

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 11 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24580209

研究課題名(和文) 樹冠動態を考慮した幹形状の形成過程の解明と葉量推定への応用

研究課題名(英文) Investigation of the process of stem shape formation in relation to the crown dynamics, and its application to estimation of the leaf amount of trees and a forest

研究代表者

隅田 明洋 (Sumida, Akihiro)

北海道大学・低温科学研究所・准教授

研究者番号：50293551

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：20年にわたり詳細に行なわれたヒノキ群落内全樹木の幹形状および樹高等の調査記録から、幹形の形成とともに個体の樹冠がどのように発達するかを解析した。優占個体では樹齢とともに樹冠長が長くなり葉量も増加したが、被圧個体では樹冠の枯れ上がりによって枯死に至るまで葉量が減少した。この樹冠枯れ上がりの長期過程の個体間の違いが幹の形の個体間差の原因となることを解明した。この詳細な調査記録により、幹バイオマス成長速度や群落の葉量(LAI)の年年変動を規定する気象要因を特定することも可能となった。

研究成果の概要(英文)：Processes of stem shape formation and crown development were analyzed using a data set of stem diameters measured at various stem locations and tree heights recorded for all the trees of a plantation of hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) collected over 20 years. Dominant trees in the stand increased crown length and leaf amount with age, whereas suppressed trees decreased crown length and leaf amount due to a rapid rise in crown-base height before they died due to among-tree competition. It was found out that this among-tree difference in the long-term process of crown development lead to among-tree difference in stem-shape formation patterns. Owing to the detailed dataset, meteorological factors affecting annual changes in stem biomass growth and the leaf area index (LAI) could be identified with high values of coefficient of determination.

研究分野：森林生態学

キーワード：葉面積指数 アロメトリー バイオマス 樹冠 幹形状 直径成長

1. 研究開始当初の背景

(1) Sumida et al. (2009)は、ダケカンバの幹の長さや幹断面積との間にこれまで知られていなかったシンプルなアロメトリー関係(以下、"TTモデル")が成立することを報告した。樹冠基部の幹断面積をA、樹冠長をA'、胸高の幹断面積をB、幹長をB'とすると、 $A/A' = B/B'$ だったのである(図1左)。したがって、A'、B'及びBの実測値から樹冠基部の高さ(枝下高)の幹断面積Aを高い精度で推定できた(図1右; Sumida et al. 2009)。

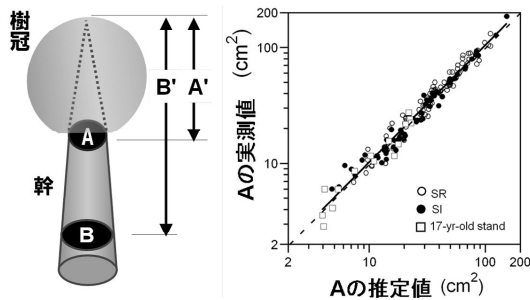


図1 樹形のTTモデル.

この結果は個体葉量の推定において重要な意味をもつ。地球環境変動の研究に不可欠の、リモートセンシング等による広域の森林葉量の推定には、地上からの推定精度検証が必要である。この検証法としてはアロメトリー式を用いた林分葉量推定法が一般的である。中でも樹形のパイプモデル(Shinozaki et al. 1964)に基づく推定式は精度が高く、最も汎用性が高い(ある森林の式を他の森林に適用可能である)。その唯一の欠点は葉量推定式の説明変数となる枝下高の幹直径を木登りして実測せねばならないことだった。その難しさのため、パイプモデルアロメトリーに関するデータは、膨大に蓄積されているにもかかわらずほとんど林分葉量の推定に使われないままとなっている。

一方、図1のTTモデルの発見は、Aの推定に必要な測定値がすべて地上からの測定作業で得られることを意味する。TTモデルとパイプモデルアロメトリーの組み合わせにより、未知の森林の葉量推定において新たなアロメトリー関係を構築する必要がなくなり、森林の葉量推定が劇的に簡便化されるはずである。

以上のように、TTモデルは応用的に非常に有望であるが、その成立の一般性や生物学的な成立理由については未知である。幹の形状(長さや太さとの関係)に関しては、生理的・力学的観点からの研究や幹曲線の研究分野など国際的に多くの先行研究があるが、TTモデルから理論的に導出される幹形状は従前の理論による幹形状とは即座には整合しない。先行研究とTTモデルとの相互関係を統合的に理解するには、幹の太り方が幹の位置によってどう違うのか、樹高成長や枝下高の枯れ上がりなどの樹冠動態は幹の形状形成にどう影響するのか、を明らかにする必要がある。

(2) それでは、同じ幹内でも地上高によって幹の太りがどう違うかをどう調べていけばよいだろうか? 枝下高の上下で幹の形状が異なることは先行研究で知られていたが、現実には成長とともに樹冠が枯れ上がり、枝下高が上昇する。個体を伐倒し採取した幹円盤の年輪解析から過去の幹形状を再現する方法では、過去の枝下高を推定することは不可能である。

連携研究者(宮浦)はこの目的に使用可能なヒノキ林の長期毎木調査データ(以下「宮浦ヒノキデータ」)を保有していた。このデータは、樹高H、枝下高HB、高さ1mおきの幹周囲長および枝下高の幹周囲長GBを、群落内の全個体に対し、20年にわたり毎年記録したものである。これを使えば過去の枝下高や幹の太りが時系列で追跡可能となる。そこで、研究代表者(隅田)と連携研究者は上の問題に対し、このデータを本研究課題実行に活用することを思いついた。

予備的解析のなかで、樹冠基部より下(樹冠下)の幹の直径の成長が悪い被圧木などのような個体でも、樹冠内部の幹の直径成長や樹高成長は比較的大きいということを見いだした。その結果、ある地上高の幹の断面では、樹冠基部位置の上昇によってその地上高が“樹冠内”から“樹冠下”に変わった年以降に、あたかも直径成長が悪くなったように年輪幅が狭くなるパターンが現れる。同一の幹内でも、このような年輪幅の変化の現れる年は地上高によって違う。樹冠基部の位置(HB)が年とともに上昇するからである。幹縦断面の形状はこのようなプロセスでできあがるはずである。すなわち、幹の部位別の太りを樹高・枝下高の時間変化との関連で調べることは、TTモデルの成立理由を説明するだけでなく、幹全体の形状形成のプロセスを生物学的に説明することに通ずるはずである。

2. 研究の目的

本研究は、幹形状に対して単なる「あてはめ」的な曲線式を求めようとする研究とは全く違っており、幹の形状形成に関わる要因を生物学的・生理学的・生態学的に説明することを目的とした。この研究により、森林葉量の推定作業が図1に示した方法で劇的に簡略化でき、かつ他の森林でも適用可能となる理由について科学的根拠を示すことができる。さらに、たとえば北山林業に代表される、幹形状が完満な(=円柱に近い)優良材を得るための既知の林業技術に対して生物学的な説明づけを可能にするなど、基礎・応用を含めた樹木・森林に関わる研究分野に対する科学的知見への貢献を目指した。以下に研究の目的を具体的に示す。

(1) 幹の形状の形成過程の生物学的・生態学的観点からの再考察

樹高成長、枝下高の上昇、および幹の部位

別の直径成長パターンを群落の全個体について解析し、これらの測度間の関連を生物学的・生態学的観点から明らかにする。このことは、幹の形状がどのような過程で形成されるのかについて、樹冠動態を考慮にいれつつ生物学的な根拠を与えることを意味する。

#### (2) TTモデルの妥当性・一般性の検証

TTモデルが単に経験的に成立するのか、あるいは成立に理論的な根拠があるのかどうかを、(1)の成果を基礎として検証する。

#### (3) 他の樹種・森林における葉量推定法としての応用性の確認

熱帯～亜寒帯の様々な森林における既存の調査データ等を利用して、様々な樹種・森林においてTTモデルが成立するかどうかについて確認し、パイプモデルとの併用による葉量推定法の可能性を吟味する。

### 3. 研究の方法

前述の宮浦ヒノキデータを用い、樹冠の上昇を考慮した幹形状の形成過程の解析を全個体に対してまず行う。このデータが非常に詳細な測定項目を含むという利点を生かして、統計ソフトRを用いた様々なデータハンドリング、一般線形混合モデル等による解析、およびきめの細かいグラフ化による幹形状の形成過程の分析を行う。次に、その結果を基礎としてTTモデルがなぜ成立するのかについて生物学的・生態学的説明を試みる。最後に、公開済・未公開の熱帯～亜寒帯の様々な森林の伐倒調査データを収集しておき、TTモデルとパイプモデルを利用した葉量推定が世界中の森林において適用可能かどうかについて検討する。

主要な解析は研究代表者(隅田)が行い、連携研究者(宮浦)とともに解析方法や結果の妥当性を吟味した。

### 4. 研究成果

(1) 宮浦ヒノキデータから、個体の樹冠発達とともに幹形がどのように形成されるかを解析した。

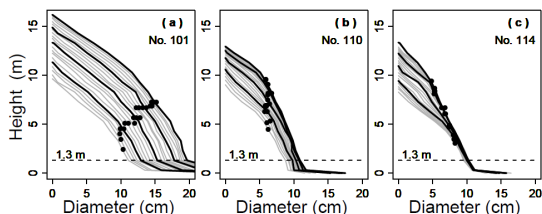


図2 優占個体(左)、中間的な個体(中)、被圧個体(右)の幹の縦断面形状の20年間の変化例。黒丸は各年の樹冠基部の位置。Sumida et al. (2013)を改変

優占個体では、樹冠基部の上昇速度よりも樹高成長速度のほうが大きかったため、樹齢とともに樹冠長(樹高と樹冠基部の地上高との差)が長くなり葉量も増加した。一方被圧個体では樹冠基部の枯れ上がり速度が樹高

成長速度を上回り、枯死に至るまで樹冠長が短くなり、葉量も減少した。中間的な個体では樹冠長および葉量は大きく変化しないまま樹冠全体が樹高成長とともに上昇した(図2)。

一方、優占個体においても被圧個体においても、樹冠内部の幹の直径成長は比較的良好だった。しかし、樹冠基部よりも下側では、優占個体と被圧個体との間で、直径成長速度の幹に沿った変化パターンが大きく違った。優占個体では、幹の地上高にかかわらず、樹冠基部より下側の幹直径成長速度と樹冠内の幹の直径成長速度とはほぼ同程度だった。直径成長速度が同程度でも、幹は下側のほうが太いので、断面積の成長速度は幹の下側のほうが大きかった。これに対し被圧された個体では、樹冠基部から下側になるほど幹直径の成長速度が小さくなった。特に、最も被圧され測定期間中に枯死した個体では、樹冠基部より下側の幹直径はほとんど成長していなかった。幹断面積の成長速度も下側のほうが小さかった。以上の結果は、全個体・全測定期間における統計処理によって得られたものである。

上述の結果は、樹冠基部の位置が、幹に沿った直径成長の変化点であることを示している。樹冠基部の位置は樹齢とともに上昇するので、同一個体の幹に沿った直径成長パターンも樹齢とともに変化する。さらに、樹冠基部の上昇速度は個体の被圧の度合いによって違った。これらの樹冠基部上昇の長期過程の個体間の違いが同一群落内の幹形の個体間差の原因となることが明らかとなった。

樹齢とともに個体葉量が減少した被圧個体においても、樹高が成長していれば葉の更新(新葉の生産と、葉の老化や被陰による古い葉の脱落)が起っていたはずである。新葉が生産されれば、生理的な作用によって、新葉のための通導組織を確保するために樹冠内部の幹の形成層の細胞分裂も盛んに起こると考えられる。一方、葉量が減りつつあるならば、樹冠下の幹内部には過去においてすでに個体葉量に見合った通導組織が存在していたはずなので、通導組織増大のための直径成長は樹冠下では必ずしも必要ないと考えられる。これらのことが、被圧個体において、樹冠内部の幹の直径成長速度が良好であるにもかかわらず樹冠下の幹では直径成長速度が小さかった理由であると推察した。

以上の結果は、林業施業において枝打ちにより完満な幹を誘導する技術に対する科学的根拠を示唆する。樹冠内部の幹は円錐に近いため、樹冠下の幹を円柱形に近づけるには、樹冠下の幹の上側の部分をより太らせる必要がある。本研究で示したように、被圧された個体の幹の樹冠基部以下の部分では、下部よりも上部のほうがよく太っていた。このような生物学的性質が、適度な枝打ちによって幹を完満に近づける技術を説明できる。

上の結果はまた、TT モデルがなぜ成立するかを説明する。幹は樹冠内の円錐に近い部分と樹冠下の円柱に近い部分との組み合わせで構成されるが、この幾何学的組み合わせが TT モデルが成立する幹形を表現する式で近似できるからである。すなわち、個体の樹冠内が円錐形、樹冠下が円柱に近い幹形をもっていれば、その幹の形は近似的に TT モデルで近似されることが明らかとなった。

(2) さらに、以上の結果をもとに、幹の胸高位置(1.3m)の直径(DBH)と樹高(H)との関係を表すグラフにおいて、個体の成長の軌跡が個体の優占や被圧の度合いによって異なること、その軌跡の個体間の違いにより、任意の林齢における個体間の DBH-H 関係を表す曲線(アロメトリー)が林齢とともにグラフの右上方向にシフトする現象となって現れること、を示した(図3; Sumida et al. (2013), Sumida (2015))。

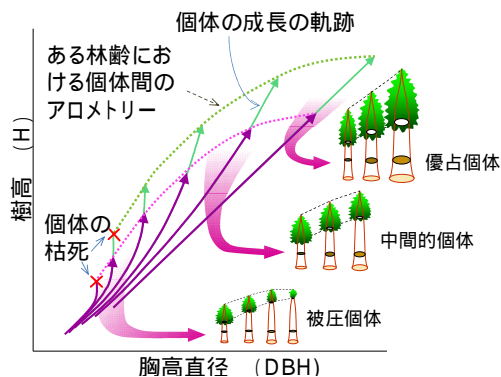


図3 H - DBH 関係の各個体の軌跡と、ある時間断面の個体間の H - DBH アロメトリーとの違い。Sumida et al. (2013) を改変

(3) 宮浦ヒノキデータを用いた解析を行うなかで、樹木が成長しても樹冠内の幹が太ることで TT モデルの成立が維持される生物学的メカニズムを説明する以下の仮説(leaf-turnover priority hypothesis; 葉群更新優先仮説)が生まれ、Sumida et al. (2013)のなかで提示した。常緑樹・落葉樹に関わらず、葉には寿命があるため葉を更新し続ける必要がある。このため、幹の成長においては、新葉生産に付随して起こる樹冠内の幹の成長を最優先させる必要があるだろう、とする仮説である。この仮説は(1)の結果を説明する際に生まれたものであり、研究計画作成時には予想していなかった。

この仮説の検証作業の一部として、北海道大学北方圏フィールド科学センター札幌研究林のアカエゾマツ人工林において、樹木の枝や葉芽の生死などに関する野外調査や解剖学的調査を行うこととした。アカエゾマツの一次枝(幹から直接出る枝)および二次枝(一次枝から出る枝)の観察および当年生シュートの観察から、上述の仮説と矛盾しない結果が得られ、学会において口頭およびポス

ター発表を行った。この研究は現在も継続中である。

(4) 宮浦ヒノキデータを使用すると、常緑樹であるヒノキ林の葉量(LAI)および幹バイオマスの年々変化を過去に類を見ない高い精度で推定できることが解析を進めるうちに明らかとなった。しかし宮浦ヒノキデータは Sumida et al. (2013)において公開したため、このデータを使用した研究のプライオリティーを維持するために、以後は当初の計画を変更し、LAI および幹バイオマスの長期変動に関する解析を行うこととした。なお、以下に示す内容は解析を終了しているが、投稿準備中であるため、支障の無い範囲での報告にとどめる。

LAI は5~10年程度の長い周期を示しながら20年間に7.1~8.8m<sup>2</sup>m<sup>-2</sup>の間で変動した。このLAIの年々変動は、個体間の競争プロセス、特に、被圧個体の枯死に至る過程がゆっくりと進むことによって維持されることが明らかとなった。また、予想に反して、LAIが大きい年に幹バイオマス増加速度が大きくなるわけではないことがわかった。さらに、前年から当年にかけてLAIが大きく減少する年は、個体葉量の年変動量の個体間差異に特定のパターンが現れる事が明らかとなった。

LAI や幹バイオマス増加速度の年々変動に関わる気象要因の特定を試みた。その結果、各年の幹バイオマス増加速度およびLAIに対してどの月のどのような気象要因が支配的であるかを特定することができた。先行研究では降水量よりもポテンシャル蒸発量(気象条件によって定まる蒸発量の最大値)が樹木の成長に関わる要因としてしばしば用いられるため、過去の気象データから月ごとのポテンシャル蒸発量を推定した。その結果、本ヒノキ林は比較的冷涼かつ多雨な気象条件下にあるため、ポテンシャル蒸発量はLAI年変動や幹バイオマスの成長に影響していないことがわかった。

以上のようなLAI や幹バイオマスの年々変動とそれに関わる気象要因の解析は、個体の成長過程を詳細に記録した宮浦ヒノキデータを用いたことで初めて明らかとなったものである。

#### <引用文献>

- Shinozaki, A., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T. (1964) Japanese Journal of Ecology 14(4), 133-139.
- Sumida, A., Nakai, T., Yamada, M., Ono, K., Uemura, S., Hara, T. (2009) Silva Fennica 43(5), 799-816.
- Sumida, A., Miyaura, T., Torii, H. (2013) Tree Physiology 33 (1), 106-118.
- Sumida, A. (2015) Tree Physiology 35 (10), 1031-1034.



## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計2件)

SUMIDA, Akihiro (2015) The diameter growth-height growth relationship as related to the diameter-height relationship. *Tree Physiology* 35 (10), 1031-1034. DOI:10.1093/treephys/tpv100  
査読あり

SUMIDA, Akihiro, MIYAURA, Tomiyasu, TORII, Hitoshi (2013) Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged *Chamaecyparis obtuse* stand. *Tree Physiology* 33 (1), 106-118. DOI:10.1093/treephys/tps127  
<http://hdl.handle.net/2115/52056>  
査読あり

〔学会発表〕(計9件)

CHEN, Lei, SUMIDA, Akihiro, Examining the patterns of branch autonomy and correlative inhibition in the crown of Sakhalin spruce, *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast., 第63回日本生態学会大会(ポスター発表; 発表番号 P1-078) 2016年3月22日、仙台国際センター(宮城県仙台市)

CHEN, Lei, SUMIDA, Akihiro, Difference of the growth of primary and secondary branches in the crown of Sakhalin spruce, *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast., 2015年度日本生態学会北海道地区大会(口頭発表) 2016年2月19日、北海道大学地球環境科学研究所(北海道札幌市)

SUMIDA, Akihiro, Boreal forest ecosystems as related to recent advances in ecological and physiological studies of trees, ILTS International Symposium of Low Temperature Science (国際学会; 口頭発表) 2015年12月1日、北海道大学低温科学研究所(北海道札幌市)

CHEN, Lei, SUMIDA, Akihiro, Patterns of branch growth and death in the crowns of *Picea glehnii*, 第126回日本森林学会大会(口頭発表; 発表番号 F02) 2015年3月28日、北海道大学農学部(北海道札幌市)

CHEN, Lei, SUMIDA, Akihiro, Patterns of branch growth and death in the crowns of Sakhalin Spruce, *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast., 2014年度日本生態学会北海道地区大会(口頭発表) 2015年2月20日、北海道大学地球環境科学研究所(北海道札幌市)

隅田明洋、宮浦富保、気象要因と葉量維持のフィードバックがもたらす常緑樹林のLAI年変動、日本植物学会第78回大会(ポスター発表; 発表番号 P-061) 2014年9月13日、明治大学生田キャンパス(神奈川県川崎市)

隅田明洋、宮浦富保、LAIの年変動は個体間競争を介する、第61回日本生態学会大会(ポスター発表; 発表番号 PA1-056) 2014年3月15日、広島国際会議場(広島県広島市)

隅田明洋、宮浦富保、樹冠動態を説明する新葉展開制御仮説~木も枝も暗くなくても枯れる?、日本植物学会第77回大会(口頭発表; 発表番号 1pB05) 2013年9月13日、北海道大学高等教育推進機構(北海道札幌市)

隅田明洋、宮浦富保、林分状態のヒノキ個体の幹形形成過程に関わる生物学的要因の解析、第124回日本森林学会大会(口頭発表; 発表番号 N12) 2013年3月26日、岩手大学(岩手県盛岡市)

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.lowtem.hokudai.ac.jp/plantecol/kenkyu1.html> (所属研究室 HP の図2)

<http://www.lowtem.hokudai.ac.jp/plantecol/home-e.html> (所属研究室 HP の英語版)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

隅田 明洋 (SUMIDA, Akihiro)  
北海道大学・低温科学研究所・准教授  
研究者番号: 5 0 2 9 3 5 5 1

### (2) 連携研究者

宮浦 富保 (MIYAURA, Tomiyasu)  
龍谷大学・理工学部・教授  
研究者番号: 9 0 2 2 2 3 3 0

### (3) 研究協力者

渡辺 力 (WATANABE, Tsutomu)  
北海道大学・低温科学研究所・教授  
研究者番号: 6 0 3 5 3 9 1 8

陳 磊 (CHEN, Lei)