

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 28 年 6 月 8 日現在

機関番号：10101

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26540009

研究課題名(和文) 個体内・個体間の資源競争による樹木成長・衰亡過程の統計モデリング

研究課題名(英文) Statistical modeling to analyze the process of tree growth and mortality due to resource competition

研究代表者

久保 拓弥 (Kubo, Takuya)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・助教

研究者番号：80344498

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,000,000円

研究成果の概要(和文)：森林を構成する樹木個体の枝・葉の成長・枯死消失確率ならびに死亡確率を解明する研究を進捗させた。観測された20年間の葉群構造データにもとづいて樹木の成長・衰亡に関する統計モデリングが可能となった。森林内の三次元光分布に与える影響を調べるために、OpenGLをつかって幹・葉群の三次元モデルを構成し林内光分布を評価する方法を開発した。個体内の上部の葉群が下部を被陰する個体内競争も重要な過程を検証することができるようになった。樹木個体の成長に関する経時的な統計モデルについて解明する必要があり、年輪データを解析する統計モデルを作り、樹木の年齢・サイズ・気温など外的要因が直径成長に与える影響を解明した。

研究成果の概要(英文)：We developed statistical models to estimate mortalities of tree branches, growth rates of trunk and foliage depending of three dimensional light distribution in forest. The light distribution was reconstructed based on an open data, Inabu experimental forest of Nagoya University. Reconstructed forest using OpenGL library allowed us to know the relationship between forest structure and light resource distribution. We also developed a time-series data of tree ring to know the relationship between the external environment and the radial growth of trees.

研究分野：計算生態学

キーワード：森林動態 樹木の成長 樹木の死亡 開空度 森林生態系

## 1. 研究開始当初の背景

本研究の目的は、森林のような三次元植物集団のデータから樹木内部の同化物（光合成によって得られた炭水化物）分配とそれに起因する個体の成長・衰亡過程を記述する現象論的な統計モデルを構築し、森林全体の生産力（炭素固定能力など）を予測できるようにすることである。公開された時系列データにもとづいて、これまで知られていなかった年スケールでの個体内同化物分配の過程のパラメーターを推定できる統計モデルを構築する。このような統計モデルの開発は、今後の森林観測技術の発展もおりこんだものであり、LIDAR など三次元葉群を直接観測したデータが得られた場合、その時間変化から森林を構成する多様な樹種ごとの特性も明らかにできる可能性がある。

植物の集団が作り出す葉群 (foliage, 三次元空間に分布する葉の集団, 図 fig: inabuALL) の構造は生態系の生産力を規定するものであり、1950 年代の Monsi & Saeki (1953) 論文は観測データにもとづく数理モデル化（葉群の一次元化）の嚆矢となるものである。その後も Big Leaf Model (BLM) による零次元近似 (Farquhar 1989) ならびに、その問題点の指摘 (de Pury & Farquhar, 1997), あるいは BLM の再正当化 (Koyama & Kikuzawa, 2010) といった発展が継続している。

これらのモデルは葉群分布から森林など植物集団の生産力（光合成による炭素固定速度）ならびにその時間変化を予測するためのものである。光合成曲線は非線形なので、葉群が三次元空間の分布としてあつかう重要性を Kubo et al. (2008) などが指摘している。

葉群三次元構造の時間変化を知るためには、森林を構成する樹木の成長だけでなく衰亡 --- 個体内での枝・葉の枯死消失確率ならびに、個体そのものの死亡確率を明らかにしなければならない。樹木個体ごとの葉群（枝も含めて樹冠と呼ばれる）は資源（とくに光）をめぐる競争によりたえず形状を変化させており、これは個体間の光の奪いあいだけでなく、個体内でも上部の葉群が下部の葉群を被陰する個体内競争も重要な過程である。

Kubo et al. (2008) ではこのような個体内・個体間の資源競争が、樹木個体内の部品（モジュール）の三次元配置を変化させるだけでなく、樹木個体の死亡確率も変化させることを指摘している。しかしながら、これらの確率論的モデルのパラメーターを、直接的に推定するためのデータは存在していなかった。

Sumida et al. (2013) が公開した論文に付録された電子ファイルでは、名古屋大学稲武フィールドにおいて観測された 20 年間の葉群構造が公開されており、このデータにもとづいて樹木の成長・衰亡に関する統計モデリングが可能となった。本研究では、これらの諸過程を階層ベイズモデルとして定式化し、パラメーターを推定して予測力のある樹木集団シミュレーターを開発することを目的とする。

## 2. 研究の目的

本研究の目的は、森林のような三次元植物集団のデータから樹木内部の同化物（光合成によって得られた炭水化物）分配とそれに起因する個体の成長・衰亡過程を記述する現象論的な統計モデルを構築し、森林全体の生産力（炭素固定能力など）を予測できるようにすることである。公開された時系列データにもとづいて、これまで知られていなかった年スケールでの個体内同化物分配の過程のパラメーターを推定できる統計モデルを構築する。このような統計モデルの開発は、今後の森林観測技術の発展もおりこんだものであり、LIDAR など三次元葉群を直接観測したデータが得られた場合、その時間変化から森林を構成する多様な樹種ごとの特性も明らかにできる可能性がある。

本研究では、ヒノキ林分の長期観測データにもとづいて、樹木個体ごとの成長・衰亡過程を統計モデルとして特定しようとする点が特徴的であり、他の研究では見られないものである。ここでは、Kubo and Kohyama (2005) で提唱した同化物の sink-source モデルを応用して、個体差などを考慮した階層ベイズモデルを作り、マルコフ連鎖モンテカルロ法などを使って事後分布を推定する。推定されるパラメーターは、個体内の各部分ごとに決まる要因（枝次数・生産力・水ポテンシャルなど）が個体内の同化物分配に与える影響である。

このような植物生理学的なパラメーターを、個体の形状変化に関する長期観測データにもとづいて推定しようとする発想はこれまでにないものである。このようなモデリングが可能であるのは、稲武データが十分（と思われる）長さの時系列データであり、かつ樹木の形状に関するパイプモデルを利用するためである。

## 3. 研究の方法

名古屋大学稲武フィールドのヒノキ林分の成長・衰亡データ（以下、稲武データ）に見られるパターンをうまく説明できるような、樹木内各部の成長・衰亡をあらわす階層ベイズモデルを構築し、そのパラメーターたち

事後分布を推定する。第1年目は個体内の同化物分配モデル (Kubo and Kohyama, 2005) にもとづいて、樹木各部の「同化物の分配されやすさ」をあらわすパラメータを推定する。第2年目は、個体の死亡確率の統計モデリングも完成させ、それにもとづいて林分シミュレーションを実施する。利用可能な LIDAR データを探して、このモデルの応用可能性について調べる。このプロジェクトの研究協力者は、隅田明洋博士 (北海道大学・低温科学研究所、稲武データの整理と追加) と阿久津公祐博士 (北海道大学・環境科学院、北海道の針葉樹林 LIDAR データの提供) である。

まずは Sumida et al. (2013) で公開された稲武データの整理とヒノキ林分の成長・衰亡の可視化のプログラミングなどから着手する。また研究協力者の隅田博士とともに、この林分に関する追加データの探索とデジタル化も並行して進める。

現在において公開されている稲武データだけでも統計モデル構築・推定は可能なので、その作業を進める。稲武データから各年の個体ごとの幹の直径変化がわかるので、このデータとパイプモデルを組み合わせることで、年ごと個体ごとの垂直葉群分布が特定できる。葉群の再構成においては、Kubo et al. (2008) で開発したアンサンブル葉群の考えかたを援用する。これは葉群の形状に関する統計モデルにもとづいて、マルコフ連鎖モンテカルロ法を使って可能な(尤度の高い)葉群のアンサンブルを構成する方法である。再構成された葉群に対して光分布シミュレーションを行い、葉群内の光分布を評価する。

樹木個体ごとの成長・衰亡モデルにおいて基本となるのは Kubo and Kohyama (2005) で提唱した同化物の sink-source モデルである。これは樹木の個体先端・枝末端の各モジュールにおける「得点」を評価し、その得点に応じて同化物を分配するものである。その結果として、樹木個体の下部で被陰されている枝、あるいは分枝を繰り返した枝(これは水分生理学的に「乾いた」状態となる)の得点は低下し、個体内の同化物争奪の競争に敗北して衰亡し、最終的には枝ごと枯死することになる。稲武データの時系列変化にもとづいて、上のような機構のみならず、さらに個体差などを考慮した階層サイズモデルを構築し、パラメータの事後分布を推定する。個体内・個体間の光資源をめぐる競争の帰結として、個体ごとの同化物生産力が決まり、さらに個体内部の同化物分配によって樹木のどの部分が成長し、あるいは衰亡するのかを決めるパラメータが推定される。

#### 4. 研究成果

葉群三次元構造の時間変化を知るためには、森林を構成する樹木個体の枝・葉の成長・枯死消失確率ならびに、個体そのものの死亡確率を解明する研究を進捗させた。Sumida et al. (2013) が公開した論文に付録された電子ファイルによって、名古屋大学稲武フィールドにおいて観測された20年間の葉群構造が公開されており、このデータにもとづいて樹木の成長・衰亡に関する統計モデリングが可能となった。

この樹木個体の配列が森林内の三次元光分布に与える影響を調べるために、OpenGL をつかって森林の幹・葉群の三次元モデルを構成し、これにもとづいて林内の三次元光分布を評価する方法を開発した。これによって個体内でも上部の葉群が下部の葉群を被陰する個体内競争も重要な過程について検証することができるようになった。

ただしこの方式では森林内の三次元光分布を予測するための計算量が莫大なものとなり、このままでは森林動態予測のシミュレーションが困難になることが予想された。そこで、さらに発展的な研究として、機械学習による三次元光分布の予測に着手した。これは、光学的なモデルを経験的な統計モデルに置き換える可能性を追求するものである。ただし今研究においてはパラメータチューニングの試行錯誤などに時間がとられたため、予測精度の高い三次元光分布の生成を、部分回帰木などによって機械学習される研究は中途のままとなった。

そこで今回の研究では、時間がかかるが確実な方式 (OpenGL を使う方式) で得られた三次元光分布の個体内・個体間の資源争奪競争が、樹木個体内の部品(モジュール)の三次元配置を変化させるだけでなく、樹木個体の死亡確率も変化させることを指摘している。

以上の結果について確認するために樹木個体の成長に関する経時的な統計モデルについて解明する必要がある。鍋嶋他が取得した年輪データを解析する統計モデルを作り、樹木の年齢・サイズ・気温など外的環境といった要因が直径成長に与える影響を解明した。国際学術誌に発表した。

上記の研究を通じて、森林生態学における時系列データ解析の重要性が

これらの諸過程を統計モデル化することによって、長期間にわたる生態学的観測データにもとづいて樹木内部の成長・衰亡過程について樹木個体内における資源再分配・枝の脱落モデル・個体の死亡確率などについてパラメータ推定をしつつある。これらの結果をまとめて国際学術誌に論文を投稿する予定である。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 1 件) Eri Nabeshima, Takuya Kubo, Koh Yasue, Tsutom Hiura, Ryo Funada. 2015. Long-term changes in earlywood width and radial growth of *Quercus crispula* under climate change. *Trees* 29: 1273-1281. 査読あり

[学会発表](計 1 件) 久保拓弥. 2016 年 3 月 23 日. 時系列データの統計モデリング入門 (続). 日本生態学会第 63 回大会. 仙台市, 仙台国際ホール.

[図書](計 1 件) 伊庭幸人, 久保拓弥, 伊藤宏樹, 松浦健太郎, 高柳慎一, 林隆介, 麻生英樹, とん, 円城塔. 2015. 岩波データサイエンス Vol.1. 岩波書店. 19-38

[産業財産権]  
出願状況(計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

取得状況(計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

[その他]  
ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

久保 拓弥 (KUBO Takuya)  
北海道大学・大学院地球環境科学研究院・助教

研究者番号: 80344498

### (2) 研究分担者

( )

研究者番号:

(3) 連携研究者  
( )

研究者番号: