

平成 21 年 5 月 15 日現在

研究種目： 若手研究 (B)
 研究期間： 2006～2008
 課題番号： 18710006
 研究課題名 (和文) 森林の群落構造・生理的特性の流域スケールでの
 時空間分布解析
 研究課題名 (英文) Spatial and temporal analyses of forest structure and function at
 a catchment scale
 研究代表者
 村岡 裕由 (MURAOKA HIROYUKI)
 岐阜大学流域圏科学研究センター・教授
 研究者番号 20397318

研究成果の概要： 本研究によって得られた成果として特記すべきことは次の3点である。年々の気象条件の違いは森林構成樹種の葉の形成に影響をもたらし、それが年間の光合成活動期間を変化させるために森林全体の炭素吸収量が年変動を示すことが明らかになった。地形や微気象条件、植生分布が空間的に複雑である山岳地域では高解像度なシミュレーションモデルが必須であり、従来のモデルでは生態系炭素吸収量を大きく過大評価してしまうことが明らかになった。個葉スケールでの光合成および反射・透過光スペクトル特性と葉群構造を考慮した放射伝達モデルと群落光合成モデルを組み合わせるにより、森林の光合成能力を表す衛星データ解析手法を新たに開発することができた。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	1,700,000	0	1,700,000
2007 年度	1,000,000	0	1,000,000
2008 年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	210,000	3,610,000

研究分野： 複合新領域

科研費の分科・細目： 環境学・環境動態解析

キーワード： 個葉光合成特性、葉面積指数、フェノロジー、衛星リモートセンシング、生態系モデル、気候変動

1. 研究開始当初の背景

森林生態系における二酸化炭素 (CO₂) 吸収・放出過程とこれらの収支に関する定量的かつメカニスティックな解明は、地域スケールからグローバルスケールでの気象環境の調整における陸上生態系のもつ機能的役割の理解および生態系保全策の提示において重要な環境科学的意義を有する。森林生態系

の CO₂ 吸収過程は、森林を構成する樹木 (森林の頂上を成す林冠木と林内の低木) および林床植生の光合成が担うが、森林全体としてどれだけの CO₂ を吸収できるかは、個々の樹種の葉の光合成能力と個々の樹種および個体の持つ葉面積に依存する。また日本のように四季の明瞭な気候帯では、落葉樹林が大面積を占めるため、森林を構成する樹木の葉の

光合成能力と葉面積の季節性（フェノロジー）が森林生態系のCO₂吸収量とその気象環境との関係に影響を及ぼす。すなわち、日本国土がもつ森林のCO₂吸収量とその気象環境との関係を解明するためには、多様な樹種構成をもつ様々な森林タイプにおいて、樹種や機能タイプ（生態学的特徴によって分類された樹种群）ごとの葉の光合成能力と葉面積および光合成に必要な日射の吸収率をその季節性とともに定量的に観測し、生態系スケールでのCO₂吸収量にスケールアップできる調査・解析手法の確立が重要となる。

2. 研究の目的

本研究課題の目的は、生態系観測の詳細性（葉から群落レベルまで実測可能）において優れている植物生理生態学的な研究手法と、広域を対象とした時空間的な連続観測が可能なりモートセンシング（光学センサーによる物質の光反射スペクトル計測や空中写真による地表面被覆物の判読）観測技術を有機的に組み合わせることによって、流域スケール（～100km²）での森林の群落構造と生理的特性の観測・解析精度の高度化を図ることである。本研究は、岐阜大学流域圏科学研究センター高山試験地が設置されている標高約1400m付近の冷温帯落葉広葉樹林を中心とする森林地帯において、3年間に渡って遂行する。

3. 研究の方法

本研究の目的は、リモートセンシング観測技術で用いられる分光学的情報（物質、物体が反射する光が含む様々な波長特性）を、観測対象となる森林とそれを構成する樹木の形状（樹冠表面の凸凹、それを成す枝葉の3次元構造）と葉の生理学的特性（光合成能力、クロロフィル量、窒素量、水分など）との詳細な照合を時空間分解能とスケールの異なる複数の観測手法によって実行することであった。この目的を達成するために、分光学的観測（葉や枝幹の分光反射計測、森林表面に注ぐ日射、表面が反射する日射、表面が透化する日射のスペクトル計測）および植物生理生態学的観測（葉の光合成特性、クロロフィル含量、水分含量、枝葉・樹木全体の3次元構造など）を数ヶ所の観測地点において集中的にかつ季節を通じて連続的に行った。手法が異なると計測値のもつ時間的スケールや空間的スケールが異なることがあるため、手法の異なる計測値間の統合的解釈は葉や葉群の分光反射特性モデル（SAIL）や群

落光合成モデルによって遂行した。また本研究を通じて、森林のリモートセンシングによる分光反射特性と樹種タイプごとの生理生態学的特性の両方を考慮した解析用モデルの開発も行った。

複数年（3年）に渡ってこれらの観測・解析を行うことにより、気象条件の年変動が森林生態系に及ぼす影響を考慮した研究が可能である。解析結果の実証は、研究サイトとする岐阜大学流域圏科学研究センター高山試験地において観測されているCO₂フラックス値や試験地周辺の数ヶ所で取られている樹木成長量データとの照合によって進める。森林の頂上（林冠）を構成する樹種の枝葉を対象とした観測には、試験地に設営されている林冠観測タワー（高さ約20m）を利用した。

（1）個葉の生理生態学的特性およびスペクトル特性の分析

重点観測サイトである冷温帯落葉広葉樹林の林冠構成樹木（ダケカンバ、ミズナラなど）の葉面積成長および光合成特性のリモートセンシング観測・解析方法の検証のために、5月の展葉期から10月の落葉期にかけて、以下の観測・分析を定期的の実施した。

- 個葉の葉面積成長および葉数
- 個葉の光合成特性
- 個葉の反射・透過スペクトル
- 個葉のクロロフィル含量
- 森林内のスペクトル特性

（2）森林スケールでの反射スペクトルの連続観測

林冠観測タワーに常設してある全天候型分光放射計およびデジタルカメラの観測システムにより、森林の葉群構造および反射スペクトルの時間変動（日～年）の連続観測を実施した。

（3）落葉広葉樹林の葉群構造の季節および年変動の観測

個葉の面積および葉数の季節を通じた観測、および重点研究サイト（高山サイト；落葉広葉樹林）における毎木調査に基づくバイオマス推定値により、森林全体および主要構成樹種の葉面積の推定を行った。

（4）衛星リモートセンシングデータを利用した森林光合成モデルの構築

上述の現地観測データに基づいて、放射伝達モデル（SAIL）と群落光合成モデルを組

み合わせることで、森林が反射する光のスペクトル情報から森林の光合成能力を表すパラメータの抽出を実現するモデルを構築した。

(5) 流域スケールでのリモートセンシングを利用した衛星生態学モデルの開発

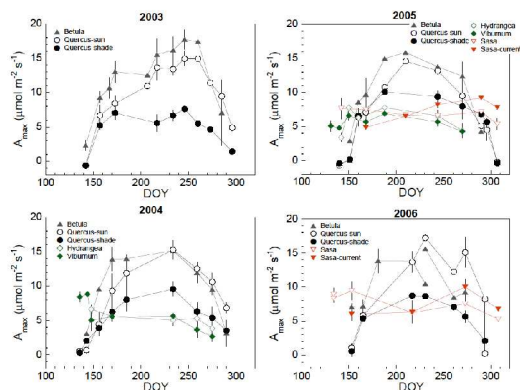
流域スケール(約 60km²)において、高い時空間解像度での炭素収支解析を実現するために、詳細な土地被覆分類マップとMODIS によるリモートセンシングデータを組み合わせることにより、空間解像度 100m での葉面積指数マップを構築した。これを高解像度数値気象モデル(MM5)および生態系炭素収支モデル(NCAR-LSM)に導入して、高い時空間解像度の生態系炭素・水収支解析シミュレーションモデルを構築した。

4. 研究成果

(1) 個葉の生理生態学的特性およびスペクトル特性の季節変化と年変動

本研究が光合成特性を把握することの目的の一つに生態系炭素収支モデルでのパラメータ提供がある。近年のほとんどのモデルでは光強度や気温、湿度などに対する生化学的反応を詳細に記述できる Farquhar ら(1980)による生化学理論に基づいた光合成モデルを採用しているため、このモデルに必要とされるパラメータ(V_{cmax} : maximum carboxylation rate, V_{jmax} : maximum electron transport rate)などの算出が可能な A-Ci(光合成-葉内CO₂濃度)関係を測定した。

図に個葉の生理的・形態的季節変化を示す。落葉広葉樹の最大光合成速度(A_{max})は盛夏にピークに達する季節変化を示す。



SPAD(クロロフィル含量の指標)は展葉とともに増加し、早い時期に最大値に達した。夏季の間は一定であり、秋に低下した。LMAは展葉初期に高く、一時的に低下して、展葉の進行とともに増加した。

各樹種ともピーク時の値は年々でほぼ一定

だが、葉の成長速度は年によって異なっていた。年によるフェノロジーの違いは、日射や気温など、植物の成長に影響をもたらす微気象条件の年々変動を反映している可能性が高い。 V_{cmax} の成長率は展葉開始時期からの積算PFDと正の相関を示した。

これらの初歩的な解析は、葉面積とともに光合成の成長パターンを微気象条件から推定できる可能性を示唆しており、数値気象モデルを利用した植生フェノロジー推定手法の開発と、その結果を利用して衛星リモートセンシングによるLAI観測結果の検証を可能にすることにつながる(例えば Fisher et al. 2007)。

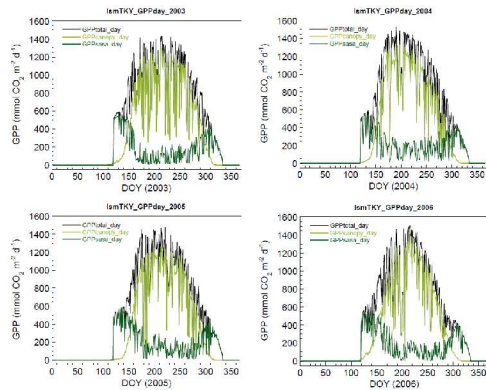
(2) 森林スケールでの反射スペクトルの連続観測による葉群構造・機能のリモートセンシング指標の検証

生態系の炭素収支モニタリングは、「高山サイト」のような重点研究サイトでの詳細な研究に加えて、衛星リモートセンシングによる時空間的な展開を必要とされている。リモートセンシングの植生指標であるNDVIやEVIはバイオマスや光合成活性を反映するものとして広く使われているが、指標値と実測値との関係が必ずしも一定ではなく、植物生理生態学的な検証が必要とされている。本研究では「高山サイト」を検証地点として、TerraおよびAqua衛星に搭載されているMODISセンサーによるEVIと森林光合成量GPPとの関係を解析した。林冠木の展葉期から落葉期にかけてのGPPとEVIとの関係を調べた結果、一般的な解析で用いられている線形関数ではなく、指数関数で回帰するべきものであること、また観測値群は森林の光合成速度の日々の変動を反映して分散することが明らかとなった。

(3) 落葉広葉樹林の葉群構造と機能の季節および年変動の定量的評価

CO₂フラックス観測と生態プロセス研究の成果を組み合わせることで森林生態系の炭素収支を解析することにより、生態系レベルでの炭素収支の時間的変動が、生態プロセスの諸過程のうち何に最も強く影響を受けているかを明らかにすることができる。高山サイトでの10年以上にわたる観測により、この森林の生態系純生産量(NEP)の年変動は植物による光合成生産が主要因となることが示唆されている。年間の植物の光合成生産(GPP)は、落葉広葉樹林の場合には森林構成樹種の個葉光合成能と葉面積指数(LAI:土地面積あたりの総葉面積)の季節性、および植物の生育期間中の気象条件の影響を受ける。これらの関係を定量的に解析するために、林冠観測タワー上で測定した林冠木(ダケカンバ、

ミズナラ)の個葉光合成特性とLAIを生態系モデル(LSM)にて結合することによって、森林全体の光合成生産量の季節および年変動を推定した。モデルによって推定されたGPPの値そのものは検討の余地を残すものの、LAIや個葉光合成能の季節性と年変動が、生態系全体のGPPを10%以上変動させ得ることが示された。



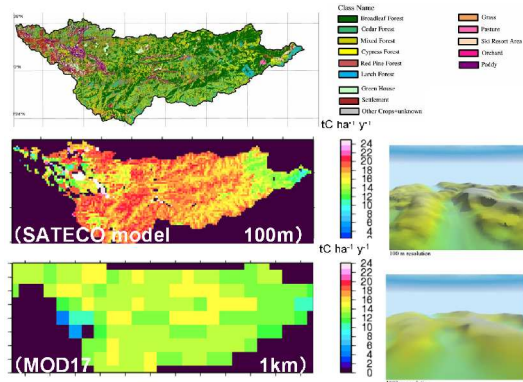
(4) 衛星リモートセンシングデータを利用した森林光合成モデルの構築

上述の個葉生理的特性の測定に加えて、林冠の葉面積指数(LAI)の観測を全天写真解析とリターの解析によって行った。次にこれらの時系列データをシナリオとして用いて、対象とする森林の林冠の分光反射率と光合成・呼吸特性の季節変化を、多層放射伝達モデルで求めた。ここで用いた多層放射伝達モデルはSAILモデル(Verhoef 1984)をベースとしており、森林群落を枝・幹と葉、下草の3成分で表現してある(西田ら 2005)。モデルでは葉や枝・幹表面の角度分布は球面等方ランダムとし、林冠の光-光合成曲線は、放射伝達モデルで林冠内部の光強度を計算し、それに対応する個葉光合成速度を層ごとに積算して求めた(西田・村岡 2006a)。本解析ではMODISを想定した分光反射パターンを算出しているが、基となる個葉の分光反射情報は連続的に測定されているため、どのような衛星センサーにも適用できる。

(5) 流域スケールでのリモートセンシングを利用した衛星生態学モデルの開発

リモートセンシングによる詳細な生態系タイプおよび植生葉面積指数の分布データ、生態プロセス研究による植物生理生態学的データ、高解像度数値気象モデルを結合して、従

来の地域スケールシミュレーションモデルでは実現しえなかった時間的に高解像度なモデル(100m格子,1時間間隔)を「衛星生態学モデル」として開発した。このモデルにより山岳地域の複雑な地形、微気象、植生の相互作用による炭素収支を、ヘクタールあたりの小スケールから数十km²の流域スケールに至る様々な生態系スケールで機能評価を実現した。



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)

下記掲載論文はすべて査読有り

1. Muraoka H. and Koizumi H. (2009) "Satellite Ecology" for linking ecology, remote sensing and micrometeorology from plot to regional scales for ecosystem structure and function study. *Journal of Plant Research* 122:3-20
2. 永井信, 奈佐原(西田) 顕郎, 石原光則, 村岡裕由 (2008) 衛星観測で得られた植生指数に対する生理生態学的な考察. *システム農学* 24: 183-190
3. 玉川一郎, 吉野純, 加納利生, 安田孝志, 村岡裕由, 児島利治, 石原光則, 永井信, 斎藤琢, 李美善, 牧雅康, 秋山侃, 小泉博 (2008) 生態プロセスとリモートセンシングを結ぶモデルの開発. *システム農学* 24: 129-136
4. Nasahara K.N., Muraoka H., Nagai S. and Mikami H. (2008) Vertical integration of leaf area index in a Japanese deciduous broad-leaved forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 1136-1146
5. Shen H., Tang Y., Muraoka H. and Washitani I. (2008) Characteristics of leaf photosynthesis and simulated individual carbon budget in *Primula nutans* under contrasting light and temperature conditions. *Journal of Plant Research* 121:191-200
6. Muraoka H., Noda H., Uchida M., Ohtsuka T., Koizumi H. and Nakatsubo T. (2008)

- Photosynthetic characteristics and biomass distribution of the dominant vascular plant species in a high-arctic tundra ecosystem, Ny-Alesund, Svalbard: implications to their role in ecosystem carbon gain. *Journal of Plant Research* 121:137-145
7. Noda H., Muraoka H. and Washitani I. (2007) Phenological changes in respiration rate and annual carbon balance in a perennial herbaceous plant, *Primula sieboldii*. *Journal of Plant Research* 120: 375-383
 8. Ito A., Muraoka H., Koizumi H., Saigusa N., Murayama S. and Yamamoto S. (2006) Seasonal variation in leaf properties and ecosystem carbon budget in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest: simulation analysis at Takayama site, Japan. *Ecological Research* 21:137-149
 9. Muraoka H. and Koizumi H. (2006) Leaf and shoot ecophysiological properties and their role in photosynthetic carbon gain of cool-temperate deciduous forest trees. In: Kawatata H and Awaya Y (eds.) *Global climate change and response of carbon cycle in the Equatorial Pacific and Indian Oceans and adjacent landmasses*. Elsevier Oceanography series vol. 73, Elsevier, pp.417-443
 10. 三上寛了, 西田顕郎, 村岡裕由 (2006) 魚眼デジタルカメラ画像による林冠の開空域の自動識別と葉面積指数の推定. *写真測量とリモートセンシング* 45:13-22

[学会発表](計 21 件)

本研究課題実施期間(平成 18~21 年 3 月)の学会および国際会議等での発表題目

1. 村岡裕由, 吉野純, 斎藤琢, 永井信, 石原光則, 野田響, 児島利治, 玉川一郎, 大塚俊之, 安田孝志 (2009) 「衛星生態学」による山岳地流域圏生態系の機能評価. 第 56 回日本生態学会大会(盛岡)
2. 野田響, 村岡裕由 (2009) ササが優占する落葉広葉樹林林床における光環境と稚樹の光合成. 第 56 回日本生態学会大会(盛岡)
3. 奈佐原顕郎, 三上寛了, 永井信, 村岡裕由 (2009) 冷温帯落葉樹林(高山サイト)における葉面積指数の総合的長期観測. 第 56 回日本生態学会大会(盛岡)
4. 村岡裕由 (2008) 「衛星生態学による山岳地生態系機能研究の展開」地球環境・食料・資源のための植物パイオ第 160 委員会, 第 4 回研究会「地球温暖化への影響評価とその対策における工学と農学の接点」, 2008 年 3 月, 京都
5. 村岡裕由 (2008) 「森林生態系の構造と機能の研究ネットワーク:高山サイトを拠点とした展開」大規模長期生態学専門委員会フォーラム「ネットワーク研究の可能性 - 大規模長期研究の展開」 - 日本生態学会第 55 回大会(福岡)
6. 村岡裕由, 吉野純, 斎藤琢, 永井信, 石原光則, 李美善, 児島利治, 野田響, 中田淳子, 秋山侃, 玉川一郎, 安田孝志, 小泉博 (2008) 「山岳地域生態系の構造・機能の時空間分布解析」日本生態学会第 55 回大会(福岡)
7. Muraoka H. (2008) "Interdisciplinary research for carbon cycling in a forest ecosystem and scaling to a mountainous landscape in Takayama, central Japan. -Scaling from plot to landscape by "Satellite Ecology"-". Plenary program, "Asia-Pacific Workshop on Carbon Cycle Observations", March 17-19, Tsukuba, Japan.
8. Muraoka H. (2008) "A3 Foresight Program: Quantifying and predicting terrestrial carbon sinks in East Asia: toward a network of climate change research". Parallel session for Terrestrial Carbon Cycle Observation, "Asia-Pacific Workshop on Carbon Cycle Observations", March 17-19, Tsukuba, Japan.
9. 村岡裕由, 吉野純, 斎藤琢, 李美善, 牧雅康, 児島利治, 西田顕郎, 玉川一郎, 秋山侃, 安田孝志, 小泉博 (2007) 「中部山岳地帯における生態系機能評価の試み(岐阜大学 21 世紀 COE プログラム「衛星生態学創生拠点」活動報告)」, 日本生態学会第 54 回大会(松山)
10. 永井信, 西田顕郎, 石原光則, 村岡裕由 (2007) 「冷温帯落葉広葉樹林におけるフェノロジーと雲被覆による影響が無い NDVI データの関連」日本リモートセンシング学会第 42 回(平成 19 年度春季)学術講演会. 2007 年 5 月 10-11 日, 東京.
11. 石原光則, 永井信, 西田顕郎, 三枝信子, 村岡裕由, 秋山侃 (2007) 「落葉広葉樹林における地上観測データを用いた PRI と LUE の関係解析」日本リモートセンシング学会第 42 回(平成 19 年度春季)学術講演会. 2007 年 5 月 10-11 日, 東京.
12. Muraoka H., Nishida K., Yoshino J. and Koizumi H. (2007) "Scaling photosynthesis from leaf to canopy and regional scales: linking plant ecophysiology, remote sensing and modelling." 3rd EAFES / EcoSummit 2007 symposium "Toward mechanistic and integrated understanding on the terrestrial carbon dynamics. - Linking ecology, remote sensing and micrometeorology from plot to

- regional scales -". May 22-27, Beijing, China.
13. Muraoka H., Noda H. and Nishida K. (2007) "Scaling photosynthesis from leaf to canopy: coupling leaf ecophysiology, optical property and canopy structure for analyzing ecosystem-scale carbon gain." Japan-US Cooperative Science Program "Phenotypic plasticity in response to environmental changes: scaling from the molecular to ecosystem levels." October 23 - 26, Nikko, Japan
 14. 村岡裕由 (2007) 「生態系構造・機能研究のネットワーク構築を目指した連携について」 JaLTER-JapanFlux 合同シンポジウム「長期生態系モニタリングの現状と課題 - 温暖化影響と生態系応答」,2007年11月,つくば
 15. 村岡裕由 (2006) 「個体から生態スケールでの植物生理生態学」 企画シンポジウム「分子レベルから生態現象へ - 生理生態学の展開」 日本生態学会第53回大会(新潟)
 16. 村岡裕由, 小泉博 (2006) 「冷温帯落葉広葉樹林の光合成能の季節変化とその年変動」 日本生態学会第53回大会(新潟)
 17. Noda H., Muraoka H. and Washitani I. (2006) "Phenological changes in respiration of spring plant *Primula sieboldii*." 2nd. Scientific Congress of East Asia Federation of Ecological Societies (Niigata, Japan)
 18. 西田顕郎, 村岡裕由 (2006) 「森林の葉面積指数 (LAI) の時系列観測と, それによる衛星推定 LAI の検証」日本写真測量学会平成 18 年度年次学術講演回 (横浜)
 19. 西田顕郎, 村岡裕由 (2006) 「多層モデル逆解析によって, 衛星の分光情報から森林樹冠の光合成と呼吸を推定する」日本写真測量学会平成 18 年度年次学術講演回 (横浜)
 20. 村岡裕由, 西田顕郎, 村山昌平, 三枝信子, 小泉博 (2006) 「冷温帯落葉広葉樹林 (高山サイト) の炭素吸収過程」 環境省地球環境研究総合推進費戦略プロジェクトワークショップ「システムアプローチで 見えてきた東アジア陸域生態系の炭素動態」, 2006 年 10 月 14 日, 東京・早稲田大学井深大記念ホール
 21. 西田顕郎, 村岡裕由 (2006) 「放射伝達モデル逆計算による炭素吸収モデル」 環境省地球環境研究総合推進費戦略プロジェクトワークショップ「システムアプローチで見えてきた東アジア陸域生態系の炭素動態」, 2006 年 10 月 14 日, 東京・早稲田大学井深大記念ホール

〔図書〕(計1件)
「光合成研究法」北海道大学低温科学研究所・日本光合成研究会共編(分担執筆)。野田響・村岡裕由「同化箱法による器官や個体レベルのガス交換」 2009年3月 総ページ数 678 ページ

〔産業財産権〕
出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

6. 研究組織

(1) 研究代表者

村岡 裕由 (MURAOKA HIROYUKI)
岐阜大学・流域圏科学研究センター・教授
研究者番号: 20397318

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 共同研究者

奈佐原 (西田) 顕郎 (NASAHARA KENLO)
筑波大学・生命環境科学研究科・准教授
永井 信 (NAGAI SHIN)
海洋開発研究機構・地球環境変動領域・
技術研究副主任
野田 響 (NODA HIBIKI)
岐阜大学・流域圏科学研究センター・
学術研究補佐員
斎藤 琢 (SAITOH TAKU)
岐阜大学・流域圏科学研究センター・
研究員
吉野 純 (YOSHINO JUN)
岐阜大学・工学研究科・助教
小泉 博 (KOIZUMI HIROSHI)
早稲田大学・教育学部・教授