

令和 5 年 6 月 22 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H02236

研究課題名(和文) 構造の複雑さがなぜ森林の生産量を高めるのか？生理生態学的メカニズムの徹底検証

研究課題名(英文) Why structural complexity enhances forest productivity? Eco-physiological mechanisms within canopy

研究代表者

飯尾 淳弘 (Iio, Atsuhiko)

静岡大学・農学部・准教授

研究者番号：90422740

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：太平洋型冷温帯林の主要樹種について、樹冠構造と生理生態機能の樹種多様性を詳細に調査し、個体レベルの葉量や光合成量、蒸散量に大きな種間差はないが、そこへ至るまでの光利用プロセスに大きな違いがあることを明らかにした。また、構造と機能の季節変化の多様性を知るために、ドローン画像を用いた樹冠フェノロジーの評価方法を検討し、葉層の厚さがフェノロジーの推定値に影響すること、蒸散フェノロジーの樹種多様性はドローン画像から評価可能であることを明らかにした。さらに、樹冠構造の環境可塑性をドローンLiDARを用いて調べ、ブナは土壌水分で構造を大きく変化させるが、他の種ではそのような傾向は見られないことがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

構造と機能の多様性は、常緑樹と落葉樹、陰樹と陽樹など、生活型の大きく異なる種の比較で示されてきたが、本研究は生活型が似ていても種によって葉面積の空間分布や光利用戦略が大きく異なることを明らかにし、種の個性を詳細に調べることの重要性を示した。また、ドローンのRGB画像が樹冠フェノロジーの樹種多様性の評価に有効なツールであることを示した。特に、RGB画像から計算される植生指標と個体蒸散量の季節変化を比較し、ドローン画像が構造だけでなく機能的フェノロジーの評価に有効であることを示した。

研究成果の概要(英文)：Species diversity of canopy structure and eco-physiological functions from leaf to tree level were examined for major tree species in Pacific Ocean-type cool temperate forest in Japan. Although species diversity of crown-level leaf area, photosynthesis and transpiration were generally small, there were large inter-species variations in within-crown structure and functions, such as three-dimensional leaf area distribution and light use efficiency. With respect to temporal heterogeneity of structure and functions, we compared vegetation indices derived from drone RGB imagery with ground-observed leaf phenology and stem sap flow. We revealed that crown thickness has significant impact on drone-derived leaf phenology and that UAV image is effective for evaluating species diversity of transpiration phenology. We also revealed that *Fagus crenata* markedly changes leaf distribution according to soil water conditions, whereas the other species did not show such trend.

研究分野：森林生理生態学

キーワード：樹冠構造 樹種多様性 光合成 樹液流 ドローン LiDAR

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物の種多様性が群落の生産量を高める(増進効果)メカニズムとして、森林では群落構造の複雑化にともなう光利用効率の増加の重要性が注目されている。しかし、これまでの研究の多くは群落レベルで行われており、構造と機能の比較からメカニズムを類推している。構造の複雑化がどのようにして光利用と生産量を増加させるのか、群落内で起こるメカニズムを直接的に調べた研究はほとんどない。群落レベルの研究では、種多様性や構造の複雑さが生産量を高めないという報告も複数なされており、単に種数や構造を複雑するだけでは不十分であり、個体レベル以下の現象に注目する必要性を示唆している。また、群落内のメカニズムを調べることは、森林管理などへの応用を可能とする。

特に森林生態系を対象としてメカニズムを追求した研究はほとんどない。それは森林が巨大かつ複雑な構造をもつために詳細な調査には多大な労力を要することに起因するが、ドローンLiDARなど、リモートセンシング技術の発展により、広域かつ詳細な調査が可能になりつつある。さらに、申請者が開発した放射伝達モデルと生理生態学的アプローチを組み合わせることで、構造的異質性の高い天然林であってもメカニズムの調査が可能と考えた。

2. 研究の目的

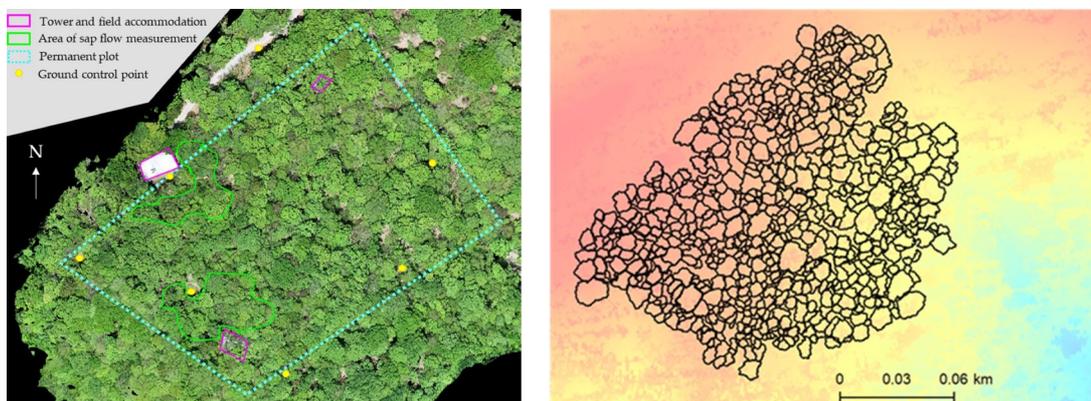
樹種多様性の高さで知られる日本の太平洋型冷温帯林を対象として、構造の複雑さと生産量の関係を理解するために、代表種の生理生態メカニズムを個葉レベルから詳細に調べ、隣接木との相互作用も含めた光合成生産に関する種の「個性」を明らかにし、個体サイズと樹種から、3次元葉分布と光環境、光合成量を再現するモデルを構築すること。

3. 研究の方法

調査地は、静岡大学・南アルプスブランチの宿舎近くにある成熟した太平洋型の冷温帯天然林である(1.3ha、標高1400m)。材料は出現頻度が高く樹形や生活型の大きく異なる4種(ブナ、オオイタヤメイゲツ、テツカエデ、ミズメ)であり、各樹種につき、サイズ、生育光環境、周辺樹木の種組成の異なる約10個体を選び、葉面積と光合成、蒸散機能の空間分布を詳細に調査した。葉面積の3次元分布は地上LiDAR(FARO Focus3D)を用いて1辺20~40cmの立方体(ボクセル)単位で表現し、葉分布構造の種多様性を評価した。また、既開発の放射伝達モデル(Lio et al. 2011 Agric For Meteorol)を用いて、ボクセルの光吸収量を計算し、光獲得と光利用効率の種多様性を評価した。光合成と蒸散特性については、携帯型ガス交換測定システム(WALZ, GFS-3000)で測定した。

構造の季節変化については、ドローン(DJI, Phantom4, DJI, Inspire2)を用いて林冠木20種約600本の樹冠フェノロジーを開葉前の4月中旬から落葉後の11月下旬まで、約1週間間隔で追跡した。試験地全体をドローン搭載のRGBカメラまたはマルチスペクトルカメラ(Micasense, Rededge-MX)で撮影し、オルソ画像を作成した。画像内のすべての樹木について植生指標を計算し、樹冠フェノロジーを定量した。また、林冠木から14種70個体を選び、目視調査で樹冠の着葉度を記録し、植生指標と比較した。こうしたフェノロジーの観測は2018年から4年間行った。生理機能については、幹の樹液流束密度をグラニエ法で、季節を通して30分間隔で測定した。2018年は主要4樹種について辺材内の放射方向変化も含めて調査した。2019~2021年は深さ2cmの樹液流を17種各2~3個体について調査した。

2022年には樹冠構造の種多様性をより詳細に調べるため、ドローンLiDAR(DJI, Matrice 300, DJI, Zenmuse L1)を用いて落葉後にプロット全域の枝分布を調査し、主要4種にアオダモを加えた5種各20個体以上の枝分布構造の種間差、種内差を調べた。



試験地のオルソ画像(左)と林冠木の投影マップ(右、色は標高の違いを意味する)

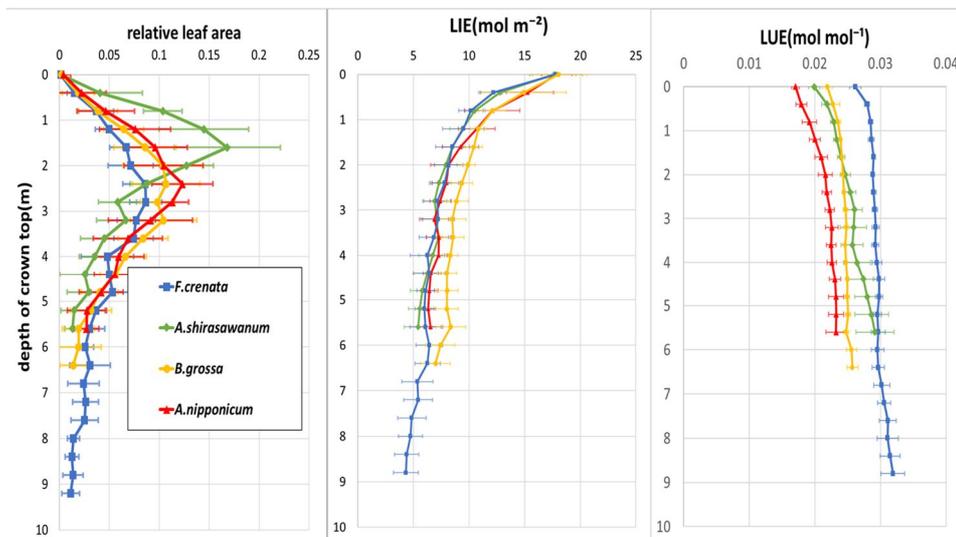
4. 研究成果

(1) 樹冠光合成・蒸散の3次元マップからみた主要高木4種の生産戦略の違い

地上型LiDARを用いてブナ、オオイタヤメイゲツ、テツカエデ、ミズメの3次元葉分布を詳細に調べた。リタートラップ法による調査地の葉面積指数は4.1であり、他の森林と比べて決して高い値ではなかったが、レーザーの多くが中層で遮断されるため、上層の葉面積を大きく過少評価することがわかった。そのため、レーザーが上部までよく通る落葉後に小枝の分布を調べ、ボクセル内の小枝点群密度から葉面積を推定し補正した。推定結果を、葉の刈り取りやカウント、アロメトリー法などの直接的な手法から推定された葉面積とボクセル、個体レベルで比較し、推定精度に問題がないことを確認した。胸高直径(DBH)と個体の葉面積合計の関係は、種に関わらず同じ傾向を示した。葉面積の垂直変化についても、どの種も樹冠表層から2~3mの場所にピークをもつ分布を示したが、ブナはかなり下層まで葉を保持していること、オオイタヤメイゲツは樹冠の表層に葉の大部分を集中させており、葉面積の3次元分布には明確な種間差が存在することがわかった。

葉面積の3次元分布情報を放射伝達モデルに入力し、全ボクセルの光吸収量を推定した。そして、葉のガス交換測定から得た光合成速度、蒸散速度のライトカーブから光合成量、蒸散量の3次元変化を個体ごとに再現した。推定された蒸散量とグラニエ法による個体樹液流量を比較し、推定精度に問題がないことを確認した。また、樹冠内の生理生態プロセスを記述したベイズモデルを構築し、葉面積と光環境の3次元分布、樹液流量を入力データとして、生理生態機能の光可塑性や環境応答、それらの種内変異の推定を試みた。制約条件を様々に変更して試行錯誤を行ったが、モデルのパラメーターは収束しなかった。

DBHと個体光合成量・蒸散量の関係は樹種で大きく変わらなかったが、そこへ至るプロセスは大きく異なっていた。ミズメとテツカエデは光吸収効率(LIE)を高め、ブナは光利用効率(LUE)を高めて生産量を稼いでおり、オオイタヤメイゲツはその中間であった。さらに3次的に解析することで、それぞれの樹種の生産戦略がより詳しく見えてきた。ブナは暗いところに葉を多く分布しているが、明るいところでの最大光合成・蒸散速度は最も高く、LUEが他種よりも顕著に高いため、他種と同等の生産量を稼ぐことができている。ミズメは最大光合成速度が高く、自己被陰の少ない葉分布で明るいところでの生育に適した特徴を持っていた。オオイタヤメイゲツは光合成曲線の初期勾配が4樹種で最も高いが、最大光合成速度は低い。そのため、林冠木は明るいところに葉を集中させることでLIEを高めて生産量を高めていると考えられた。テツカエデは樹冠内中層から下層にかけての葉面積密度が他樹種よりも高く、ボクセル内で葉の自己被陰が起こりやすいため、明るい環境下に生育することでその欠点を補っていると考えられた。



4 樹種の葉面積、光獲得効率、光利用効率の垂直変化

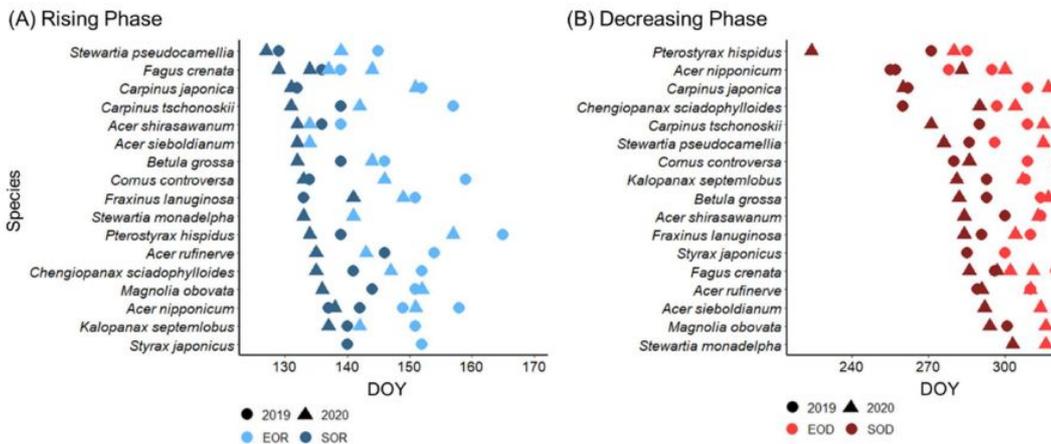
(2) ドローンを用いた樹冠フェノロジー調査

近年の近接リモートセンシングによるフェノロジー調査は、インターバルカメラを用いた生態系レベルのモニタリングが主流であり、ドローンを用いた個体レベルの研究はまだ少ない。そこでドローン可視画像から算出される植生指標のフェノロジー評価における有効性を検証するために、植生指標と地上目視調査の結果を比較した。目視調査のフェノロジーは種によって大きく異なり、陽樹は開葉が遅く落葉が早いため生育期間が短く、陰樹はその反対の傾向を示した。ドローンでは樹冠の真上から撮影するため、インターバルカメラのように隣接木の影響は大きくないが、テツカエデやキハダのように開葉の遅い樹種では下層木が画像に写り込むため、開葉と落葉のタイミングを正しく評価できないことがわかった。さらに、鉛直方向に厚い樹冠をもつ個体では展葉が完了していても、小さな葉が幾層にも重なることで真上から見ると展葉が完了しているように見え、展葉の完了を早く評価することがわかった。ドローンを用いた個体フ

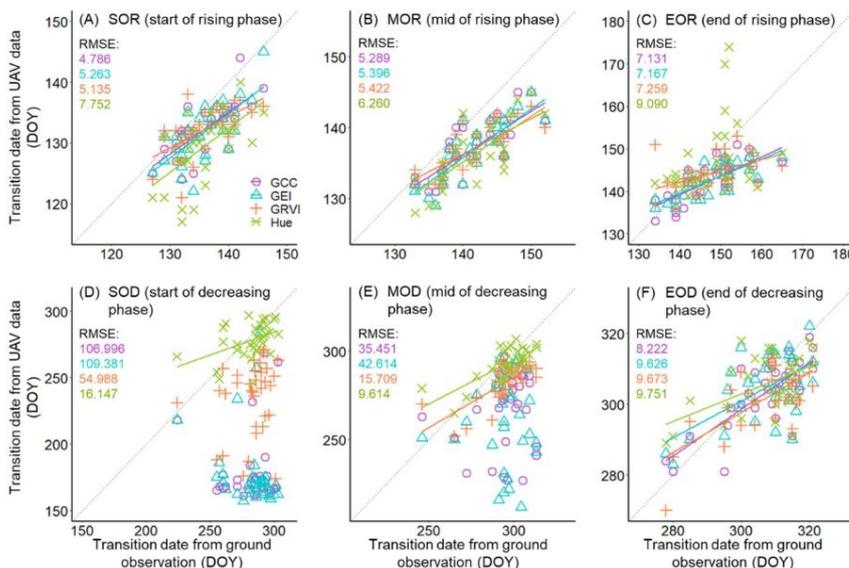
フェノロジーの評価では、下層植生の影響を除去する必要があること、葉層の重なりの影響を考慮する必要があること、がわかった。

カメラ画像から計算された植生指標は、生態系レベルの光合成と比較されることが多いが、個体レベルの蒸散機能との関係を調べた研究はこれまでにない。植生指標の蒸散機能評価における有効性を検証するために、下層植生の影響の小さな17種29個体を対象に、可視画像から計算された4種類の植生指標と樹液流束密度の季節変化パターンを比較した。その結果、夏以降の蒸散フェノロジーは樹種や個体に関わらず、葉量の変化と密接に関連すると考えられる Hue と最も強い相関を示した。その原因として、紅葉とともに葉の生理機能は低下するが、蒸散の場合には葉の老化によって気孔が完全に閉まらなくなり、蒸散量が夏と同じレベルに保たれる可能性が示唆された。これに対して春の蒸散フェノロジーは、上昇開始点は植生指標や目視調査の結果と一致したが、上昇終了のタイミングは植生指標、目視調査と比べてかなり遅かった。これは葉の生理機能の成熟が、展葉完了よりも遅いことが原因と考えられた。春の上昇終了点を除けば、Hue は蒸散フェノロジーと種や個体に関わらずよく一致することがわかった。

近赤外光は可視光と比べて葉に吸収されないため、RGB 画像から計算された植生指標よりも近赤外バンドを考慮した指標（NDVI など）のほうが構造の変化を敏感に把握できると考えられている。これまで衛星画像を用いた研究は盛んに行われているが、ドローン画像での研究は少ない。衛星画像の研究では、密度の高い森林では指標値がすぐに飽和してしまうことが指摘されているが、解像度の高いドローン画像では樹冠フェノロジーの変化を敏感に捉えることが期待される。そこで、近赤外域のバンドを考慮した指標と植生指標、地上目視調査、蒸散フェノロジーを比較した。その結果、NDVI は可視画像から計算された植生指標よりも地上目視で得られたフェノロジーとよく一致すること、また、RDVI は春の蒸散フェノロジーを表す有効な指標である可能性が示唆された。マルチスペクトルカメラのバンドを組み合わせることで、ドローン画像から構造と機能フェノロジーを再現できる可能性があることがわかった。



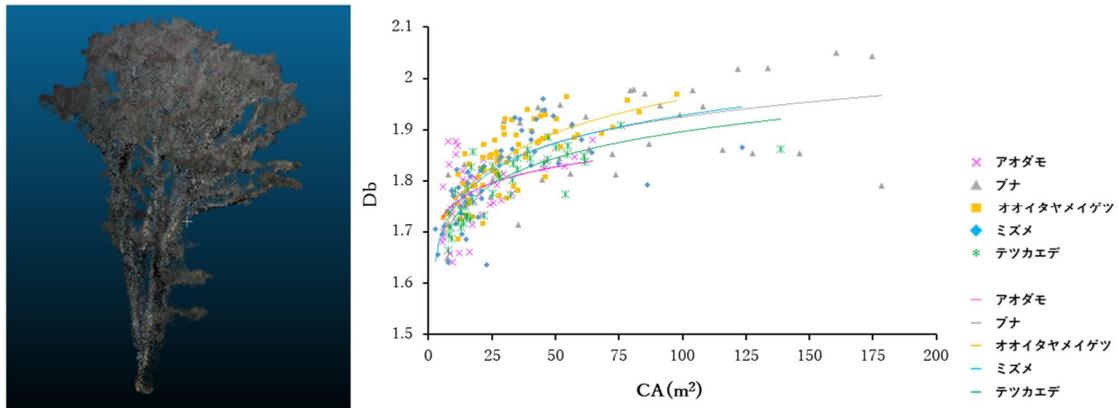
地上目視調査に基づいた開葉フェノロジー（左、SOR；開葉日、EOR；展葉終了日）と落葉フェノロジー（右、EOD；落葉終了日、SOD；落葉開始日）の種による違い



植生指標とフェノロジー特徴点との関係。MOR；開葉日と展葉終了日の中間点、MOD；落葉開始日と落葉終了日の中間点。

定し、その樹種差を個体レベルで解析した。具体的には、落葉後に測定された試験地全域の点群

データから各種につき約 50 個体を抽出し、ボックスカウンティングによるフラクタル次元 (Db) や樹冠上部表面の凹凸度を算出して、枝分布構造の複雑さを分析した。全ての樹種で、樹冠が大きくなるとともに Db が高くなる傾向が見られた。しかし、その傾向は種で異なり、ブナでは Db の高い群と低い群にデータが分かれた。Db の低下は樹冠内に空隙が多いことを意味する。Db の低い群は高い群よりも樹高が高く試験地の尾根筋に分布する傾向があったことから、ブナは乾燥に応じて樹冠構造を大きく変化させると考えられた。その他の樹種では、ブナのような生育場所による構造変化は見られなかったが、オオイタヤメイゲツとミズメは樹冠サイズ当たりの Db が、アオダモとテツカエデよりも高かった。アオダモとテツカエデはミズメ、オオイタヤメイゲツと比べて枝を樹冠表層に集中させる傾向があることがわかった。



ドローン LiDAR による枝の点群画像 (左)、樹冠投影面積 (CA) とフラクタル次元 (Db) の関係

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Noviana Budianti, Masaaki Naramoto, Atsuhiko Iio	4. 巻 14/10
2. 論文標題 Drone-Sensed and Sap Flux-Derived Leaf Phenology in a Cool Temperate Deciduous Forest: A Tree-Level Comparison of 17 Species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Remote Sensing	6. 最初と最後の頁 2505
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/rs14102505	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Yi Gan, Quan Wang, Atsuhiko Iio	4. 巻 15/3
2. 論文標題 Tree Crown Detection and Delineation in a Temperate Deciduous Forest from UAV RGB Imagery Using Deep Learning Approaches: Effects of Spatial Resolution and Species Characteristics	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Remote Sensing	6. 最初と最後の頁 778
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/rs15030778	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Yi Gan, Quan Wang, Takeshi Matsuzawa, Guangman Song, Atsuhiko Iio	4. 巻 -
2. 論文標題 Multivariate regressions coupling colorimetric and textural features derived from UAV-based RGB images can trace spatiotemporal variations of LAI well in a deciduous forest	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 International Journal of Remote Sensing	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/01431161.2023.2208709	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Noviana Budianti, Hiromi Mizunaga, Atsuhiko Iio	4. 巻 12
2. 論文標題 Crown Structure Explains the Discrepancy in Leaf Phenology Metrics Derived from Ground- and UAV-Based Observations in a Japanese Cool Temperate Deciduous Forest	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Forests	6. 最初と最後の頁 425
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/f12040425	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Qistan Naufal Faryzan, Atsuhiko Iio
2. 発表標題 Seasonal and Radial Variation in Stem Sap Flux Density for Deciduous Broad-leaved Species on cool temperate Forest Japan
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 谷瑞木、飯尾淳弘
2. 発表標題 冷温帯落葉広葉樹林におけるUAV-LiDARを用いた樹冠構造の種多様性の評価
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 飯尾 淳弘、Noviana Budianti
2. 発表標題 落葉樹林におけるUAV画像から定量した樹木フェノロジーと樹液流量の比較
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Noviana Budianti, Hiromi Mizunaga, Atsuhiko Iio
2. 発表標題 Crown structure explains the discrepancy between UAV- and ground based leaf phenology at the individual tree level
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Noviana Budianti, Ayano Miyata, Atsuhiko Iio
2. 発表標題 Observation of Tree-level Leaf Phenology by Using Drone and Its Comparison with Ground Monitoring Results
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 飯尾淳弘、Noviana Budianti
2. 発表標題 冷温帯高木16種の樹冠フェノロジーと樹液流量の季節変化パターンの比較
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 飯尾淳弘
2. 発表標題 樹冠と枝内の光勾配に対する光合成能力の変化 能力推定にはどの光を使う？
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Budianti Noviana, Iio Atsuhiko, Kunitomo Shohei
2. 発表標題 Leaf Phenology Variation in Species Rich Natural Beech Forest: Do Canopy Duration Affect Stem Growth?
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	榎本 正明 (Naramoto Masaaki) (10507635)	静岡大学・農学部・准教授 (13801)	
研究 分担者	水永 博己 (Mizunaga Hiromi) (20291552)	静岡大学・農学部・教授 (13801)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------