

森林生態系の光合成：生理生態学と衛星観測の融合による 長期・広域評価

村岡 裕由¹・野田 響²・斎藤 琢¹・永井 信³・奈佐原 顕郎²

1. 岐阜大学流域圏科学研究センター

〒501-1193 岐阜県岐阜市柳戸 1-1

2. 筑波大学・生命環境系

〒305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1

3. (独) 海洋研究開発機構・地球環境変動領域

〒236-0001 神奈川県横浜市金沢区昭和町 3173-25

Long-term and regional scale observation of forest canopy photosynthesis by linking plant ecophysiology and satellite remote sensing.

Keywords: ecophysiology, forest canopy, phenology, photosynthesis, remote sensing
Hiroyuki Muraoka¹, Hibiki M. Noda², Taku M. Saitoh¹, Shin Nagai³,
Kenlo Nishida Nasahara⁴

1. Institute for Basin Ecosystem Studies, Gifu University, Gifu, Japan

2. Faculty of Life and Environment Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Japan

3. Research Institute for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and

1. はじめに

地域や地球規模での環境変動とその生態系への影響が強く懸念されている現在では、生態系機能と生物多様性の相互関係を気候変動や人間活動に対する脆弱性とともに見解を深めることが必要とされている。植生の光合成生産力は大気中の二酸化炭素の吸収力を表すだけでなく (Bonan 2008)、従属栄養生物を含む生態系の一次生産の基盤的要素である。植生の一次生産力に関する生態学的なメカニズムならびにその気象環境との詳細な関係は、生態学的な植物調査や生理生態学的観測、および微気象学的な手法による二酸化炭素フラックスの観測により明らかにされてきた。しかしこれらの研究は研究者がアクセス可能な場所に限定されることがある。気候変動が生態系にもたらす影響は地理的な場所により異なることが予想されるのに加えて、気象と生態系の関係は幅広い時間スケールで見られる。したがって陸上生態系の構造 (樹種組成や葉群形態) や機能 (光合成・呼吸) の現状解明と将来変動予測を進めるためには、詳細なメカニズムの解明を得意とする生理生態学的研究と、局地から全球の陸域観測を担う衛星リモートセンシングを有機的に結合することにより、「広域性と詳細性」を兼ね備えた新たな生態系観測・機能解析手法が必要となる。

筆者らはこれまでに植物生理生態学的なアプローチと近接・衛星リモートセンシングの融合アプローチ『衛星生態学』により、岐阜県高山市の冷温帯落葉広葉樹林 (「高山 TKY サイ

ト)」ならびに常緑針葉樹林(「高山 TKC サイト)」において、森林林冠の光合成生産力のリモートセンシング観測技術の開発と検証に取り組んできた。本稿では、森林を構成する樹木個葉の光合成特性のフェノロジーが森林全体の光合成生産力の季節性や年変動にもたらす影響、および、個葉から森林葉群に至る光合成特性と分光学的特性の対応関係に基づいた森林から地域スケールでの光合成生産力の衛星観測などの研究例について紹介しながら、植物生理生態学と衛星観測の融合の可能性について考えてみる。

2. 森林生態系の炭素循環における植物生理生態学的プロセス

地球の陸地面積の約31%は森林が覆い、約40%は草原が覆うと言われている(FAO 2010)。一方バイオマスに換算してみると、森林が有するバイオマスは地球全体の約45%を占めるに至る。日本では国土の約68%が森林に覆われており、その生態系機能とサービスの持続性が注目されている。一方で、地域から地球規模での気候変動が生態系・生物多様性に異変をもたらすことが懸念されている(IPCC 2007; GEO 2008)。

森林生態系の炭素シーケストレーション機能は森林を構成する生物の環境応答ならびに資源利用によって特徴付けられる。森林生態系の炭素循環および炭素収支は、植物の光合成と呼吸、バイオマス成長、一次生産物の生態系内での代謝(従属栄養生物による利用)によって表すことができ(図1)、「炭素循環のコンパートメントモデル」と呼ばれる(大塚 2009)。森林生態系の炭素シーケストレーション能は樹木による光合成とバイオマス成長(一次生産)の大きさと土壌での有機物蓄積量に依存するとも言えるだろう。

生態系の炭素循環機構の解明は、生態系の炭素固定能力の評価という環境科学的な課題に加えて、生物と環境の相互作用系としての生態系の理解という面でも重要である。特に炭素の生態系内での動きは生物活動やエネルギー流と密接に関わっており(Chapin et al. 2000)、生態系生態学が炭素循環を中心として発展してきた理由でもある(鞠子・小泉 2005)。

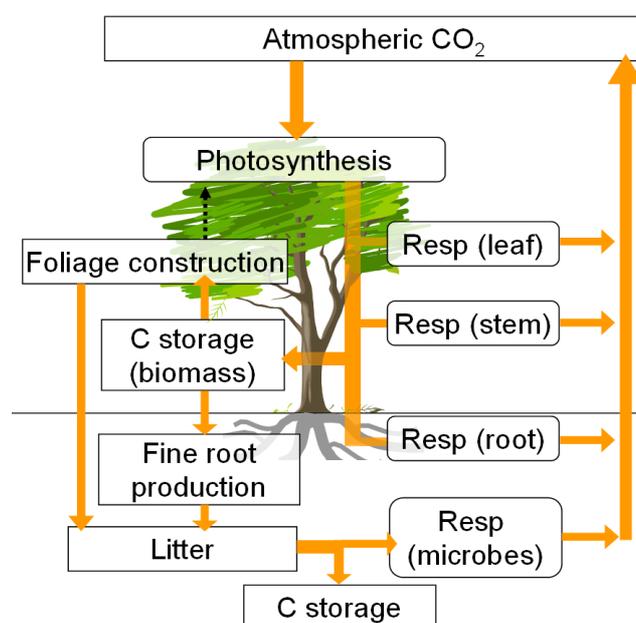


図1 森林生態系の炭素循環・収支のコンパートメントモデル。コンパートメントモデルは、炭素の流れ（フロー）と蓄積（プール）で表される。図中の矢印は炭素のフローを示す。森林生態系では炭素のプールは植物バイオマスと土壌有機物が主である。

岐阜県高山市郊外の標高約 1400m の冷温帯落葉広葉樹林ならびに標高約 800m の常緑針葉樹林では、生態系の炭素循環・収支機構に関する生態学的研究と微気象学的研究が進められている。落葉広葉樹林研究サイトはミズナラ (*Quercus crispula* Blume) やダケカンバ (*Betula ermanii* Cham.) が優占する約 60 年生の森林であり、1994 年から微気象学的手法により大気と森林の間の二酸化炭素フラックスが継続的に観測され (Saigusa et al. 2005), また、1998 年からは生態学的調査により樹木バイオマス蓄積量の変動が明らかにされている (Ohtsuka et al. 2009, 大塚 2012)。2004 年には近隣の常緑針葉樹林でも観測が始まり、CO₂ フラックスが明らかにされている (Saitoh et al. 2010)。これらの研究サイトは総じて「高山サイト」と呼ばれ、陸上生態系の二酸化炭素フラックス観測ネットワーク (AsiaFlux, <http://asiaflux.net/>) や長期生態学研究ネットワーク (JaLTER, <http://www.jalter.org/>) の拠点として国内外の生態系機能研究の発展に貢献している (http://sateco-archive.green.gifu-u.ac.jp/Newhtml/takayama_portal/)。

落葉広葉樹林における観測結果を統合的に分析すると、生態系純生産量や木部バイオマスの一次生産量には顕著な経年変動あること、しかし葉群バイオマスには明瞭な経年変動がないという特徴が見いだされている (Ohtsuka et al. 2009)。言い換えれば、この森林では葉量が毎年ほぼ一定なのに対して、樹木バイオマス蓄積量は年によって変動しているということになる。これは年によって光合成生産量が経年変化していることを示唆しており、その背景として、①葉群のフェノロジーが年により変動すること、②気象条件の影響を受けて光合成活性が年によって異なること、③台風により林冠が攪乱を受けることが考えられる。これら①と②の仮説を検証するために、筆者らが 2003 年に始めた主要林冠木の個葉光合成能ならびに林冠葉面積の測定結果を生態系炭素収支モデルで解析したところ、個葉光合成および林冠葉面積のフェノロジーの経年変動 (展葉開始, 成熟, 紅葉のタイミング), ならびに夏期の気象条件の変動が、落葉広葉樹林全体の光合成生産量に影響をもたらすことが明らかとなった (図 2 : Muraoka et al. 2010 ; Ito et al. 2006 ; Ito 2010, ほか Wilson et al. 2001)。

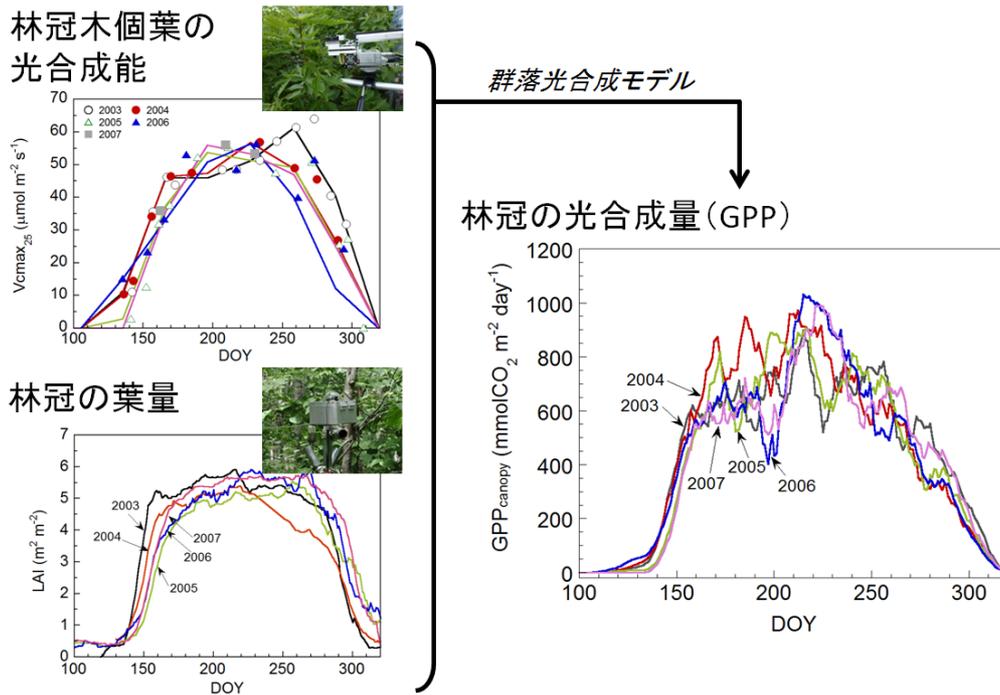


図2 個葉の光合成能と林冠の葉量の季節性が林冠の光合成速度にもたらす影響。

これらの知見は、森林生態系の炭素循環・収支機構の生態学的、微気象学的理解と気候変動影響の予測において、次のさらなる研究の必要性を示唆している。すなわち、(1) 林冠木個葉の形態的構造(葉面積、葉群バイオマス)と生理的機能(光合成、呼吸)のフェノロジーの生理生態学的理解と予測モデルの検討、(2) 森林葉群の構造と機能の長期・広域的観測を実現する観測技術の開発ならびにそれらの生理生態学的検証である。このうち(1)に関して、樹木葉では冬期からの有効積算気温と低温刺激が芽の休眠打破と開葉を制御することがわかり始めており(Polger and Primack 2011)、将来の気候変動が樹木フェノロジー、さらには生態系の炭素吸収能にもたらす影響を予測するためには、野外における長期観測(Menzel et al. 2006; Muraoka et al. 2010)や温暖化模擬実験(Nakamura et al. 2010)などを含めた多様な研究アプローチによる解明が必要とされる(Cleland et al. 2007)。

他方、(2)については地球観測衛星に搭載された分光学的センサーによるリモートセンシングが有効である(Running et al. 2004; Churkina et al. 2005; Nagai et al. 2010b)。筆者らは「高山サイト」での統合的観測とモデル解析を通じて、衛星リモートセンシングによる生態系構造・機能観測の高度化を目指してきた(「衛星生態学」, Muraoka and Koizumi 2009)。「衛星生態学」アプローチ研究では中部山岳地帯の一部の流域圏生態系の炭素収支推定のために、森林や農耕地の葉面積指数の衛星観測、森林バイオマス調査、ならびに生態系の炭素収支モデリングを進めてきたが、本稿では特に林冠光合成生産力のリモートセンシングについて次項に解説を試みる。

3. リモートセンシングによる森林生態系研究

森林には大気二酸化炭素濃度の調節機能が期待される一方で、森林を構成する樹木の光合成や呼吸、それらのフェノロジーは、気象環境の影響を強く受けやすいとも考えられる。したがって森林生態系の生態学的構造と機能に着目した長期・広域的研究は環境科学の主要課題の一つであり続け、その発展には植物生理生態学的視点を中心とした時空間スケール縦断的な取り組みが必要とされている。衛星リモートセンシングによる陸上生態系の観測研究は特に炭素収支の推定や生態系の地理的分布の変化の検出に多用されている。しかし生態系の遷移や自然撓乱による動態、また、気候変動が生態系の構造・機能にもたらす影響を生態学的な基準で観測・推定できるようにするためには、衛星観測によって得られる分光学的情報の解釈に生理生態学的な視点を導入するべきである。すなわち個葉～樹冠～林冠というように生態学的スケールを通じた統合的な基礎研究が不可欠である(図3)。なお分光特性の計測原理については中路(2009)に詳しい。

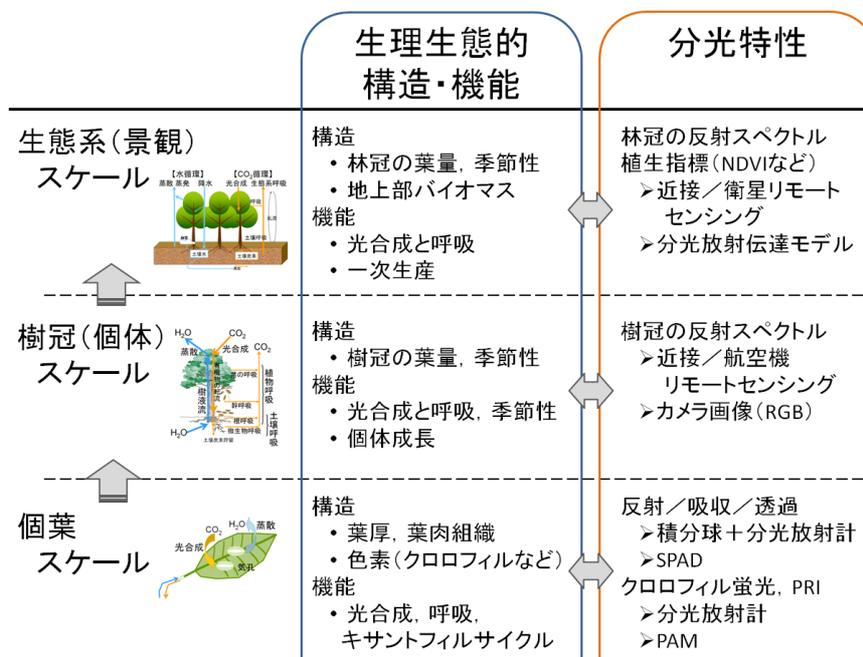


図3 森林生態系の生理生態学的構造・機能と分光特性の対応関係。生理生態学的特性については各生態学的スケールで考慮すべき生態学的要素について記し、分光特性については利用可能な観測手法を記した。

3-1 個葉の光合成能と分光特性

ヒトは樹木の葉の季節的な変化を、色の変化で見ることができる。葉の色の変化は、形態的構造と葉内に含まれる色素(クロロフィルやアントシアニン)の組成と量に応じて葉の分光特性(反射, 吸収スペクトルパターン)が変化することによって生じる(Sims and Gamon 2002)。図4にミズナラの陽葉の概観と光合成能, 分光特性の季節変化を示した。展葉開始直後(5月)の葉は成熟期(7月)の葉に比べて、クロロフィルが少ないために光合成能が著しく低く、また、光合成有効波長域(400~700 nm)のうち特に赤色光の吸収率が低く、反射率

が高い。葉の老化に伴い光合成能は低下し、赤色光の吸収率の低下と反射率の上昇が認められる。展葉途中の葉では近赤外光の反射率が低く、葉が成熟すると高くなることも特徴的である。

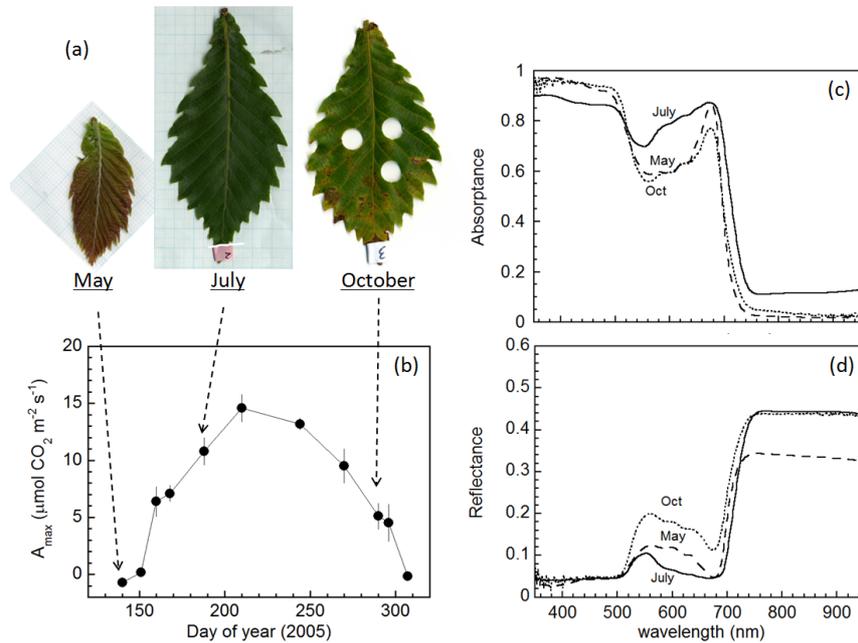


図4 ミズナラ陽葉の概観 (a), 光合成能 (b), 吸収と反射スペクトル (c, d) の季節変化。測定は冷温帯落葉広葉樹林の林冠木の頂上の葉について行った。(村岡ら, 未発表)

衛星リモートセンシングによって観測される森林のスペクトル情報は、個葉レベルでの形態・生理・分光特性、および葉の空間的配置と密度により特徴づけられる葉群構造の相互作用によって生じる林冠内での放射伝達の結果として計測される(図5)。すなわち林冠の光合成生産力を規定する構造(葉群バイオマス)と機能(光合成)のリモートセンシングには、個葉の生理・分光特性(Sims and Gamon 2002)と葉群構造(Kobayashi et al. 2007)を考慮したデータ解釈と手法検証が必要とされる。この点で、植物解剖生理学や生理生態学の視点がとても重要であり、(Verhoef 1984)の葉群構造(葉の鉛直分布, 角度分布)を考慮した放射伝達理論との融合により(西田・村岡2006), 林冠の生理生態学的状態のリモートセンシングの高度化が期待される。

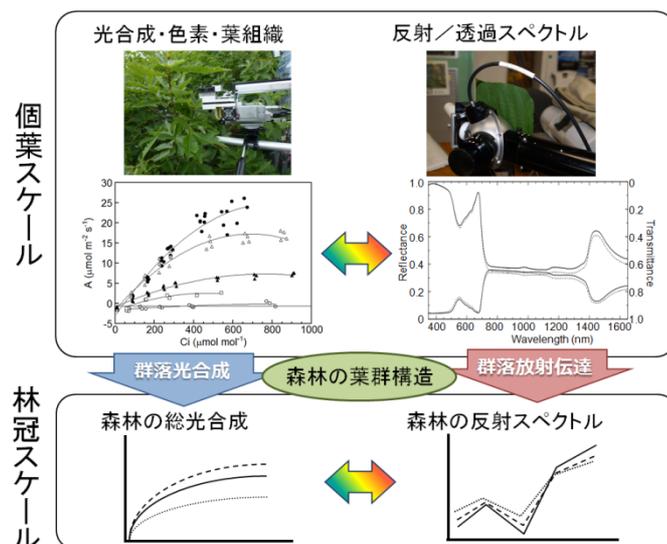


図5 個葉と林冠スケールの光合成と分光特性の関係

3-2 林冠のフェノロジーと反射スペクトル

衛星リモートセンシングによる森林観測データの解析や解釈は、地上での林冠反射スペクトルと生理生態学的状態の対応関係の十分な検証を必要とする。これを衛星リモートセンシングの「地上検証」と呼ぶ。植生の葉群バイオマスやフェノロジー、分光特性のリモートセンシングの地上検証に資する長期観測データを蓄積することを目的として、2003年に "Phenological Eyes Network (PEN, <http://www.pheno-eye.org/>)" が発足された (土田ら 2005 ; Nishida 2007)。たとえば高山サイトでは図6に示すように林冠観測タワーの頂上に全天候型分光放射計 (MS-700, 英弘精機株式会社) と魚眼レンズ付きデジタルカメラ (CoolPix4500, FC-E8, ニコン) を設置して、前者により全天からの入射スペクトルと林冠からの反射スペクトルを測り、後者により林冠の写真撮影を継続している。またこのタワーでは個葉の生理生態学的特性 (葉面積, クロロフィル含量, 光合成と呼吸速度) の観測も実施している。これらの観測データを季節や年を通じて比較することにより、林冠の反射スペクトルや写真のRGB情報から生理生態学的状態を推定する手法を開発・検証できる (Nagai et al. 2010a, 2011)。

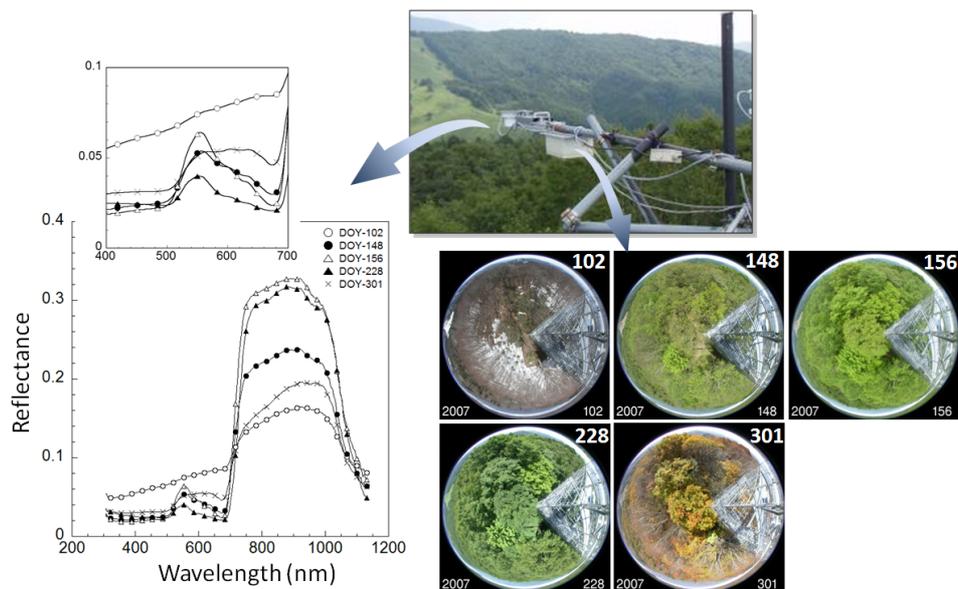


図6 落葉広葉樹林の直上に設置した分光放射計で計測した林冠の反射スペクトル (左) と同位置から撮影した林冠写真 (右, 数字は通年日)。Muraoka and Koizumi (2009) より改変。

森林生態系機能の時間的動態や気候変動への応答を検出・解明するためには、多角的な観測を長期的に継続し、安定的な評価指標を得ることが重要である。衛星リモートセンシングによる植生観測では、反射スペクトル情報から算出される「植生指標 (vegetation index)」が用いられる (中路 2009)。葉群の季節性のモニタリングには NDVI (Normalized Difference Vegetation Index ; Tucker 1979) や EVI (Enhanced Vegetation Index ; Huete et al. 2002), GRVI (Green-Red Vegetation Index ; Tucker 1979 ; Motohka et al. 2010) がよく用いられる。

$$NDVI = (R_{NIR} - R_{Red}) / (R_{NIR} + R_{Red})$$

$$EVI = G \times (R_{NIR} - R_{Red}) / (R_{NIR} + C_1 \times R_{Red} + C_2 \times R_{Blue} + L)$$

$$GRVI = (R_{Green} - R_{Red}) / (R_{Green} + R_{Red})$$

ここで R は各スペクトルの反射率, G , C_1 , C_2 , L は定数であり本研究ではそれぞれ 2.5, 6, 7.5, 1 である (Huete et al. 2002)。NDVI は緑葉が赤色光をよく吸収するが近赤外光を反射することを利用した指標であり, 一般的には緑葉の量に比例して値が大きくなる。しかし一定の葉量を超えると NDVI 値は飽和してしまうため, 新たに EVI が開発された。GRVI は葉群の緑葉の量 (緑色の濃さ) そのものに反応しやすい指標である。

これらの植生指標により葉群フェノロジーの詳細な変動を計測するためには, 十分な地上検証を必要とする (Motohka et al. 2010; Nagai et al. 2010a)。図 7 には落葉広葉樹林林冠の GRVI の季節変化の 6 年分の観測データを示した。GRVI は積雪期には 0 を示すが融雪後に 0 以下に低下し, 林冠の開葉と同時に上昇を始める。6 月の展葉完了期に最大値に達した後は緩やかに低下し, 紅葉・落葉により再び 0 程度の値を示す。GRVI は特に展葉期と落葉期の林冠の変化に敏感に反応する指標であり, 展葉・落葉の経年変動を観測するのに適している。

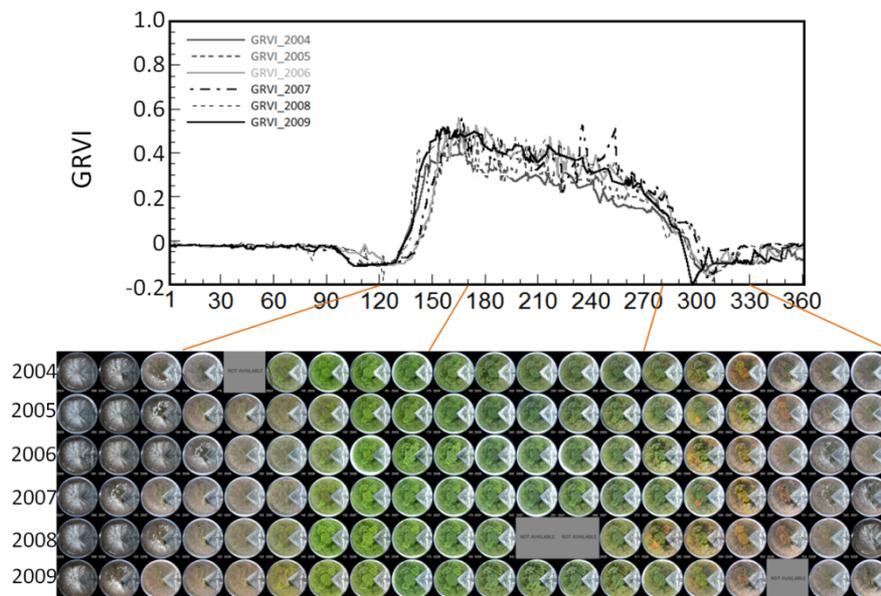


図 7 植生指標の一つである GRVI によって見た林冠フェノロジーとその経年変動。

3-3 森林の光合成生産力のリモートセンシングと広域評価

上述のように林冠スケールでの反射スペクトルが葉群のフェノロジーをよく表すことから, 衛星リモートセンシングによる植生指標を生態系レベルの光合成速度 (総光合成速度: Gross Primary Production, GPP) の指標として利用するための研究が米国を中心に進められてきた (Turner et al. 2003, 2006; Xiao et al. 2004; Sims et al. 2006b)。GPP は渦相関法による CO_2 フラックス観測値により $[GPP = NEP + Reco]$ として求められる (NEP: Net Ecosystem Production, 生態系純生産量; Reco: Ecosystem Respiration, 生態系呼吸量。渦相関法については AsiaFlux 運営委員会編 (2003) や斎藤 (2009) を参照されたい)。これらの研究では, 比較的時間分解能の高い衛星データ (Terra 衛星や Aqua 衛星に搭載の MODIS: Moderate Resolution Imaging

Spectroradiometer) が用いられており、大まかには陸上生態系の総光合成速度の季節性や空間分布を推定することが可能になっている。しかし MODIS の空間解像度はデータの種類により 250~1000m であり、天候さえよければ毎日のデータが得られるが、光学リモートセンシングは雲の影響を受けるため、数日から週単位での欠測期間が生じる。このような観測範囲・頻度の隔たり (スケールギャップ) や、数日から 1 週間程度の短期間で起こる生態学的変動を検知しきれないという技術的な問題があり、特に東アジアのように雲で覆われることが多く複雑地形に成立している植生を対象とした観測のためには、慎重な地上検証が必要とされる (Muraoka and Koizumi 2009 ; Muraoka et al. 2010 ; Nagai et al. 2010b, 2011)。

図 8 は高山サイトの落葉広葉樹林 (TKY) と常緑針葉樹林 (TKC) における葉群密度 (PAI : Plant Area Index, 森林土地面積あたりの群落地上部の積算面積) と光合成生産力 (GPPday : 日積算光合成速度, GPPmax : 日最大光合成速度), GRVI の季節変化を示す。衛星リモートセンシングによる森林生態系の光合成生産力のモニタリングでは、葉面積指数に着目されることが多いが、常緑針葉樹林のように葉群バイオマスの季節性が乏しい森林では葉面積指数は光合成生産力の季節性を表す指標にならない。また日積算光合成量は微気象条件の短期的な変動の影響を含むため、植生指標による推定精度は高くない。むしろ、晴天日の総光合成速度の最大値 (日最大光合成速度) は葉群の潜在的な光合成能力に近いため、GRVI のような植生指標により推定しやすい可能性がある。

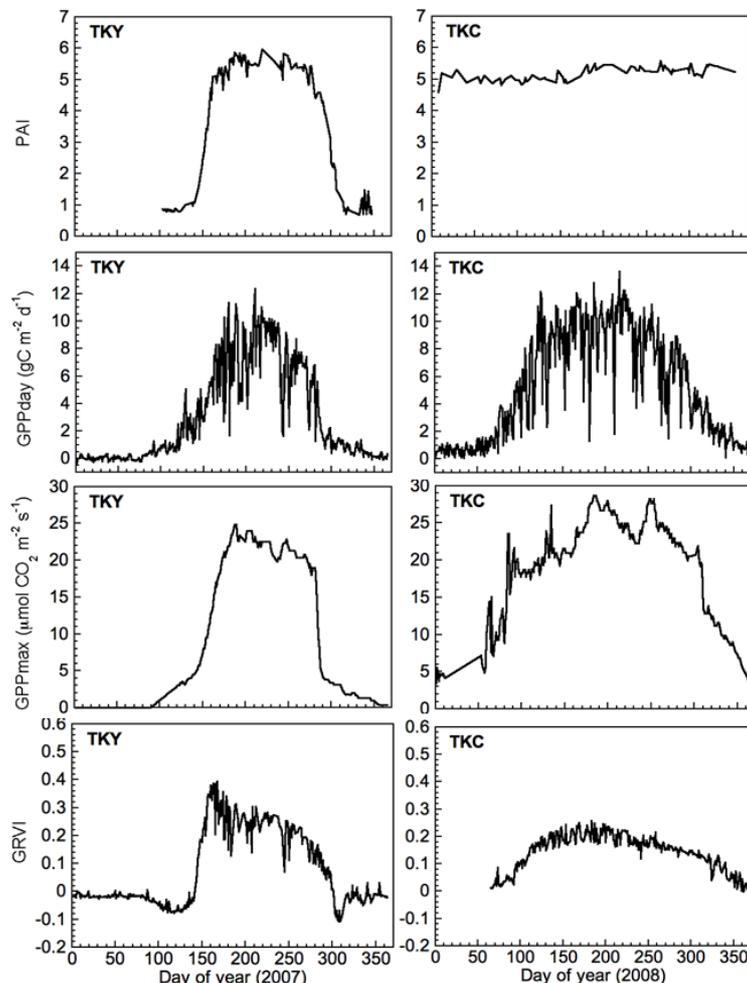


図8 落葉広葉樹林 (左) と常緑針葉樹林 (右) の葉量 (PAI = Plant Area Index), 光合成生産力 (GPPday : 日積算光合成量, GPPmax : 日最大光合成速度) と植生指標 GRVI の季節変化。PAI は林冠の光合成有効放射の透過率から求め, GPPday と GPPmax は渦相関法による CO₂ フラックス測定値から求めた。

このように森林研究サイトでの渦相関法または生態系炭素収支モデルによる総光合成速度とタワー上での分光放射計観測データを用いた詳細な検討は, 日本では落葉針葉樹林 (Nakaji et al. 2007 ; Ide et al. 2010) や常緑針葉樹林 (Nagai et al. 2012 ; Saitoh et al. 2012), 落葉広葉樹林 (Muraoka et al. 未発表) で行われている。

図9は筆者らが落葉広葉樹林 (TKY サイト) の林冠光合成速度を生態系炭素収支モデルにより計算し, タワー上で計測した林冠反射スペクトルから算出した5種類の植生指標との対応関係を調べた結果である (Muraoka et al. 未発表)。ここでは既存の衛星リモートセンシングデータから計算できる3種類の植生指標に加えて, 分光解像度の高い計測が必要な2種類の植生指標 (CI : Chlorophyll Index, CCI : Canopy Chlorophyll Index, Sims et al. 2006a) についても検討した。

$$CI = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$$

$$CCI = D_{720} / D_{700}$$

ここで R₇₅₀ と R₇₀₅ はそれぞれの波長を中心とした 10 nm 幅の反射スペクトル, D₇₂₀ と D₇₀₀ はそれぞれの波長を中心とした幅 10 nm の反射スペクトルの一次微分値である。

NDVI, EVI, GRVI, CI と GPPmax は季節を通じてヒステリシス状の関係を示し, CCI についてはほぼ線形の関係を示した。前者4種類の植生指標は反射率値を直接用いているのに対して, CCI はクロロフィル吸収帯のうち特に 710 nm 近辺のレッドエッジと呼ばれるクロロフィル濃度と特に高い相関を持つ波長の微分反射スペクトルによって計算されている。すなわち前者4種類の植生指標はクロロフィルだけでなくカロチノイドやアントシアニンなど他の色素の含有量の変化にも応じるのに対して CCI は光合成能を直接担うクロロフィル含量にのみ応じると考えられる。植生の光合成能を高精度に観測するためには, CCI のような指標を計算可能な反射スペクトルを衛星リモートセンシングで計測できるようになることが期待される。

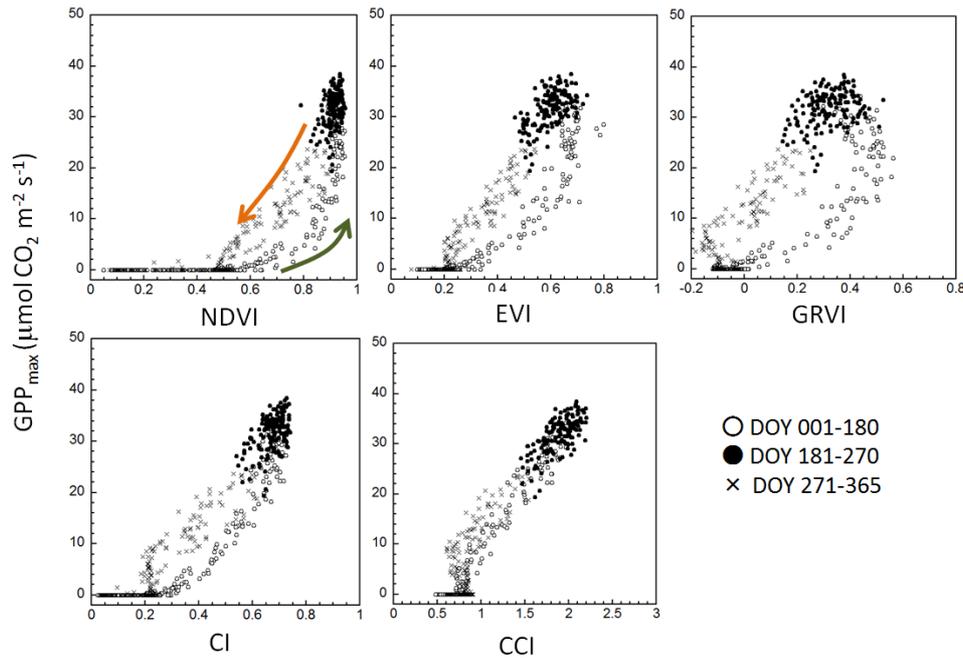


図9 落葉広葉樹林の光合成生産力と各種の植生指標との関係。図では1年を3つの期間に分けてプロットしてある。2004～2009年のうち5年間（2008年を除く）の解析結果。

以上のような植生指標は葉群バイオマスや光合成能の推定に有効であるが、加えて、航空機や観測タワーに搭載可能な高解像度の分光放射計を用いた反射スペクトル観測により、クロロフィル蛍光の強度や量子収率 ($\Delta F/F_m'$) のような光化学系活性指標 (Zarco-Tejada et al. 2000), あるいはキサントフィルサイクルの光応答を反映する植生指標 (PRI: Photochemical Reflectance Index, Gamon et al. 1997) による光合成活性の評価も可能になり始めている。最近では2009年に打ち上げられた温室効果ガス観測技術衛星 (GOSAT) により植生のクロロフィル蛍光の観測が可能になっており、光合成活性の衛星観測が実現しそうである。

筆者らの研究の最終目標は、衛星リモートセンシングにより森林生態系の葉群構造や機能のフェノロジー、および気候変動がそれらに及ぼす影響を検出し、森林生態系機能と気象環境、地理的環境との関係を見いだすことである。そこで図9に示した結果のうち、光合成生産力の季節性を比較的よく推定できるEVIに着目して、広域を対象とした森林の光合成生産力のマッピングを試行した (図10, Muraoka et al. 未発表)。ここではMODISによるEVIデータに上記のEVI-GPPmax関係を適用している。筆者らの手法により、光合成生産力の時間的・空間的分布をおおまかに把握できるようになったが、生理生態学的視点でのより詳細な議論を可能にするためにはさらなる地上検証を必要とする。

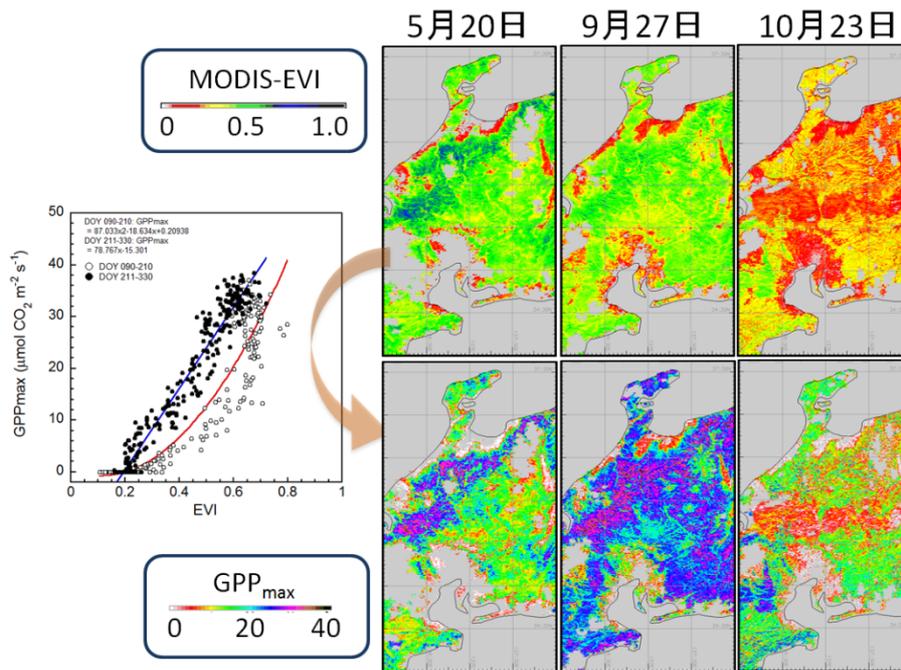


図 10 植生指標 EVI と GPPmax の関係に基づいた森林生態系の光合成生産力マップ。

4. まとめ

植物バイオマスに着目した生理生態学的研究と分光観測・衛星観測の融合は、現存の陸上生態系の構造と機能の時空間的分布の生態学的機構という長年の課題に迫るものとなるだろう。また同時に、この課題は、地域から地球規模での気候変動が陸上生態系の機能や生物多様性にもたらす影響の検出と予測にも深く関わる (Muraoka et al. 2012)。

生態系とは生物と物理環境が相互作用をもった動的な系である。生態系の生物学的構造と気象環境との関係は、光合成や呼吸などの秒単位から、植物の成長のような数ヶ月～年単位、植生遷移のように数年～数十年スケールに及ぶ。また植物形質の地理的変異 (Hiura 1998 ; Tateishi et al. 2010) を背景に、生態系の環境応答機構は地域性を持つと予想される。したがって生態系機能の時空間的変動や、その気候変動との関係を広い地理的スケールで解明するためには、生態系機能とその生理生態学的プロセスの環境応答と地域性に関する理解が不可欠である。また過去から現在に至る時間的・地理的な変化を明らかにし、さらに将来の変動を予測するためには、個葉から森林レベルに至る炭素循環プロセス (光合成、植物と土壤の呼吸、フェノロジー、バイオマス蓄積) に対する気候変動の影響を生理生態学的メカニズムに着目して実験的に解明し、モデル化する研究が極めて重要である。さらにこのような生態系機能の現状と変化を衛星観測によつて的確に検出するには、複数の異なる地球観測衛星のデータから生理生態学的プロセスや環境変動のシグナルを普遍的に読み解く新たな解析アルゴリズムの開発が求められる。たとえば筆者らは上述の落葉広葉樹林の林冠木 (ミズナラ) において、個葉・葉群の生理的特性と分光特性、ならびにこれらの対応関係に対する温暖化の影響を明らかにするために、樹冠の一部を開放型温室で囲う模擬温暖化実験を開始した。また、日本の新たな地球観測衛星 (GCOM-C, 2015 年に宇宙航空研究開発機構が打ち上げ予

定)による植生の葉面積指数や光合成生産力推定のために、様々な森林や草原の個葉と葉群の分光・生理生態学的特性に基づいたデータ解析アルゴリズムの開発も進められている。

以上の環境科学における喫緊の課題に関する研究の推進において、生態系と環境の接点である生理生態学的プロセスに着目した学際的かつスケール縦断的な視点が今後も重要な役割を担うだろう。

謝辞

本稿で紹介した筆者らの研究は高山サイトでの共同研究者や研究協力者, Phenological Eyes Network, AsiaFlux, JaLTER 関係者の協力により進められている。特に車戸憲二・宮本保則・大塚俊之(岐阜大学), 小泉博(早稲田大学), 三枝信子・伊藤昭彦(国立環境研究所), 村山昌平・近藤裕昭(産業技術総合研究所), 本岡毅(宇宙航空研究開発機構), 日浦勉・中路達郎(北海道大学), John D. Tenhunen(バイロイト大学)の各氏に感謝したい。筆者らの長期的研究は次の研究助成制度の支援を受けている: 環境省地球環境研究総合推進費(S-1), 岐阜大学 21 世紀 COE プログラム「衛星生態学創生拠点」, 日本学術振興会/日中韓フォーサイト事業, 日本学術振興会・科学研究費補助金(若手 B, 18710006; 基盤研究 B, 22310008), 宇宙航空研究開発機構 GCOM-C RA (#102, 総合的な陸域生態系情報の開発), 環境省環境研究総合推進費(D0909, S-9-3), 日本学術振興会/最先端・次世代研究開発支援プログラム。

引用文献

- AsiaFlux 運営委員会編(2003) 陸域生態系における二酸化炭素等のフラックス観測の実際。
<http://www.cger.nies.go.jp/publications/report/m015/M015.html>
- Bonan, G.B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320: 1444-1449.
- Chapin III, F.S., Matson, R.A. & Mooney, H.A. 2000. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York, pp.436.
- Churkina, G., Scimel, D., Braswell, B.H. & Xiao, X. 2005. Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Global Change Biology* 11:1777-1787
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A., & Schwarz, M.D. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 357-365.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) 2010. Global forest resources assessment 2010. <http://www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/>
- Gamon, J.A., Serrano, L. & Surfus, J.S. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112: 492-501.
- Group on Earth Observations (2008) GEO BON implementation overview. <http://www.earthobservations.org/geobon.shtml>
- Hiura, T. 1998. Shoot dynamics and architecture of saplings in *Fagus crenata* across its geographical range. *Trees* 12:274-280.
- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E.P., Gao, X. & Ferreira, L.G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of*

- Environment* 83: 195-213.
- Ide, R., Nakaji, T. & Oguma, H. 2010. Assessment of canopy photosynthetic capacity and estimation of GPP by using spectral vegetation indices and the light-response function in a larch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 150: 289-298.
- Intergovernmental Panel on Climate Change 2007. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007. (eds.) Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, U.S.A.
- Ito, A., Muraoka, H., Koizumi, H., Saigusa, N., Murayama, S. & 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.
- Ito, A. 2010. Evaluation of the impacts of defoliation by tropical cyclones on a Japanese forest's carbon budget using flux data and a process-based model. *Journal of Geophysical Research* 115, G04013, doi:10.1029/2010/JGR001314
- Kobayashi, H., Suzuki, R. & Kobayashi, S. 2007. Reflectance seasonality and its relation to the canopy leaf area index in an eastern Siberian larch forest: Multi-satellite data and radiative transfer analyses. *Remote Sensing of Environment* 106: 238-252
- 鞠子茂・小泉博 2005. 生態系炭素フラックスの研究と調査法－現状と将来－。日本生態学会誌 55:113-116.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Donnelly, Y., Filella, Y., Jatczak, K., Mage, F., Mestre, A., Nordly, Ø., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S. & Züst, A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.
- Motohka, T., Nasahara, K.N., Oguma, H. & Tsuchida, S. 2010. Applicability of green-red vegetation index for remote sensing of vegetation phenology. *Remote Sensing* 2: 2369-2387.
- Muraoka, H. & 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.
- Muraoka, H., Saigusa, N., Nasahara, K.N., Noda, H., Yoshino, J., Saitoh, T.M., Nagai, S., Murayama, S. & Koizumi H. (2010) Effects of seasonal and interannual variations in leaf photosynthesis and canopy leaf area index on gross primary production of a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Takayama, Japan. *Journal of Plant Research* 123: 563-576.
- Muraoka, H., Ishii, R., Nagai, S., Suzuki, R., Motohka, T., Noda, H.M., Hirota, M., Nasahara, K.N., Oguma, H. & Muramatsu, K. 2012. Linking remote sensing and in situ ecosystem/biodiversity observations by "Satellite Ecology". In: Shin-ichi Nakano et al. (eds.), The biodiversity observation network in the Asia-Pacific region: toward further development of monitoring, Ecological Research Monographs, Springer Japan. DOI 10.1007/978-4-431-54032-8_21
- 中路達郎 2009. 分光測定法：葉群の分光反射と分光植生指数。低温科学 67:497-506
- Nakaji, T., Ide, R., Oguma, H., Saigusa, N. & Fujinuma, Y. 2007. Utility of spectral vegetation index for estimation of gross CO₂ flux under varied sky conditions. *Remote Sensing of Environment*

- 109: 274-284.
- Nagai, S., Nasahara, K.N., Muraoka, H., Akiyama, T. & Tsuchida, S. 2010a. Field experiments to test the use of the normalized difference vegetation index for phenology detection. *Agricultural and Forest Meteorology* 150: 152-160
- Nagai, S., Saigusa, N., Muraoka, H. & Nasahara, K.N. 2010b. What makes the satellite-based EVI-GPP relationship unclear in a deciduous broad-leaved forest? *Ecological Research* 25: 359-365.
- Nagai, S., Saitoh, T.M., Suzuki, R., Nasahara, K.N., Lee, W-K., Son, Y. & Muraoka, H. 2011. The necessity and availability of noise-free daily satellite-observed NDVI during rapid phenological changes in terrestrial ecosystems in East Asia. *Forest Science and Technology* 7: 174-183.
- Nagai, S., Saitoh, T.M., Kobayashi, H., Ishihara, M., Suzuki, R., Motohka, T., Nasahara, K.N. & Muraoka, H. 2012 *In situ* examination of the relationship between various vegetation indices and canopy phenology in an evergreen coniferous forest, Japan. *International Journal of Remote Sensing* 33:6202-6214.
- Nakamura, M., Muller, O., Tayanagi, S., Nakaji, T. & Hiura, T. 2010. Experimental branch warming alters tall tree leaf phenology and acorn production. *Agricultural and Forest Meteorology* 150: 1026-1029.
- 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 年度年次学術講演会発表論文集, pp. 185-186.
- Nishida, K. 2007. Phenological Eyes Network (PEN) - A validation network for remote sensing of the terrestrial ecosystems. *AsiaFlux Newsletter* 21:9-13. (<http://asiaflux.net/newsletter.html>)
- 大塚俊之 2009. 個体から群落スケールの CO₂ ガス交換：森林生態系の純一次生産量の測定手法。低温科学 67:119-127.
- 大塚俊之 2012. 森林生態系の炭素循環：Takayama Forest での 10 年間で分かったことと、分からなかったこと。日本生態学会誌 62: 31-44.
- Ohtsuka, T., Saigusa, N. & Koizumi, H. 2009. On linking multiyear biometric measurements of tree growth with eddy covariance-based net ecosystem production. *Global Change Biology* 15: 1015-1024.
- Polger, C. & Primack, R., 2011. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytologist* 191: 926-941.
- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M. & Hashimoto, H. 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience* 6:547-560
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Murayama, S. & Kondo, H. 2005. Inter-annual variability of carbon budget components in an AsiaFlux forest site estimated by long-term flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology* 134: 4-16.
- 斎藤琢 2009. 個体から群落スケールの CO₂ ガス交換：微気象学的な測定（渦相関法による測定）。低温科学 67:129-136.
- Saitoh, T.M., Tamagawa, I., Muraoka, H., Lee, N.M., Yashiro, Y. & Kozumi, H. 2010. Carbon dioxide exchange in a cool-temperate evergreen coniferous forest over complex topography in Japan during two years with contrasting climates. *Journal of Plant Research* 123: 373-483.
- Saitoh, T.M., Nagai, S., Saigusa, N., Kobayashi, H., Suzuki, R., Nasahara, K.N. & Muraoka, H. 2012.

- Assessing the use of camera-based indices for characterizing canopy phenology in relation to gross primary production in a deciduous broad-leaved and an evergreen coniferous forest in Japan. *Ecological Informatics* doi:10.1016/j.ecoinf2012.05.001.
- Sims, D.A. & Gamon, J.A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81: 337-354.
- Sims, D.A., Luo, H., Hastings, S., Oechel, W.C., Rahman, A.F. & Gamon, J.A. 2006a. Parallel adjustments in vegetation greenness and ecosystem CO₂ exchange in response to drought in a Southern California chaparral ecosystem. *Remote Sensing of Environment* 103: 289-303.
- Sims, D.A., Rahman, A.F., Cordova, V.D., El-Masri, B., Baldocchi, D.D., Flanagan, L.B., Goldstein, A.H., Hollinger, D.Y., Misson, L., Monson, R.K., Oechel, W.C., Schmid, H.P., Wofsy, S.C. & Xu, L. 2006b. On the use of MODIS EVI to assess gross primary productivity of North American ecosystems. *Journal of Geophysical Research* 111 G04015, doi: 10.1029/2006JG000162
- Tateishi, M., Kumagai T., Suyama, Y. & Hiura, T. 2010. Differences in transpiration characteristics of Japanese beech trees, *Fagus crenata*, in Japan. *Tree Physiology* 30:748-760.
- 土田聡・西田顕郎・岩男弘毅・川戸渉・小熊宏之・岩崎晃 2005. Phenological Eyes Network—衛星による地球環境観測のための地上検証ネットワーク。日本リモートセンシング学会誌 25: 282-288.
- Tucker, C.J. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8: 127-150.
- Turner, D.P., Ritts, W.D., Cohen, W.B., Gower, S.T., Zhao, M., Running, S.W., Wofsy, S.C., Urbanski, S., Dunn, A.L. & Munger, J.W. 2003. Scaling gross primary production (GPP) over boreal and deciduous forest landscapes in support of MODIS GPP product validation. *Remote Sensing of Environment* 88: 256-270.
- Turner, D.P., Ritts, W.D., Zhao, M., Kurc, S.A., Dunn, A.L., Wofsy, S.C., Small, E.E. & Running, S.W. 2006. Assessing interannual variation in MODIS-based estimates of gross primary production. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 44: 1899-1907.
- Verhoef, W. 1984. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: The SAIL model. *Remote Sensing of Environment* 16: 125-141.
- Wilson, K., Baldocchi, D.D. & Hanson, P.J. 2001. Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant, Cell and Environment* 24: 571-583.
- Xiao, X., Zhang, Q., Braswell, B., Urbanski, S., Boles, S., Wofsy, S., Moore III, B. & Ojima, D. 2004. Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment* 91: 256-270
- Zarco-Tejada, P.J., Miller J.R., Mohammed, G.H. & Noland, T.L. 2000. Chlorophyll fluorescence effects on apparent reflectance: I. Leaf-level measurements and model simulation. *Remote Sensing of Environment* 74: 582-595.