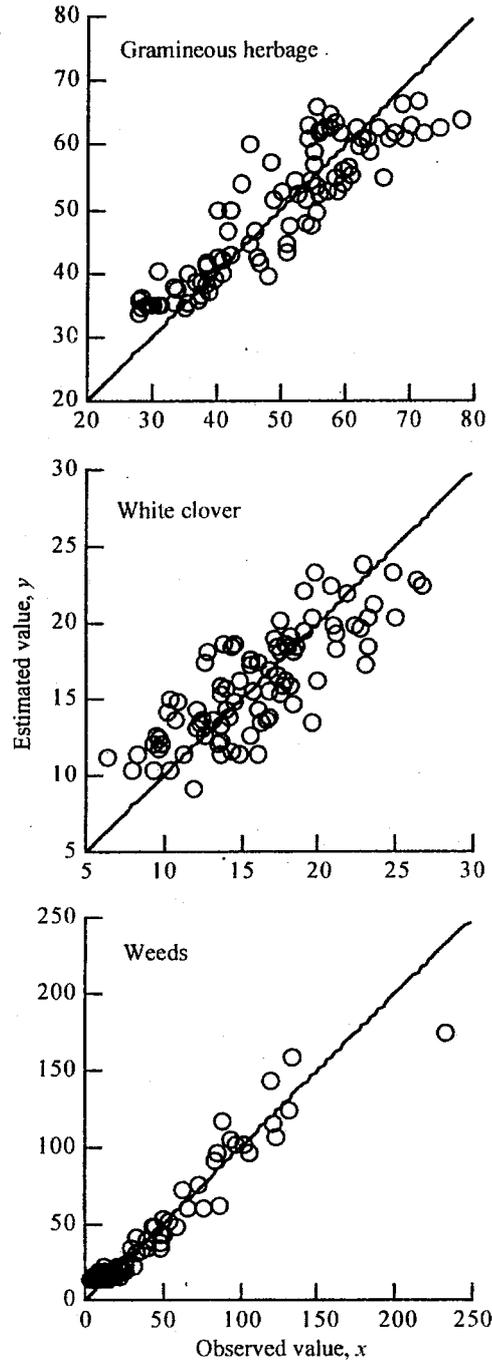


Fig. 6. Estimation of standard deviation (gDM among 1-m² quadrats) of the three biomass categories before grazing by the neural networks. A solid line indicates $y = x$.

均値と SD のデータが必要である。合計草量とその SD、および各分類群の草量は、Shiyomi's second method と dry-weight rank method を用いることにより、野外での簡

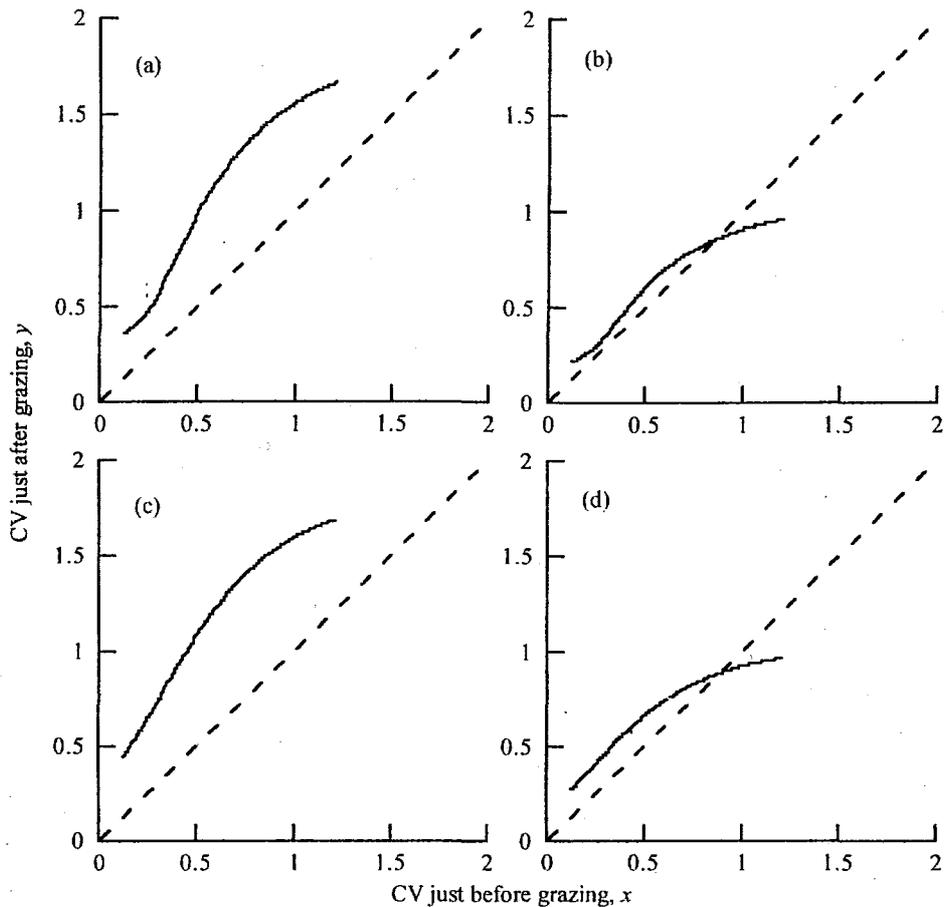


Fig. 7. Estimation for coefficients of variance (CV) of total biomass (gDM m^{-2}) following grazing by simulations using the neural network shown in Fig. 4a. A dotted line indicates $y = x$.
 (a) A result when a well managed pasture is heavily grazed. That is, the parameter values are: $\{x_1, x_2, x_3, x_4, x_9\} = \{125, 20, 5, 150, 90\}$ (see Fig. 4 for the definition).
 (b) A result when a well managed pasture is lightly grazed. That is, the parameter values are: $\{x_1, x_2, x_3, x_4, x_9\} = \{125, 20, 5, 150, 45\}$.
 (c) A result when a degraded pasture where invaded by weeds is heavily grazed. That is, the parameter values are: $\{x_1, x_2, x_3, x_4, x_9\} = \{70, 20, 60, 150, 90\}$.
 (d) A result when a degraded pasture where invaded by weeds is lightly grazed. That is, the parameter values are: $\{x_1, x_2, x_3, x_4, x_9\} = \{70, 20, 60, 150, 90\}$.
 Values of x_5 (standard deviation just before grazing) range 19-182. The values of the other parameters were determined using the other models.

易な測定が可能である。そこで、合計草量とそのSD、および各分類群の草量から、各分類群のSDを推定するモデルをニューラルネットワークにより構築した。ネットワークの構造決定は、前述のモデルと同様の方法で行った。構築されたモデルの精度は高く(図6)、交差検定の結果も良好であり、高い一般化能力をもつと考えられた。また、各分類群のSDに、各パラメータが

どのように影響するかについても明らかとなった。

(3) 植物群集の空間的不均一性変動シミュレーション

植物群集の空間的不均一性変動予測モデルを用いて、放牧地で想定される各種条件下での不均一性の変動に関するシミュレーションを行った。

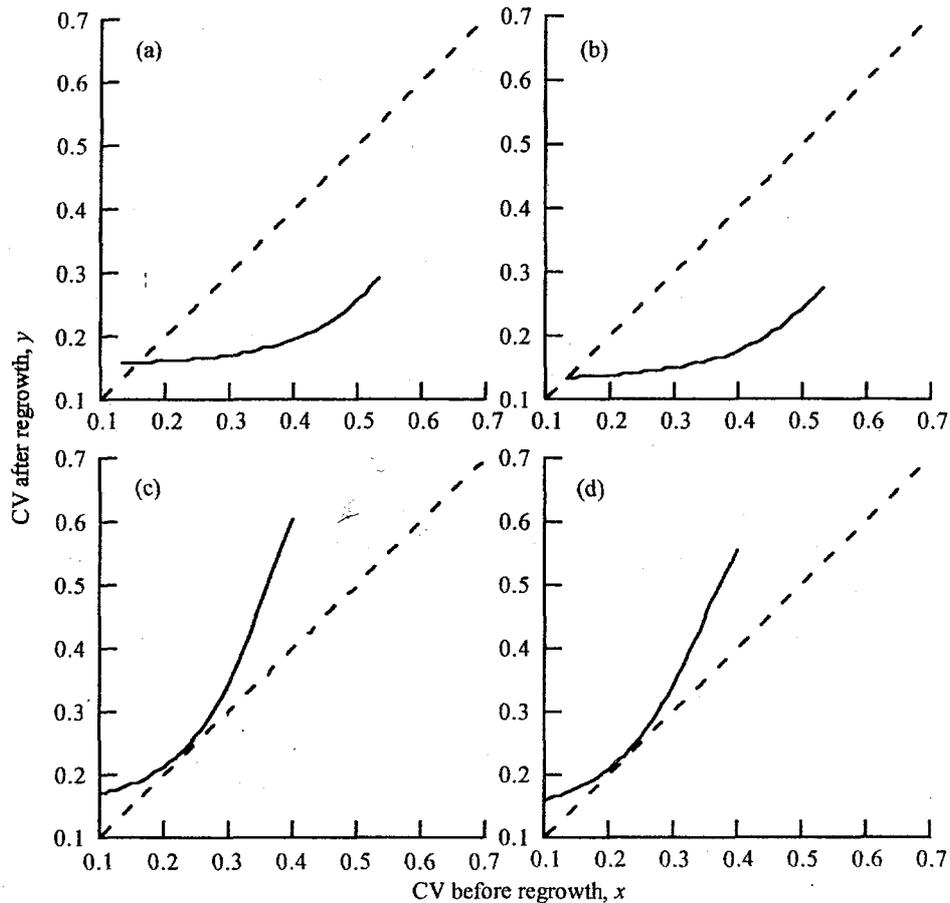


Fig. 8. Estimation for coefficients of variance (CV) of total biomass (gDM m^{-2}) following regrowth during a non-grazing period by simulations using the neural network shown in Fig. 4b. A dotted line indicates $y = x$.

(a) A result when 30 gDM per m^2 of aboveground biomass increases in a well managed pasture. That is, the parameter values are: $\{y_1, y_2, y_3, y_4, y_9\} = \{70, 5, 15, 90, 30\}$ (see Fig. 4 for the definition).

(b) A result when 60 gDM per m^2 of aboveground biomass increases in a well managed pasture. That is, the parameter values are: $\{y_1, y_2, y_3, y_4, y_9\} = \{70, 5, 15, 90, 60\}$.

(c) A result when 30 gDM per m^2 of aboveground biomass increases in a degraded pasture invaded by weeds. That is, the parameter values are: $\{y_1, y_2, y_3, y_4, y_9\} = \{70, 5, 45, 120, 30\}$.

(d) A result when 60 gDM per m^2 of aboveground biomass increases in a degraded pasture invaded by weeds. That is, the parameter values are: $\{y_1, y_2, y_3, y_4, y_9\} = \{70, 5, 45, 120, 60\}$.

Values of y_5 (standard deviation when a non-grazing period starts) range 12-48. The values of the other parameters were determined using the other models.

シミュレーション1

放牧にともなう草量の空間的不均一性(変動係数)の変動に関して、構築したモデルを用いてシミュレーションを行い、放牧前の合計草量の不均一性、採食量、および雑草侵入度が合計草量の不均一性変動に与える影響について検討した(図7)。概ね、放牧により草量の不均一性は高くなり、また採食量が多いほど高くなった。一方で、

放牧前の不均一性が高い場合、放牧により不均一性が減少することが示された。雑草侵入度はほとんど影響をもたらさなかった。

シミュレーション2

休牧期間における植物群集の再生にともなう空間的不均一性の変動について、同様にシミュレーションを行い、再生開始時(放牧直後および早春の初期生育を含む)の合計草量の不均一性、再生量および雑草侵入

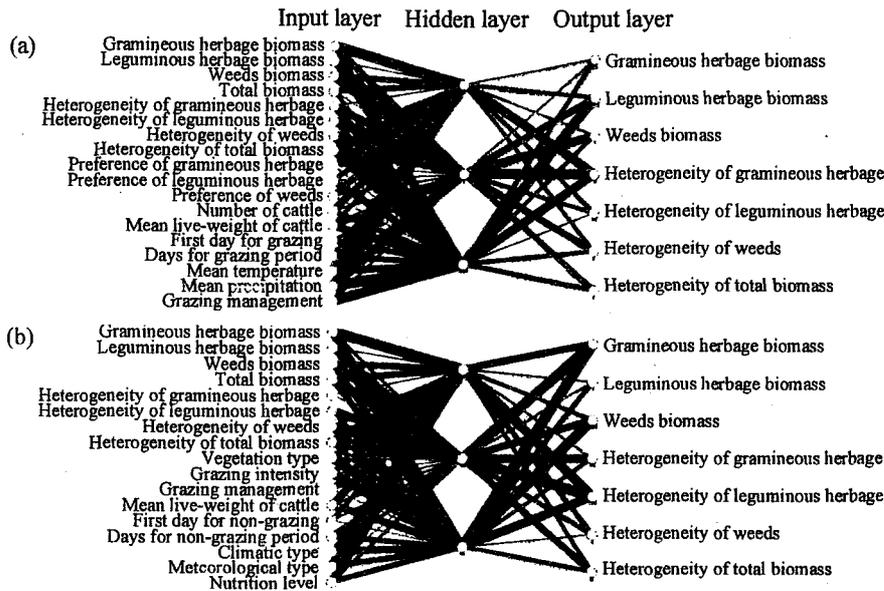


Fig. 9. Ideal models for estimating the changes of grassland vegetation by (a) grazing and (b) non-grazing. Here, red and blue lines do not have any means. The number of neurons in a hidden layer also does not have any means.

度が合計草量の不均一性の変動に与える影響について検討した (図8)。再生により、優良草地では不均一性が減少し、その幅は再生開始時の不均一性が高いほど大きかった。一方、荒廃草地では植物群集の再生により不均一性は増大し、再生開始時の不均一性が高いほどその幅が大きい傾向がみられた。優良草地では、再生量が多いほど草量の不均一性は減少したが、荒廃草地では再生量と不均一性の変動の間に関連はみられなかった。

4. 総括

本研究により、草量の空間的不均一性の増大が草地の生産性や持続性に対し負に作用することが明らかとなった。また、ニューラルネットワークを用いて構築した草量の空間的不均一性の変動予測モデルによるシミュレーションから、草量の空間的不均一性の変動に影響を及ぼす要因が明らかとなった。その結果、草地の質の評価に対し植物群集の空間的不均一性の項目を加えること、および草地の生産モデルに植物群

集の空間的不均一性をパラメータの一つとして採用することを提案する。

本研究で構築したモデルによる草量の空間的不均一性の変動予測は、一放牧期という比較的短い期間のものである。長期的変動はその繰り返しによる累積変動としてとらえることができるが、それに加え各草種による季節生産性の差異や草質の変化も大きく影響すると考えられる。したがって、一次生産あるいは採食量や草種構成の変動など、さらに多くの要因とともに空間的不均一性の変動が予測できる、一般性の高いモデルを今後開発する必要がある (図9)。

草地の持続性について言及する場合、草量の空間的不均一性だけでなく、草量の分布パターンの変動との関係も考慮する必要がある。本研究では、この分布パターンの変動について実態を明らかにしたが、その予測および制御に関してさらなる検討が必要である。分布パターンの変動予測が可能となれば、本研究で構築したモデルによる草量の空間的不均一性の予測と合わせ、より持続的な草地利用の一助となる。

論文審査結果要旨

放牧利用人工草地では、数種の草種の混播による生育特性の差、家畜の不均一な採食や局所的糞尿の還元、踏みつけや休息による攪乱などで、草種構成や現存量（草量）に空間的不均一性が生ずる。不均一性は草地の生産の持続性や家畜生産において重要であるとの認識はあったが、これまで不均一性の把握と変化の予測について実験的・理論的解明はなされていなかった。本研究では放牧地植物群集の空間的不均一性とその変動要因、および不均一性が草地の一次生産（再生量）・家畜の採食利用性・草地の持続性に及ぼす影響を実験的に明らかにするため、利用強度をかえた放牧試験を実施し、数理モデルを用いた要因の相互関係の理論的解明と現存量の空間的不均一性変動予測モデルの構築を行った。

放牧草地の植物群集の空間的不均一性の実態調査の結果、構成種ごとの草量は空間的に不均一であったが、群集全体の草量では草種ごとと比較して不均一性が低いこと、優占種の空間分布は相補的であることが明らかとなった。また草地の空間的不均一性について、放牧は増大、休牧は減少、刈り取り・越冬は大幅減少と草地管理による変化の方向が明らかとなった。つぎに草地の草量の空間的不均一性が家畜の可食草量や再生量におよぼす影響について数理モデルを用いた解析を試みた。草量の頻度分布はガンマ分布に従うことから、ガンマ分布を利用した可食草量推定モデル式を作成し、シミュレーションを試みた。その結果平均草量が80~400gDM/m²の草地では、草量の空間的不均一性が高くなるにつれて可食草量が減少することを理論的に明らかにした。再生量との関係は、ガンマ分布と成長曲線を表すロジスティック式を利用したモデル式を作成し、シミュレーションの結果、平均草量が約50gDM/m²以上のとき、草量の空間的不均一性が高くなることにより、一次生産量が減少することを理論的に明らかとした。以上の結果から草量の空間的不均一性を草地の質の指標とすることの妥当性が示された。続いてニューラルネットワークを用いた放牧草地植物群集の空間的不均一性変動予測モデルとして、放牧および休牧による変動を予測する各4つのモデルを構築した。これらのモデルによるシミュレーションの結果、一般に放牧により草量の空間的不均一性は高くなり、採食量が多いほど高くなる。一方放牧前の不均一性が高い場合は、放牧により不均一性は減少すること。また雑草侵入度は殆ど影響をもたらないことが明らかとなった。休牧については、再生（一次生産）により優良草地では不均一性は減少し、その中は再生開始時の不均一性が高いほど大きい。一方荒廃草地では再生により不均一性は増大し、再生開始時の不均一性が高いほどその中が大きい傾向が示された。以上本研究により放牧地の草量の空間的不均一性の増大が草地の生産性や持続性に対し負に作用することが理論的に明らかとなった。またニューラルネットワークを用いて構築した予測モデルによるシミュレーションの結果、不均一性の変動要因が明らかとなり、その結果、草地の質の評価に対し、植物群集の空間的不均一性の項目を加えること、および草地の生産モデルに植物群集の空間的不均一性をパラメータの一つとして採用することが提案された。

本論文は放牧草地の植物群集の動態に関係する諸要因について理論的位置づけを為し、草地農業の発展に対し大きな貢献を与えるものとして高く評価できる。よって審査委員一同は、本論文提出者に対し博士（農学）の学位を授与するに値するものと判定した。