

S-curve を利用した資源分配に基づく樹高・肥大成長のモデルの検討

壁谷大介・斎藤哲・飛田博順・右田千春・川崎達郎（森林総研）・
韓慶民（森林総研北海道）・梶本卓也（森林総研）

要旨：本研究では、千葉が提唱した樹幹形モデル（S-curve model）をベースにした資源収支に応じた幹成長モデルを構築し、幹成長への投資資源量・枝葉の樹冠内分布の違いに応じた樹幹の成長パターンについて検討した。構築したモデルは、樹冠内における枝葉の分布および枝葉重量の変化を強く反映し、重量分布が樹冠上部にあるほど、枝葉重量増加が大きいかほど樹高成長が抑制された。逆に枝打ち・枯上がりで枝葉を失った場合は、樹高成長が大きく促進された。また、樹冠の発達が見込めない閉鎖林分では、樹高と共に樹高成長量が低下することも明らかとなった。これらの結果から、S-curve をベースとした本モデルは、野外における実際の樹木の成長に合致する様々な樹高成長パターンを表現できると結論付けた。

キーワード：S-curve, 幹成長, アロケーション, シミュレーションモデル

Abstract: We constructed a new trunk growth model based on S-curve that was propounded as a trunk form function by Chiba. Then we evaluated the model at the point of the fluctuation pattern of trunk height growth, which was an output of the model, according to the various leaf-branch mass distribution patterns within the crown and the different resource allocation between trunk and leaf-branch growth. The height growth was strongly depended on the distribution of the leaf-branch mass in the canopy and leaf-branch mass increment. Removal of leaf-branch mass from the canopy (e.g. pruning) drastically induced trunk height growth rather than diameter growth. In the dense forest where the canopy development was restricted, height growth increment was gradually reduced with trunk height. From these results, we conclude that our new model could render various trunk growth patterns that were observed in the field as the output of the model.

Keywords: trunk growth model, resource allocation, simulation model

I はじめに

樹幹の成長をシミュレーションモデルとして表現する場合、肥大成長と樹高成長の二つの成長軸に対して有限の資源を分配するための基本的な法則の決定が重要となる。二つの成長軸のうち、樹高成長は他個体との競争のために必要とはいえ、ある程度の自由度があるのに対し、肥大成長には、通導組織・支持器官として機能するための必要条件が存在すると考えられる⁽¹⁾。さらに、幹頂端が伸長した場合、それを支持するための肥大成長もまた必要となる。このためシミュレーションモデルのフローとしては、力学的な必要条件を満たすための肥大成長を設定し、その上で樹高成長を考慮するのが、樹幹の機能をより現実的に表現したものとなりうる。

幹形状を表す曲線式はいくつか存在するが、それらの多くは幹の形状に対する経験的な当てはめに過ぎない。これに対し幹の機能的な要求を満たす樹幹形モデルとして、千葉は S-curve モデルを提唱している⁽¹⁾。このため、樹幹の基本形状を S-curve に従わせて成長させることに

すれば、力学的な必要条件から逸脱しない樹幹成長モデルが構築できる事が期待される。そこで本研究では、投資資源量に対して S-curve モデルで想定される樹幹型に従うよう樹高・肥大方向に幹を拡張する幹成長モデルを作成した。そのうえで、枝葉の重量分布および幹への資源投資量に対する樹高成長パターンを中心に解析し、モデルの妥当性について検討をした。

II 方法

1. 基本モデルの概要

千葉が提唱した S-curve モデル⁽¹⁾は、力学的な制約条件の下、単位長あたりの幹重量（幹密度） S を頂端からの距離 z の関数として表現したものである。

$$\frac{1}{S(z)} = \frac{1}{S_0 \cdot \exp(\frac{z}{\alpha})} + \frac{1}{SB \cdot \exp(\frac{z-B}{\beta})} \quad \dots(1)$$

ここで S_0 は頂端部における S 、 α は樹冠内における S の

Daisuke KABEYA, Satoshi SAITO, Hiroyuki TOBITA, Chiharu MIGITA, Tatsuro KAWASAKI, Quingmin HAN, Takuya KAJIMOTO (FFPRI 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687), Evaluation of a new resource allocation based trunk growth model applied S-curve.

表一 モデルに利用したパラメータ

Table 1 Default parameters of the model

固定パラメータ	α	1
	β	12
	S_0	25
	b	6
	幹材密度	$0.4 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$
仮想個体サイズ	樹高	18m
	枝下高	9m
	枝・葉重	21.7kg
	幹重	104.2kg
	胸高直径	19.5cm
	枝下直径	14.2cm

※固定パラメータは、文献^{(1), (2)} から引用

変化割合, β は樹冠下から基部における S の変化割合, B は頂端から枝下位置までの距離 (= 樹冠長), SB は B における S の漸近値である。なお幹の材密度が部位に依らず一定であると仮定できれば, $S(z)$ は頂端からの距離 z における幹の断面積に比例する。本研究においては, モデルの簡略化のために S_0 , α , は Chiba⁽¹⁾ に従った (表一)。 β は Chiba⁽¹⁾ に従い, 仮想個体サイズから求めた。また, $S(z)$ を積分することで, 幹重量 T が得られる。本研究では T を z, B, SB の関数として扱う。

$$T(z, B, SB) = \int S(z) \cdot dz \quad \dots(2)$$

樹冠直下位置の S である SB は, 樹冠内の枝葉を支持する必要があることを考慮すると, 次の式で表すこともできる⁽²⁾。

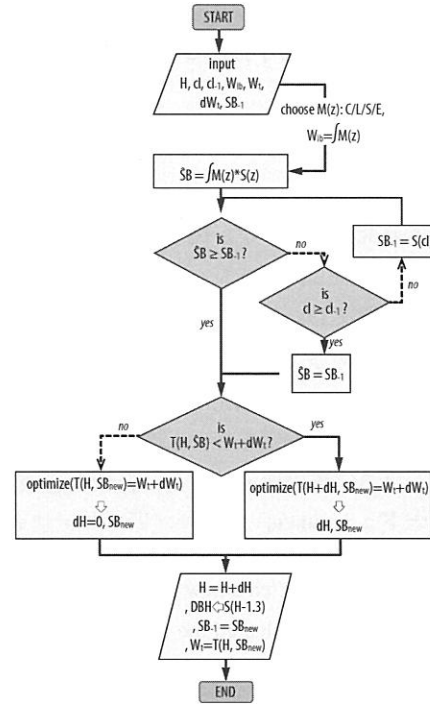
$$SB = S(B) = \frac{1}{b} \int_0^B M(z) + S(z) \cdot dz \quad \dots(3)$$

ここで, $M(z)$ は枝・葉重量の樹冠内分布をあらわす関数, b は定数である⁽²⁾。式(3)を S について整理すると,

$$\hat{S}B = \frac{1}{b} \exp\left(\frac{B}{b}\right) \int_0^B M(z) \cdot \exp\left(-\frac{z}{b}\right) \cdot dz \quad \dots(4)$$

となる。本研究では, 式(4)によって得られた SB を, 枝葉の支持に必要な必要樹冠下幹密度 $\hat{S}B$ とする。また, 樹冠内の枝葉重分布関数である $M(z)$ は, 本来であれば単純な関数として表現できないものであろうが, 本研究では以下の4つの樹冠タイプを仮定して, 樹冠内の枝葉の重量配分が幹成長に与える影響を評価した。

$$M(z) = \begin{cases} a_1 & (\text{constant}) \\ a_2 z & (\text{linear}) \\ a_3 z^2 & (\text{square}) \\ k \cdot \exp(a_4 z) & (\text{exponential}) \end{cases} \quad \dots(5)$$



図一。モデルのフローチャート。 SB_1 , cl_1 は、枝・葉の重量変化が起こる前の (= 前ステップの) SB および cl (樹冠長, $H-B$)。その他のパラメータは本文参照。

Fig. 1 Flowchart of the trunk growth model

$a_1 \sim a_4$ は変数で, 枝葉の総重量と $M(z)$ の次の関係式から求められる。

$$W_{tb} = \int_0^B M(z) \cdot dz \quad \dots(6)$$

ここで W_{tb} は, 枝葉総重量。ただし a_4 は解析的には解けないので数値解を得た。また k は頂端付近の枝葉重量に相当するが, 本研究では十分に小さい値として $k = 0.01$ とした。

2. 幹成長モデル

幹の形状に関する式(1), (4) に基づいて作成したモデルのフローチャートを図一に示す。計算手順として,

1. 初期個体サイズ, 幹成長量入力
2. $\hat{S}B$ 計算
3. $\hat{S}B, H, cl, dW_t$ を元に dH, SB_{new} を推定
4. 成長後幹サイズを出力

となる。本モデルでは, 重量, 樹高, 肥大成長のいずれも負の成長を許容しないため, 初期値・変数パラメータの取りうる値に以下の制約を与えている。

$$\begin{aligned} dW_t &> 0 \\ \hat{S}B &\geq SB_1 \\ dH &\geq 0 \\ SB_{new} &\geq \hat{S}B \quad (dH > 0 \text{ のとき}) \end{aligned}$$

手順3では, これらの条件のもとで $T(H+dH, SB_{new}) =$

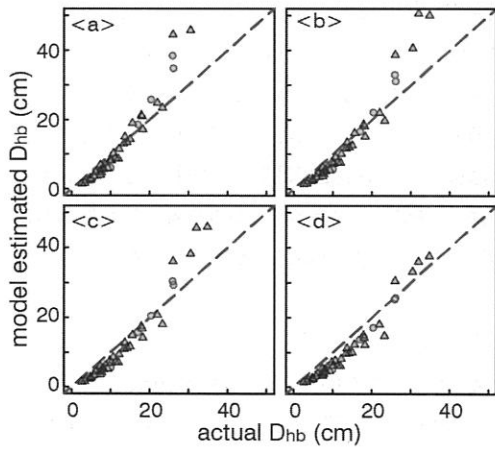


図-2. 枝下直径(D_{hb})の実測値とモデルによる推定値の関係。図中の三角は針葉樹、丸は広葉樹を表す。4つの図はモデルに用いた $M(z)$ の違いを表し、a:一定、b:線形、c:二次、d:指数
 Fig. 2 Relationships between actual trunk diameters at the canopy base and those of estimated by the model. Each graph shows the difference of $M(z)$ (leaf and branch mass distribution within the crown); a: constant, b: linear, c: square d: exponential.

$W_t + dW_t$ となるような dH, SB_{new} を計算する。なお $dH=0$ のとき $SB_{new} < SB$ となる(すなわち、幹への資源投資量が少なすぎて肥大成長量が枝葉を支えるのに必要な量を満たさない)場合が生じうるが、その際でも計算で得られた SB_{new} は許容するとする。

成長モデルは R 言語のスク립トとして作成した。式2のための数値積分は integrate 関数、パラメータ a_5 および dH, SB_{new} の推定には uniroot 関数を用いた。

3. 検討点

作成したモデルの有効性を検討するため、以下の点について評価を行った。

- 異なる $M(z)$ が SB の推定に与える影響の評価とその結果が樹高成長にもたらす影響
- 枝葉重量が樹高成長に与える影響
- 初期樹高が樹高成長量に与える影響

III 結果・考察

文献情報に基づく生枝下直径の実測値と、枝葉重量の実測値および4つの関数 $M(z)$ から推定した枝下直径の関係を図-2に示す。針葉樹・広葉樹の区別無く推定値は実測値によく当てはまったが、指数型以外の $M(z)$ では大サイズの個体で過大推定となっていた。大サイズ個体で指数型の $M(z)$ のあてはまりが良いのは、これらのサイズクラスの個体が単木的であり、樹冠下層の枝も十分発達している結果と考えられる。一方で指数型では中・小サイズの個体で過小に推定されており、仮想個体と同じサイズクラスのカラマツ個体(枝下直径: 4.8-23.3cm)で

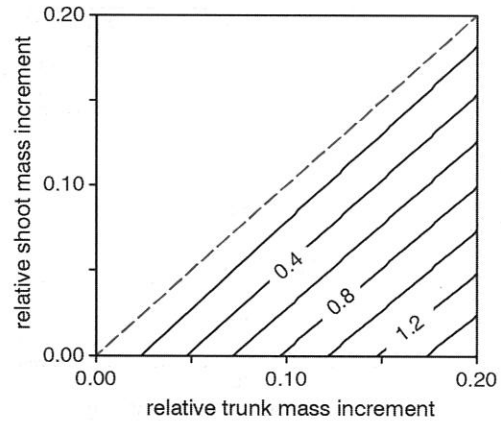


図-3. 幹重量増加量(相対値)と枝葉重量増加量(相対値)に対してモデルから得られた樹高成長量の等高線図の例 ($M(z)$: 線形型、単位 m)。図中の破線は、幹と枝葉を同じ割合だけ増加させた場合を表す。

Fig. 3 Contour plot of the trunk height increment as a function of relative trunk mass increment and relative shoot (leaf + branch) mass increment.

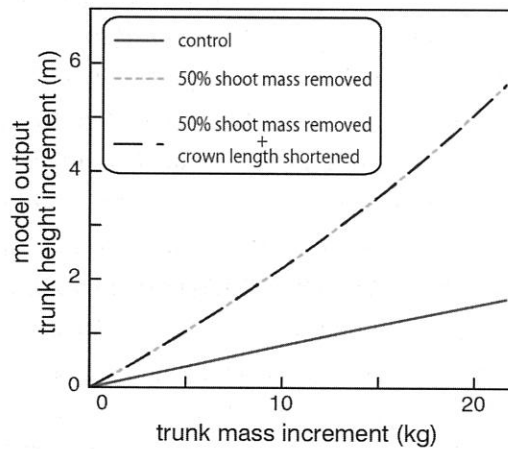


図-4. 枝葉重量を縮小した場合の幹重増加量に対する樹高成長量 ($M(z)$ に線形を仮定)。

Fig. 4 The model outputs for trunk height increment according to trunk mass increment under different shoot mass removal conditions.

は、 $M(z)$ を線形とした場合に枝下直径の最良の推定値が得られた。

モデルから得られた樹高成長量は、幹の重量成長量が大きいほど増加した(図-3. $M(z)$ を線形型とした例)。樹高成長量は $M(z)$ で大きく異なり、枝葉重を初期値(表-1)、幹重量増加量を 5kg とした場合、25cm(一定)、40cm(線形)、56cm(二次)、128cm(指数)であった。一方本モデルではいずれの $M(z)$ においても枝葉重量の増加は樹高成長の抑制に強く働き、枝葉と幹の重量が同じ割合で成長する場合、 $M(z)$ によらずほとんど樹高成長しなかった(図-3)。これらの結果から本モデルでは、枝葉の拡張が十分可能であれば樹高成長は重視されないことを表現できており、個体密度を変化させた場合の樹

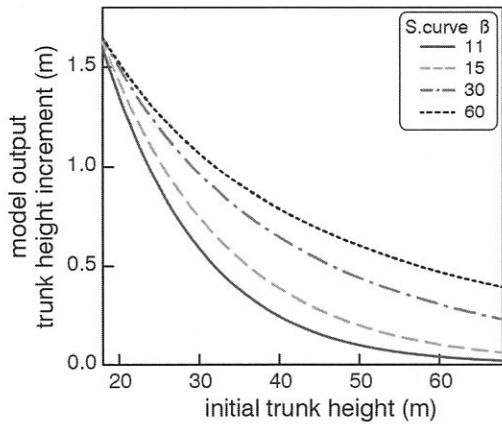


図-5. 幹重量増加量および樹冠長を固定した場合の初期樹高に対する樹高成長量 ($M(z)$ に線形を仮定).

Fig. 5 The model outputs for trunk height increment according to initial height of the trunk. Canopy length and trunk mass increment were fixed in these cases.

高成長の挙動(例えば, (3))を表現できると考えられる.

初期重量の50%の枝葉を樹冠全体から除去(a), および初期重量の50%にあたる樹冠下部の枝葉を除去した場合(b)の2つのパターンで枝葉重量を減少させた. その結果, 幹重量増加が等しい場合, a, bのいずれにおいてもコントロールと比較して樹高成長量は大きく増加した(図-4. $M(z)$ を線形型とした例). これに対して生枝下直径は, 枯れ上がりが生じた場合にのみ枝下位置の上昇に伴って縮小するものの, 幹重増加量が増えても増加しないことが示された(結果は省略). 実際には葉量が減少すれば幹成長への資源投資量は減少すると考えられる. この場合, 本モデルでは肥大成長はほとんど行われず, 樹高成長のみがなされる事になる. 枝打ちをすると肥大成長は抑制されるものの樹高成長は変化しないことはよく知られている(例えば, (6)). 枝葉重量減少に対する本モデルの挙動はこのことを表現できる可能性を示しているといえる.

林冠がうっ閉した状態での樹高成長を想定するため, 樹冠長・枝葉重量・投資資源量を固定し初期樹高を18m~60mとした場合の樹高成長量を評価した(図-5). 樹高成長量は, 初期樹高の上昇と共に低下した. 枝下以下のSの変化量を表す β が大きくなるにつれ樹高成長量の低下は抑えられるものの, 基本的には初期樹高の上昇と共に樹高成長量が低下する傾向が示された. ただし $\beta \rightarrow \infty$ (=幹は完全に通直)とすると, 樹高成長量は初期成長には依存しない. また今回は, 樹高が上昇しても樹冠サイズが変化しないと仮定したため初期樹高を変えても幹重量増加量は初期樹高によらず一定と仮定したが, 実際には個体サイズの拡大に伴い維持呼吸量が増加するため, 樹冠サイズ一定でも幹の成長に投資できる資源量

は減少すると考えられる. この場合, 樹高上昇にともなう樹高成長量の低下は図5に示したより急激に生じる可能性がある. ただし β が樹高と共に変化するようであればこの限りではない. 実際の樹高成長の上限発生メカニズムは資源収支が重要では無いと思われるが⁽⁴⁾, 本モデルのように樹幹型と資源収支のみを考慮したモデルにでも樹高上限を表現できることが明らかとなった.

IV まとめ

本研究で作成した幹成長モデルは, S-curveのパラメータのうちSBのみを変化させることで, 幹への投資資源量に応じて実際の樹木の成長パターンに合致する様々な樹高成長量を出力することが明らかになった. さらに本モデルは, 枝葉の重量に依存したSBである $\hat{S}B$ を考慮することで, 枝葉の成長と釣り合いのとれた幹成長を表現できる利点もある. ただし本モデルにおいては, 樹高成長量の出力値は $M(z)$ に強く依存するため, 運用時には $M(z)$ の選択に注意が必要である.

謝辞

本研究は, 森林総合研究所交付金プロジェクト「人工林施業の長伐期化に対応した将来木選定の指針策定」による援助を受けた.

引用文献

- (1) CHIBA, Y. (1990) A quantitative-analysis of stem form and crown structure - the S-curve and its application. *Tree Physiol.*: 7, pp.169-182
- (2) CHIBA, Y. (1990) Plant form analysis based on the pipe model theory I. a statical model within the crown. *Ecol. Res.*: 5, pp.207-220
- (3) 正木隆・櫃間岳・八木橋勉・野口麻穂子・柴田銃江・高田克彦 (2013) スギ林における壮齢時の間伐は樹高の長期的な成長にどのように影響するか?. *日林誌*: 95, pp.227-233
- (4) SARA A., HOCH G (2009) Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. *Plant, Cell, Env.*: 32, pp.22-30
- (5) OOHATA S., SINOZAKI K. (1979) A statical model of plant form. Further analysis of the pipe model theory. *Jpn. J. Ecol.*: 29, pp.323-335
- (6) 小山浩正・浅井達弘 (1998) アカエゾマツの早期枝打ちの有効性. *日林誌*: 80, pp.16-20