

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 9 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25450205

研究課題名(和文) 機能的・構造的樹木モデルを利用した稚樹の生態の統合的理解

研究課題名(英文) Comprehensive understanding of ecology of saplings using functional-structural models

研究代表者

梅木 清 (Kiyoshi, Umeki)

千葉大学・園芸学研究科・准教授

研究者番号：50376365

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：常緑広葉樹稚樹の機能的構造的樹木モデルを構築するため、葉の形質(クロロフィル濃度・窒素濃度)を非破壊的に測定する方法を開発した。葉齢・季節にともなう稚樹の葉の形質の時系列変化をモデル化した。地上部シュート構造の詳細な測定にもとづき、当年シュートの特徴を明らかにした。稚樹地上部構造の発達動態を把握するため、一次枝の成長を一次枝および個体全体の環境から説明するモデルを構築した。一次枝を基礎単位として、ボクセル分割した3次元森林空間の中で一次枝・個体・林分の光合成量を計算する機能的・構造的植物モデルを開発した。また、個葉を小さなポリゴンの集合として表現する機能的・構造的植物モデルを開発した。

研究成果の概要(英文)：To develop functional-structural models for saplings of 5 broad-leaf species (hereafter, target species), we developed a method to estimate leaf traits (chlorophyll and nitrogen contents) of the target species non-destructively. Using this method, we measured and modeled temporal changes in these traits in response to leaf age and season. We also clarified patterns of current-year shoots of saplings of the target species based on detailed measurements of 3D structures. We, then, modeled growth of first-order branches as functions of environmental conditional of the first-order branches and individuals. In the analysis of branch growth, interactions among branches were detected. Finally, we developed two functional-structural models: in the first model a tree comprises of first-order branches and light interception and photosynthesis are calculated in a voxelized space at the first-order branch, individual, and stand levels, in the second model, a leaf comprises small polygons.

研究分野：植物生態学

キーワード：機能的・構造的植物モデル 当年シュートの特徴 一次枝成長のモデル化 葉形質時系列変化のモデル化

1. 研究開始当初の背景

これまで、樹木の生態学的特徴を把握するため、個々の機能や構造に着目して分析的な研究が数多くなされてきた。例えば、樹木の耐陰性を理解するため、光-光合成曲線の樹種間の比較がされたり、光を巡る競争における種間の優劣を理解するため、直径成長と樹高成長と間の成長分配が研究されたりしてきた。

しかし、樹木(あるいは、もっと一般的に、植物)の機能と構造は相互に依存する関係を持つ。例えば、葉の3次元的な配置が、葉にあたる光の強度、そして、光強度に依存する光合成・蒸散を決定し、光合成産物の量と配分が新しく作られる葉の位置と数を決定する。したがって、植物の生態学的特徴を十全に理解するためには、個々の機能形質・構造形質を、それらが働いている文脈から取り出し、純化して分析するだけでは不十分である。純化して分析した機能形質・構造形質を再度相互に関連し合う文脈の中に戻して評価する必要はある。

この目的のため、機能的・構造的植物モデルが威力を発揮する。機能的・構造的植物モデルは、従来別々に測定・分析・モデル化されてきた樹木の機能と構造を統合するコンピュータシミュレーションモデルで、1990年代に初期のモデル(例えば、Perttunen et al. 1997)が開発されて以来、様々な特徴を持つモデルが様々な目的のため開発されてきた。本研究課題の研究代表者も、開葉フェノロジーと葉の間の相互被陰が、相互に関連しつつ、個体の年間光合成量にどのように影響を与えるかに関するモデルを開発した(Umeki et al. 2010)。

しかし、機能的・構造的植物モデルの多くは作物植物の挙動を再現するために開発されており、樹木の生態学的特徴を理解するためのものは少ない。そこで、本研究課題では、常緑広葉樹稚樹の生態学的特徴の統合的理解をめざし、1) 稚樹の機能的・構造的形質の測定・分析を通して、稚樹の機能・構造をモデル化する(機能・構造の部分モデル)ことと、2) 部分モデルを統合する新たな機能的・構造的樹木モデルの作成することを目的とした。

<引用文献>

Perttunen, J., Sievänen, R., Nikinmaa, E., Salminen, H., Saarenmaa, H., Väkevä, J., LIGNUM: A tree model based on simple structural units, *Annals of Botany*, 77, 1996, 87-98

Umeki, K., Kikuzawa, K., Sterck, F.J., Influence of foliar phenology and shoot inclination on annual photosynthetic gain in individual beech saplings: A functional-structural modeling approach, *Forest Ecology and*

*Management*, 259, 2010, 2141-2150

2. 研究の目的

(1) 葉の形質の非破壊的計測方法の開発  
光合成・蒸散などの重要機能と関連が深い葉の形質(クロロフィル含量・窒素含量)は、市販されている光学機器(SPAD, Konica-Minolta; Agriexpert PPW-3000, Satake)で非破壊的に計測できる。しかし、これらの機器から得られる一次データと葉の形質との関係は種によって異なるため、対象植物種ごとに推定モデルを作成する必要がある。また、一次データと葉の形質との関係が季節的に変化する可能性がある。季節的变化の可能性を考慮しつつ、林冠下で生育する常緑広葉樹5種(スダジイ、ヤブニッケイ、タブノキ、シロダモ、ヒサカキ)のクロロフィル含量・窒素含量を光学機器一次データから推定するモデルを作成することを目的とした。

(2) 葉の形質の時系列変化  
常緑広葉樹の葉は、比較的長い葉寿命の中で形質を変化させる。この変化には、葉の老化、時間とともに変化する葉の環境条件、新しい葉の展葉にともなう養分の再配分などが影響を与えている。変化のパターンは、長期的・直線的な増減と、一年の中の季節に対応した周期的変化に分離できる。葉の形質の時系列データを、直線的な増減と周期的変化に分離する統計手法を開発し、林冠下で生育する常緑広葉樹4種(スダジイ、ヤブニッケイ、タブノキ、シロダモ)のクロロフィル含量・窒素含量の時系列変化の特徴を定量的に把握することを目的とした。

(3) 当年シュート構造の特徴  
樹木の樹冠部の構造は、個葉における光強度を決定するため、樹木個体の機能(光合成や蒸散)に影響を与える重要な形質である。樹冠部の構造発達を方向付ける当年シュートの特徴(相対的高さ・長さ・角度)に焦点を当て、常緑広葉樹4種(スダジイ、ヤブニッケイ、タブノキ、シロダモ)それぞれの特徴を明らかにすることを目的とした。

(4) 一次枝成長のモデル化  
樹木の機能と構造は相互規定の関係にある。例えば、葉の3次元的な配置が、葉にあたる光の強度、そして、光強度に依存する光合成・蒸散を決定し、光合成産物の量と配分が新しく作られる葉の位置と数を決定する。樹木の構造発達の過程をモデル化することは、機能と構造との間の相互規定関係の一構成要素を明らかにすることにつながり、機能的・構造的樹木モデルを構築するにあつ

ては必要不可欠である。そこで、林冠下で生育する常緑広葉樹 4 種（スタジイ、ヤブニッケイ、タブノキ、シロダモ）で一次枝の成長を調べ、一次枝自身と個体全体の環境および個体内の状況にしたがって成長が分配される仕方を明らかにした。解析にあたっては、一次枝成長を、当年シュートを発生させるか否かという質的な側面と、どのくらいの質量の当年シュートを作るかという量的な側面に分離し、それぞれを解析した。

- (5) 機能的・構造的植物モデルの開発  
樹木の機能的形質と構造的形質を、現実の樹木と同様に統合し、樹木の生態的特性や個々の形質の役割を理解するためには、樹木の機能と構造を同時に再現するコンピュータシミュレーションモデル（機能的・構造的樹木モデル）が必要である。一般的に、現実の過程をモデル化する場合、モデルの解像度（モデルで再現するオブジェクトを構成する要素の大きさ）とモデルの実行可能性（実行速度・計算時間など）はトレードオフの関係がある。機能的・構造的樹木モデルにおいても、モデル使用の目的ごとに、適切な解像度を選択する必要がある。
- 以下の 2 つの目的のため、解像度が異なる 2 つの機能的・構造的樹木モデルを作成した：1) 林分において個体が他個体と光をめぐる競争をしながら物質生産する過程を再現する。2) 開葉・落葉のフェノロジーと、複数の葉の間の相互被陰の影響を考慮して、個葉や個体全体の物質生産過程を再現する。

### 3. 研究の方法

- (1) 葉の形質の非破壊的計測方法の開発  
林冠下で生育する常緑広葉樹 5 種で、異なる季節に光学的機器の一次データを得た。また、実験室でクロロフィル含量・窒素含量を測定した。両者の関係が季節的に変化するか検討しつつ、推定モデルを構築した。
- (2) 葉の形質の時系列変化  
（1）で開発したモデルを使用し、常緑広葉樹 4 種のクロロフィル含量・窒素含量の時系列データを取得した。葉の形質の時系列変化を、直線的な増減と 1 年単位の周期的変化とに分離する統計手法を開発し、クロロフィル含量・窒素含量の時系列変化の特徴を明らかにした。
- (3) 当年シュート構造の特徴  
磁気 3 次元デジタルイザ（Polhemus Fastrak）を使用して、常緑広葉樹 4 種のシュート（一年間に成長した枝条）の両端の 3 次元座標を取得した。得られた座標からシュートの相対的高さ・長さ・

角度を算出して、4 種間で比較した。

- (4) 一次枝成長のモデル化  
磁気 3 次元デジタルイザ（Polhemus Fastrak）を使用して、常緑広葉樹 4 種のシュート（一年間に成長した枝条）の両端の 3 次元座標を取得した。また、すべての一次枝の先端で全天写真を撮影し、専用ソフトウェア（Gap light analyzer）を用いて、一次枝先端における光強度を算出した。さらに、測定対象個体の地上部を採集して研究室に持ち帰り、一次枝ごとに当年シュートの有無と、当年シュートがある場合はその質量を測定した。当年シュート発生の有無と、個体内の構造要因、また、一次枝・個体の光環境要因との関係を解析した。当年シュートの質量についても同様に解析した。解析で使用した要因（説明変数）は、成長開始時における一次枝の質量、一次枝の年齢、一次枝の相対的高さ、一次枝の角度、一次枝先端における光強度、個体内の最大光強度、一次枝先端光強度と個体内最大光強度の交互作用である。
- (5) 機能的・構造的植物モデルの開発  
林分において個体が他個体と競争しながら物質生産する過程を再現するため、一次枝を基礎とする機能的・構造的樹木モデルを開発した（図 1）。このモデルで、葉群はボクセル化され（図 1 右）、林分を透過し、ボクセル内で吸収される光がシミュレートされる。一次枝の光合成速度はボクセル内における光吸収過程にもとづいて計算される（光が葉にあたる角度も考慮される）。一次枝の光合成速度を積算することによって、個体光合成速度・林分光合成速度も計算される。

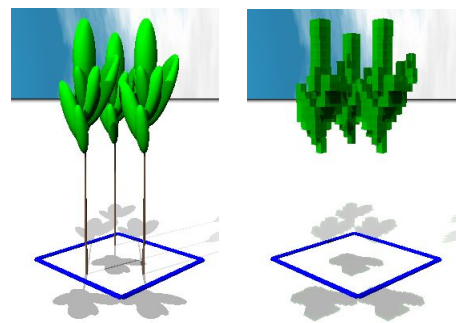


図 1 一次枝を基礎とする機能的・構造的樹木モデルで構成された林分

開葉・落葉のフェノロジーと、複数の葉の間の相互被陰の影響を受けながら行われる、個葉や個体全体の物質生産過程を再現するため、個葉を小さなポリゴンの集合で表現する機能的・構造的樹木モデルを開発した（図 2）。

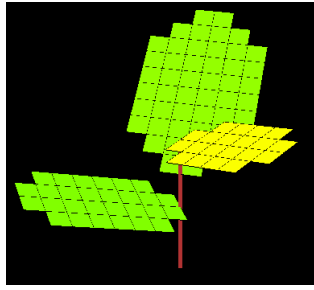


図2 個葉を小さなポリゴンの集合で表現する機能的・構造的樹木モデル

#### 4. 研究成果

- (1) 葉の形質の非破壊的計測方法の開発  
測定対象とした5種のうち1種(ヒサカキ)以外では、クロロフィル含量と光学的機器の一次データとの関係は季節的に変化していなかった。また、5種すべてで、窒素含量と光学的機器の一次データとの関係は季節的に変化していなかった。窒素含量の推定の精度は、クロロフィル含量の推定の精度ほど高くはなかったが、全ての種で、クロロフィル含量・窒素含量の推定式が構築できた。
- (2) 葉の形質の時系列変化  
新たに開発した統計モデルで、クロロフィル含量・窒素含量の季節変化を、直線的な増減と1年単位の周期的変化に分離することに成功した。クロロフィル含量・窒素含量の季節変化は、新葉の開葉・成熟のフェノロジーに対応していた。クロロフィル含量・窒素含量の直線的な増減傾向は、種・葉齢によって異なり、増加パターンと減少パターンがみられた。
- (3) 当年シュート構造の特徴  
他の3種に比べ、スダジイの稚樹は、水平に近い当年シュートを樹冠の中に比較的均等に分布させていた。これらの当年シュートの特徴により、被陰下のスダジイ稚樹は強い自己被陰をさけ、受光効率を増加させることができる。これに対して、他の種の稚樹は、典型的には、長く、垂直に近い当年シュートを樹冠の上部に集中分布させていた。これらの当年シュートの特徴により、他の種の稚樹は、被陰された低い空間から日のあたる高い空間に葉群をもち上げることができる。
- (4) 一次枝成長のモデル化  
一次枝成長の質的な側面(当年シュートを発生させるか否か)と量的な側面(どのくらいの質量の当年シュートを発生させるか)はそれぞれ多少異なる要因の影響を受けていた。当年シュートを発生させる確率は、成長開始時における一次

枝の質量、一次枝の齢、一次枝の相対的な高さ、一次枝先端における光強度、個体内の最大光強度、一次枝先端光強度と個体内最大光強度の交互作用の影響を受けていた。一方で、当年シュートの質量は、成長開始時における一次枝の質量、一次枝の相対的な高さ、一次枝の角度、個体内の最大光強度の影響を受けていた。一次枝先端の光強度と個体内最大光強度の両方が一次枝の成長に影響を与えていたことは、成長の分配をめぐって一次枝の間に競争があることを示唆した。

- (5) 機能的・構造的植物モデルの開発  
一次枝を基礎とする機能的・構造的樹木モデルを用いて、林分内における相互被陰を考慮しつつ、一次枝・個体・林分の光合成速度が計算できるようになった(図3)。

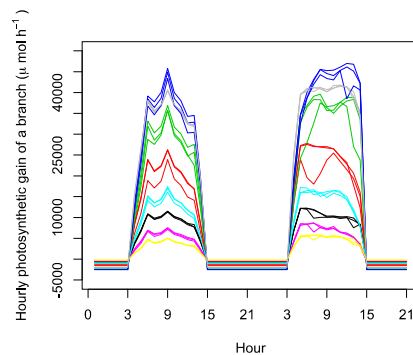


図3 機能的・構造的樹木モデルによって計算された一次枝の光合成速度

小さなポリゴンの集合で構成された個葉を基礎とする機能的・構造的樹木モデルを用いて、葉の相互被陰を考慮しつつ、個葉・個体の光合成速度が計算できるようになった(図4)。

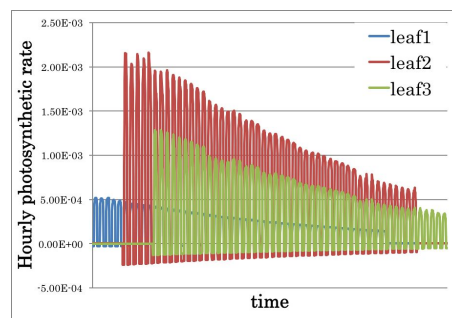


図4 機能的・構造的樹木モデルによって計算された個葉の光合成速度

- #### 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10件)

Mizusaki, D. Umeki, K., Honjo, T.

Disentangling long- and short-term changes in perennial organ functions in seasonal environments: A model of foliar chlorophyll and nitrogen in saplings of four evergreen broad-leaved trees, 査読有, *Photosynthetica*, 53, 2015, 356 - 368  
DOI: 10.1007/s11099-015-0145

Rahman, L., Umeki, K., Honjo, T., Modeling qualitative and quantitative elements of branch growth in saplings of four evergreen broad-leaved tree species growing in a temperate Japanese forest, *Trees - Structure and Function*, 査読有, 28, 2014, 1539-1552  
DOI: 10.1007/s00468-014-1064-4

Miyazawa, Y., Manythong, C., Fukuda, S., Ogata, K., Comparison of the growth traits of a commercial pioneer tree species, paper mulberry (*Broussonetia papyrifera* L. Vent.), with those of shade-tolerant tree species: investigation of the ecophysiological mechanisms underlying shade-intolerance, *Agroforestry Systems*, 査読有, 88, 2014, 907-919  
DOI: 10.1007/s10457-014-9735-0

Miyazawa, Y., Tateishi, M., Komatsu, H., Iwanaga, F., Mizoue, N., Ma, V., Sokh, H., Kumagai, T., Implications of leaf-scale physiology for whole tree transpiration under seasonal flooding and drought in central Cambodia, *Agricultural and Forest Meteorology*, 査読有, 198-199, 2014, 221-231  
DOI: 10.1016/j.agrformet.2014.08.013

Kobayashi, N., Kumagai, T., Miyazawa, Y., Matsumoto, K., Tateishi, M., Lim, T.K., Mudd, R.G., Ziegler, A.D., Giambelluca, T.W., Yin, S., Transpiration characteristics of a rubber plantation in central Cambodia, *Tree Physiology*, 査読有, 34, 2014, 285-301  
DOI: 10.1093/treephys/tpu009

Miyazawa, Y., Tateishi, M., Komatsu, H., Ma, V., Kajisa, T., Sokh, H., Mizoue, N., Kumagai, T., Tropical tree water use under seasonal waterlogging and drought in central Cambodia, *Journal of Hydrology*, 査読有, 515, 2014, 81-89  
DOI: 10.1016/j.jhydrol.2014.04.049

Kumagai, T., Tateishi, M., Miyazawa, Y., Kobayashi, M., Yoshifuji, N., Komatsu,

H., Shimizu, T., Estimation of annual forest evapotranspiration from a coniferous plantation watershed in Japan (1): Water use components in Japanese cedar stands, *Journal of Hydrology*, 査読有, 508, 2014, 66-76  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.10.047>

Rahman, L., Umeki, K., Honjo, T., Architectural differences among shaded saplings of four evergreen broad-leaved tree species in Japan, *Environmental Information Science/Extra*, 査読有, 27, 2013, 5-10

Mizusaki, D., Umeki, K., Honjo, T., Development of models for estimating leaf chlorophyll and nitrogen contents in tree species with respect to seasonal changes, *Photosynthetica*, 査読有, 51, 2013, 531-540  
DOI: 10.1007/s11099-013-0050-1

Kumagai, T., Mudd, R.G., Miyazawa, Y., Liu, W., Giambelluca, T.W., Kobayashi, N., Lim, T.K., Jomura, M., Matsumoto, K., Huang, M., Chen, Q., Ziegler, A., Yin, S., Simulation of canopy CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O fluxes for a rubber (*Hevea brasiliensis*) plantation in central Cambodia: The effect of the regular spacing of planted trees, *Ecological Modelling*, 査読有, 265, 2013, 124-135  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.06.016>

[学会発表](計2件)

宮沢良行 梅木清 葉の配置と向きが稚樹のガス交換に及ぼす影響の評価, 日本生態学会大会, 2016年3月24日, 仙台国際センター(宮城県、仙台市)

Umeki, K., Kato, A., Terrestrial LiDAR-based tree/stand model that can simulate light interception and photosynthesis of branches, individuals, and a stand, 7th International Conference on Functional—Structural Plant Models, 10 June 2013, Hotel Riekonlinna, Saariselka, Finland

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

梅木 清 (UMEKI, Kiyoshi)

千葉大学・大学院園芸学研究所・准教授  
研究者番号: 50376365

### (2) 研究分担者

宮沢 良行 (MIYAZAWA, Yoshiyuki)

九州大学・東アジア環境研究機構・研究員  
研究者番号： 8046943  
(海外大学へ異動のため削除：平成 27 年 3  
月 13 日)