

日本植物学会企画シンポジウム 植物科学最前線

「植物バイオマスのミクロからマクロの動態： 生態系・生物多様性と気候変動」

オーガナイザー

村岡 裕由

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

廣田 充

筑波大学生命環境系

〒305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1

本特集は、日本植物学会第 76 回大会のシンポジウム「植物バイオマスのミクロからマクロの動態：生態系・生物多様性と気候変動」の内容を総説にして取りまとめたものです。「植物のバイオマス」は様々な場面で耳にする言葉ですが、特に生態学や環境科学の現場で研究対象となる「バイオマス」について、研究の背景や手法、課題について情報交換をするためにシンポジウムのテーマとしました。

植物科学や植物生態学は、植物の生活様式やその進化過程の理解に広く深く迫るだけでなく、生態系の環境応答を解明する生態系生態学の根幹をなす視点を提供しています。我々を取り巻く生態系と気候変動との関係に関する最近の議論では、大気中の温室効果ガス濃度の変動や大気－生態系間の二酸化炭素交換（炭素動態）の問題だけでなく、気候変動下での生態系の機能やサービス、およびそれらの脆弱性の解明・評価・予測の必要性が活発化しています。気候変動下における生態系・生物多様性の機能および脆弱性評価の緊急性は、国際的な観測ネットワークの組織化にも表れています。気候変動に対する生態系の応答の予測、ヒトによる生態系の持続的な利用と保全を実現するためには、生態系の一次生産を担う植物の環境応答や植生の時空間的な動態機構、そして生態系と気象環境との動的関係に関する再認識と新たな理解が求められます。なかでも、一次生産の指標でもあり様々な面での利用が期待される植物バイオマスの動態の理解をすることの重要性はますます高くなっています。

本シンポジウムでは、葉での光合成生産から植物個体の成長やフェノロジー、草原や森林生態系の物質生産と炭素動態に至るまでの多様なスケールでの時間的・機能的動態に関する最新の知見を共有しながら植物バイオマスのミクロからマクロの動態を捉えることにより、今後の植物科学や植物生態学が環境科学において果たす役割について考えてみることを目的としました。この総説集とシンポジウムでの意見交換が、植物科学と生態学、環境科学の新たな展開に結びつくことを願っています。

草原における群集レベルの生態系機能と生物多様性の関係

廣田 充¹・唐 艷鴻²

1. 筑波大学生命環境系

〒305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1

2. (独) 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

〒305-8506 茨城県小野川 16-2

Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in grasslands

Key words: biodiversity, ecosystem respiration at community level, grasslands, photosynthesis at community level, structure of herbaceous stands

Mitsuru Hirota¹, Yanhong Tang²

1. Faculty of Life and Environment Sciences, University of Tsukuba

1-1-1 Tennoudai, Tsukuba, Ibaraki 305-8577, Japan

2. Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies,

National Institute for Environmental Studies

16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

1. はじめに

今回のシンポジウムで扱うバイオマスとは生物量（の乾燥重量）を指し、植物科学の様々な研究において用いられている。それは、一般的にバイオマスが鉢や乾燥機等のどこにでもある普通の機器で測定出来るうえに、特に生物のサイズが小さい草本等の場合は、誰でも高い精度で行うことが可能であるからだ。しかしながら、我々が直接目にすることが出来ない土壤中にもバイオマスが存在し、全バイオマスを正しく評価することは容易ではない。さらに、バイオマスの変化量を高い精度で把握することは難しい。本稿では、バイオマスを重要な指標として扱うことが多い生物多様性－生態系機能に関する研究にフォーカスをあてて、筆者らがチベット草原で行っている研究を中心に現在の研究動向と今後の課題について紹介していく。

2. 生物多様性と生態系機能

生物多様性は、遺伝子レベル、種レベル、そして生態系レベルごとの変異を含む生命にあらわれるあらゆる多様性を指す語である（生物多様性に関する条約、1992）。今日の世界規模での生物多様性の損失に加え、2010年に名古屋で行われた生物多様性条約の締結国間会議（COP10）によって、日本国内でも「生物多様性」という語は市民権を獲得しつつある。一方、生態系機能は、生態系内の生物と周辺環境との相互作用の結果として生態系が有する働きを指す。生態系機能には、生態系の二酸化炭素（CO₂）固定、有機

物の無機化等の個々のプロセスによるものから、それらをまとめた生態系全体の生産性や安定性といったものまで様々なものまで含む。

今日の様々な生態系機能は生物多様性によって維持されると考えられており、生物多様性と生態系機能の間には密接な関係があるとされている。したがって、生物多様性と生態系機能の関係に注目が集まるようになり、これらに関する実験的および理論的検証が1990年代から盛んに行われるようになってきた (Loreau et al. 2002b, 三木 2008)。特に、北米と欧州で行われている草原における大規模野外操作実験 (Biodiversity I & II; Tilman et al. 1996, 1997, & Naeem et al. 2000, BIODEPTH; Hector et al. 1999, Loreau et al. 2001) により、草原生態系においては生物多様性（種数）の増加とともに純一次生産が大きくなることや (Tilman et al. 2002; Hooper & Dukes 2004) や、生態系の安定性が増す (Loreau et al. 2002a, Tilman et al. 2006) など、生物多様性と生態系機能には何らかの正の関係がみられるという報告が相次いでいる (図1)。

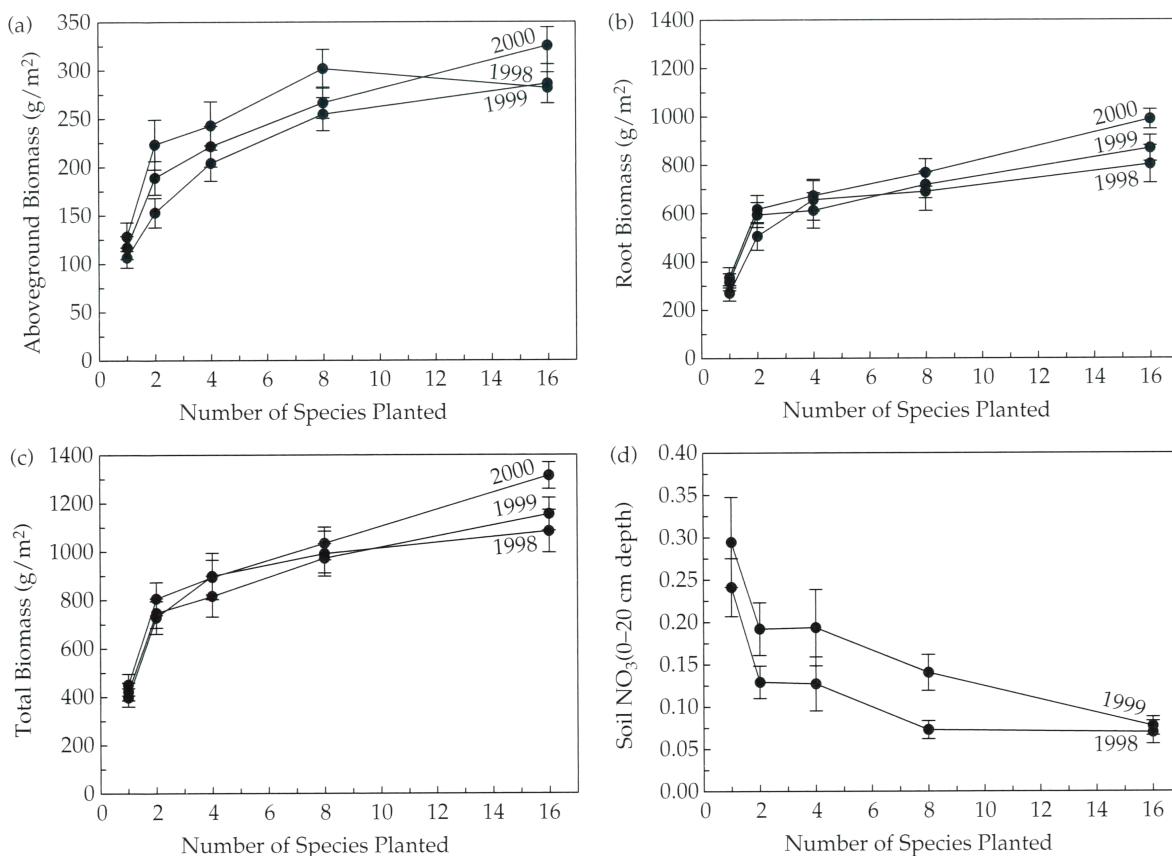


図1. 北米草原での大規模野外操作実験 (Diversity I&II) によって明らかになった播種した種数と植物バイオマス (地上部バイオマス (a), 地下部バイオマス (b), 全バイオマス (c)), および土壤表層の硝酸イオン濃度の関係。1998年から2000年までのデータを年ごとに表記してある (Tilman et al. 2002を一部改変。本図は Oxford University Press の転載許可を得た。 (c) Oxford University Press USA, All rights reserved.)。

一方、そのような実験条件下ではなく自然条件下的草原においては、そういう関係がみられないという報告もあり (Jiang et al. 2009), 今後も生物多様性と生態系機能の関係に関する研究が必要である。これらの関係を検証するうえで、生物多様性とともに生態系機能の定量化が重要であるが、その評価方法について検討されることは少なく、植物が関与する生態系機能の評価方法として、植物バイオマスが用いられることが多い。前述したように、バイオマスを指標とすることには多くのメリットがある半面、注意すべき点もある。生態系機能として用いられることが多い生態系機能としての純一次生産 (Net Primary Production, 以下 NPP) を例に、その注意すべき点を挙げていく。

3. 生態系機能としての純一次生産

NPP は生態系における食物（生食）連鎖の出発点で、植物が関与する重要な生態系機能の一つといえる。NPP は植物の一定期間（通常は 1 年単位）の純成長量（炭素固定量）(g d.w. (あるいは C 換算) $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$) であり、以下の式で表せられる。

$$\begin{aligned} \text{NPP} &= \text{植物による総光合成量} - \text{植物自身の呼吸量} \\ &= \text{植物の成長量} + \text{被食量} + \text{枯死脱落 (リター) 量} \end{aligned}$$

一段目の式における総光合成量と植物自身の呼吸量は、一定期間の CO_2 の動き（フラックス）として捉えることができ、2 段目の式における成長量、被食量、リター量は、バイオマスとして捉えることができる。いずれも式で表記するのは簡単だが、実際に NPP を定量化するのは容易ではない。それは見えない地下部部分の成長量が分からぬことに加えて、被食量や枯死脱落量を正しく評価することが困難であるからだ。特に草本群集を扱う場合は、これらの評価が難しい。さらに、本来であれば地上部のみならず地下部バイオマスも評価すべきであるが、実際に定量化するのは困難であり、地上部バイオマスのみを測定し NPP を推定することも多い。さらに、NPP 推定にはいくつかの方法があり、用いる方法によって NPP が大きく異なる問題点も指摘されている (Scurlock et al. 2002; 表 1)。したがって、植物バイオマスを生態系機能の指標とする場合は、どのような手法で、どの期間の、何を測定したか明確にするとともに、他の文献と NPP を比較する際には、値だけではなくそれぞれの測定手法も検証することが重要である。

ここで前述の式を見直してみると、NPP は各バイオマスの変化量ではなく、 CO_2 フラックスからも推定可能であることがわかる。さらに、植物による総光合成量や呼吸量そのものも、それぞれが重要な生態系機能の一つといえるので、筆者らは、多くの問題があるバイオマスを指標とするのではなく、群集レベルの光合成量や呼吸量を実測し、これらを生態系機能の指標とすることで、生物多様性と生態系機能の関係を再検証する研究を行った。

表 1. 草原における NPP (Net Primary Production) 推定に用いられる 6 つの主な方法 (Scurlock et al. 2002 を一部改変)。

No.	算出方法	主な仮定	特徴
1	NPP = 地上部生バイオマス (生きている部分のみ) の最大値	・枯死部および地下部成長量は無視 (枯死部は前年のものと仮定)。 ・地上部/地下部の比から BNPP を推定。	・一年生農作物の NPP 推定 : ◎ ・多年生植物の NPP 推定 : △ ・地下部の回転率が高い植物の NPP 推定には不向き
2	NPP = 地上部生バイオマス + 枯死部分	・枯死部は当年分として考慮 ・地下部成長量は無視 (地上部/地下部の比から推定)	・No.1 と同様の特徴 ・枯死部分を考慮している分、高い精度での NPP 推定が可能
3	NPP = 地上部最大バイオマス - 地上部最小バイオマス	・前年の成長量 (最小バイオマス) を差し引くこと以外は、No.1 と同じ仮定。	・最小バイオマス (前年の成長量) を差し引いている分、高い精度での NPP 推定が可能。
4	NPP = 地上部生バイオマスの増加分積算	・測定期間中バイオマスは純増加し、純減少はない。 ・地下部成長量については、測定するかあるいは No.1, 2 と同じ推定。	・一定期間ごとの (純) 成長を考えているが、同時に起こりうる減少は考慮しない。 ・短期 (数か月) 間に起こりうる NPP の変化を記述できる。
5	NPP = 地上部生バイオマスの増加分積算 + 枯死バイオマス積算 + リター積算	・No.4 と同じ仮定。 ・枯死バイオマスとリターの変化量についても成長分として考慮する。	・枯死バイオマスやリターの評価が難しいが、No.2 と同様に、高い精度の NPP 推定が可能。
6	NPP = 地上部生バイオマスの増加分積算 + 枯死バイオマス積算 + 同時に進行する分解 (される) 量の積算	・NO.5 に加えて分解 (される) 量を考慮。 ・被食や根からの浸出物 (exudation) によるバイオマス減少は考慮しない。 ・地下部については、他 5 つの方法と同じように扱う。	・NPP を推定するうえで最も精度の高い方法。 ・実際の分解量を推定するのは難しい。 ・多くの測定項目があり、実際にこの方法で測定した例は少ない。

4. 生態系機能としての群集レベルの CO₂ フラックスと生物多様性の関係

群集レベルの種多様性 (種数) とそれに対応する CO₂ フラックス (総光合成量と生態系呼吸量) の関係を調べるために、青海・チベット高原の alpine meadow 草原を対象として研究を行った。当該生態系は、炭素吸収機能および炭素蓄積量が非常に高い生態系として注目されているが (Kato & Tang 2008), そればかりではなく種レベルの多様性が非常に高い草原生態系としても注目されている (Chen et al. 2007)。さらに、当該生態系の群落の高さが低いために (平均 30cm 程度), 様々な実験や観測が行い易いというメリットもある。

筆者らは 2005 年 7 月に当該生態系において、自作した多点 (4 点) での同時測定が可能な自動開閉式チャンバーシステムを用いて調査を行った (図 2)。

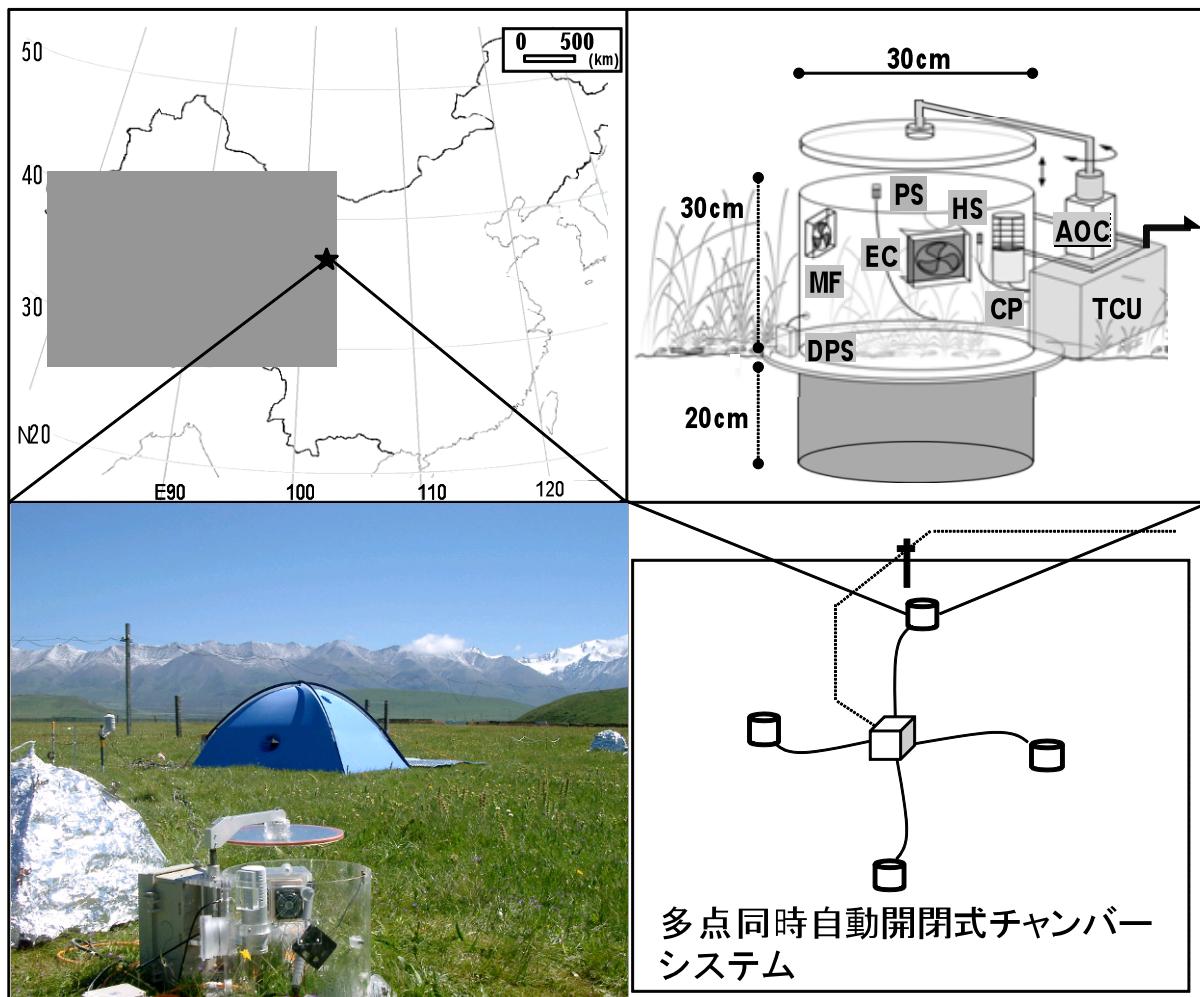


図2. 調査地（青海・チベット高原のalpine meadow草原）および実験に用いた自動開閉式チャンバーシステムの概要 (Hirota et al. 2010を一部改変)。4つのチャンバーからなり、各チャンバー内に、CO₂プローブ (CP), 温湿度センサー (HS), 光量子センサー (PS), 差圧センサー (DPS), マイクロファン (MF), 電子クーラー (EC), 自動開閉システム (AOC), および温度調整ユニット (TCU) が装備してある。システム中央部（写真中央のテント）に、バッテリー、ポンプ、およびデータロガーを設置した。写真左に見えるのは、アルミホイルを使って作成した覆いで、日中の生態系呼吸を観測するために用いた。

本研究用の調査地 (30m × 40m) 内に、14の観測地点をランダムに設置し、各地点での群集レベルの総光合成 (Gross Primary Production, 以下 GPP) と生態系呼吸 (Ecosystem Respiration, 以下 ER) を7月から8月にかけて測定した。全14地点を測定するために、4つのチャンバーの設置と回収を手動で行いながら、全14地点の測定を行った。約1ヶ月後に全14地点の植物を全て採取し、地上部分については種ごとに分けた後に、乾燥させ秤量した。地下部分については、土壤深度 0cm–10cm と 10cm–20cm の2層に分けて採取し、流水で丁寧に洗い土を取り除いて根のみにした後に、乾燥させ秤量した。

測定した14地点は最も離れているものでも20mと近距離に存在し、微地形や物理的

環境にはほとんど違いがみられなかった。それにも関わらず、GPP と ER の不均一性は非常に高いことが明らかになった。同様に、植物バイオマスも種組成も地点ごとに大きく異なることが明らかとなった。チャンバーごとの生物多様性(種数)と生態系機能(GPP と ER) の関係を示したのが図 3 である。

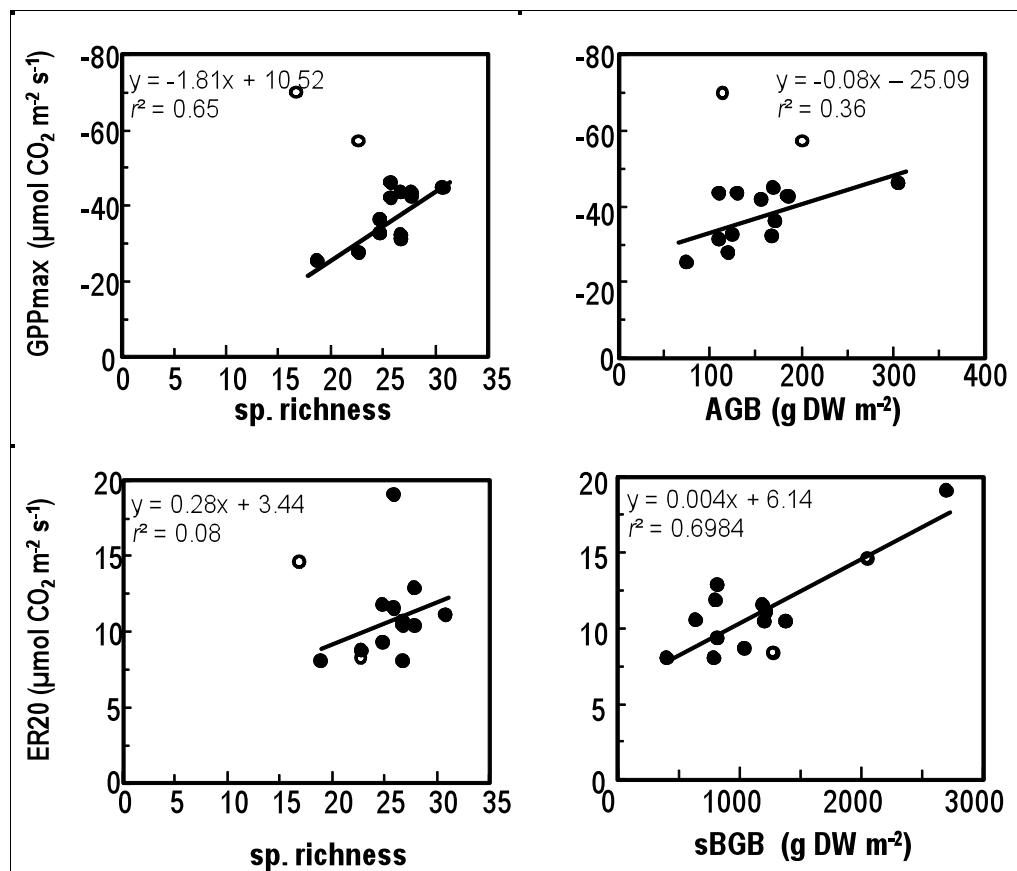


図 3 チャンバー内の出現種数や植物バイオマスと群集レベルの CO_2 フラックスの関係 (Hirota et al. 2010 を一部改変)。2つの群集レベルの CO_2 フラックスについて、14 地点間での比較が可能なように、それぞれ標準化した値を用いた (GPPmax:光一光合成曲線を描いたときの最大値、ER20: 気温が 20°C として計算した値)。白抜きの 2 つは、この草原生態系の優占種であるカヤツリグサ科とイネ科の優占度が 70%以上を超えた地点で、全体と異なる傾向がみられたので、相関関係式推定は、この 2 地点のデータを除いた 12 点で行った。AGB:地上部バイオマス、sBGB:土壤表層(0cm-10cm)の植物地下部バイオマス。

興味深いことに、群落レベルの総光合成に関しては、植物バイオマスより種数との相関が高く、種数が多いほど GPP が大きくなる傾向が見られた (図 3)。一方で、群落レベルの生態系呼吸に関しては、種数よりもむしろ植物バイオマスとの相関が高いことが明らかになった (図 3)。また、植物バイオマスと種数の関係については、正の相関がみられたものの、GPP と種数の関係よりも弱い相関関係がみられることが分かった。これらの結果は、生物多様性と生態系機能の間には常に同じ関係があるのではなく、ターゲ

ットとする生態系機能によって、両者の関係は異なる可能性が高いことを示唆している。本研究では生態系機能によってなぜそのように異なるのか、その理由を明らかにすることは出来なかつたが、それぞれの生態系機能に関与する生物と主なプロセス、およびそのプロセスに影響を与える物理環境の違いが主因の一つと考えられる。GPP の場合、関与する生物は植物で、主なプロセスは光合成、そして重要な物理環境として光環境が挙げられる。植物バイオマスが多い場合、光をめぐる競争が激しくなり、限られた光を効率良く利用することによって、群集としての光合成、すなわち GPP が大きくすることが可能となる。光を効率良く利用する植生構造が、一種あるいは数種からなる群集よりも、多くの種からなる群集によって実現しやすいと仮定すると、図 3 のような結果となることは理解できるであろう。このような解釈は、ニッチ相補性効果 (niche complementary effect) として理論的にも示されている (Loreau 1998)。一方で、生態系呼吸の場合は、関与する生物は植物と従属栄養生物で、主なプロセスは呼吸、物理環境としては温度や水分条件が挙げられる。本研究では物理条件に違いがみられなかつたことを考慮すると、呼吸に関しては種やあるいは生物ごとの特異性はほとんどないということかもしれない。注目する生態系機能により生物多様性との関係が異なる理由を解明するには、このように関わる生物（群）、主要なプロセス、さらにそれらに影響を与える物理的環境に着目した更なる研究が必要であると思われる。

5. 生態系機能としての CO₂ フラックスを用いる研究の今後の課題

筆者らが青海・チベット高原で行った研究によって、GPP や ER 等の群集レベルの CO₂ フラックスは、正しく評価することが可能な生態系機能であることが分かった。かつては、このような群集レベルの CO₂ フラックスの評価は容易では無かつたものの、近年の測器等の進歩によって、今では比較的簡単になってきている。前述したように、植物が関わる生態系機能の代表とも言える NPP を高い精度で推定することが依然困難であることを考慮すると、チャンバー等を用いて定量化した CO₂ フラックスから生態系機能を推定し、生物多様性との関係を検証する方が現実的かもしれない。ただし、その際には、短期間ではなく測定期間を出来るだけ長くして長期間の CO₂ フラックス（出来ればその積算値）を生態系機能として評価した方が良いだろう。それは、CO₂ フラックスが比較的短時間で変化すると同時に、今日の測定機器ではそれらが測定出来てしまうからである（数秒～数分、廣田ら未発表）。したがって、短期間の CO₂ フラックス場合は、生物多様性との関係を検証し難くなる可能性が高い。一方で、CO₂ フラックスの短期間での変動特性は、物質循環の安定性という新たな生態系機能の評価に生かせる可能性もある。

生態系機能として CO₂ フラックスを用いることで、これまでの植物バイオマスによる評価では出来なかつた新たな生物多様性－生態系機能研究を切り開く可能性は大いにあるだろう。近年の測定技術や測器の進歩によって、この分野にも CO₂ フラックスを指標とした研究が増加することも予想される。しかしながら、CO₂ フラックスでの評価には長所ばかりでなく短所もある。村岡（2003）も個葉の光合成測に関する総説で注意を

促しているのと同様に、群集レベルの CO₂ フラックスも簡便に得られる値だからこそ、「何を、何のために、どのスケールで測るのか。測ったデータはどのように利用するのか」ということを、十分に考えながら研究を進めていくことが重要であろう。

謝辞

本稿で紹介した筆者らの研究は、次の研究経費による支援を受けて行った。環境省地球環境研究総合推進費 (S-1 : 課題番号 0406BA141), 環境省地球一括計上 (課題番号 0509BB829), 日本学術振興会・科学研究費補助金 (若手 B, 課題番号 18710017)。

引用文献

- Chen, J., Yamamura, Y., Hori, Y., Shiyomi, M., Yasuda, T., Zhou, H., Li, Y. & Tang, Y. 2007. Small-scale species richness and its spatial variation in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Research* 23:657–663.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, C., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E-D., Siamantziouras, A.-S. D., Spehn E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hirota, M., Zhang, P., Gu, S., Shen, H., Kuriyama, T., Li, Y. & Tang, Y. 2010. Small-scale variation in ecosystem CO₂ flux in an alpine meadow depends on plant biomass and species richness. *Journal of Plant Research* 123: 531-541.
- Hooper, D.U. & Dukes, J. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7: 95-105.
- Jiang, L., Wan, S. & Li, L. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *Journal of Ecology* 97: 603-608.
- Kato, T. & Tang, Y. 2008. Spatial variability and major controlling factors of CO₂ sink strength in Asian terrestrial ecosystems: evidence from eddy covariance data. *Global Change Biology* 14: 2333–2348.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 5632-5636.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., TilmanD. & Wardle D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. 2002b. Biodiversity and ecosystem functioning, Oxford University Press, New York. www.oup.com<<http://www.oup.com/>>

- Loreau, M., downing, M., Emmerson, M., Gonzalez, A., Hughes, J., Inchausti, P., Joshi, J., Norberg, J. & Sala, O. 2002a. A new look at the relationship between diversity and stability. In: *Biodiversity and ecosystem functioning*, Loreau, M, Naeem, S. & Inchausti, P. (eds.) pp. 21-36. Oxford University Press, New York.
- 三木健 2008. 群集－環境間のフィードバック－生物多様性と生態系機能のつながりを再考する. 大串隆之, 近藤倫生, 仲岡雅裕 (編) 生態系と群集をむすぶ シリーズ群集生態学 4 . pp.115-145. 京都大学学術出版会. 京都.
- 村岡裕由 2003. 光合成機能の評価 1 CO₂ガス交換. 種生物学会 (編) 光と水と植物のかたち. pp.229-243. 文一総合出版. 東京.
- Naeem, S., Knops, J. Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T. & Gale, S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108.
- Scurlock, J. M. O., Johnson, K. & Olson, R.J. 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biol.* 8: 736–753.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 371: 718-720.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In: *Biodiversity and ecosystem functioning*, Loreau, M, Naeem, S. & Inchausti, P. (eds.) pp. 21-36. Oxford University Press, New York.

森林の生態系機能を予測する —植物機能形質とその多様性から—

黒川 紘子¹・饗庭 正寛¹・小野田雄介²

1. 東北大学大学院生命科学研究科

〒980-8578 仙台市青葉区荒巻字青葉6-3

2. 京都大学大学院農学研究科

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Trait-based approaches for predicting forest ecosystem function under environmental changes

Key words: disturbance; ecosystem functions; functional diversity; plant functional traits; stability

Hiroko Kurokawa¹, Masahiro Aiba¹, Yusuke Onoda²

1. Graduate School of Life Sciences, Tohoku University

6-3, Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai 980-8578, Japan

2. Graduate School of Agriculture, Kyoto University

Oiwake-cho, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto, 606-8502, Japan

1. はじめに

陸上面積の約 30%を占める森林は、炭素固定による一次生産や物質循環といった生態系機能により、木材生産や気候の制御、土壌保持や水源涵養、林産物の供給や有益な生物の住処など、人間社会が利用・享受するさまざまな「生態系サービス」を我々に提供している。気候変動の主要因である大気中の二酸化炭素が人間活動により増大し続ける中、二酸化炭素の吸収源として機能している陸上生態系が全球的な気候変動の制御に果たす役割は大きい (IPCC 第4次報告書 Fischlin et al. 2007)。なかでも森林は、陸上生態系が固定する炭素の大部分を占めており (Bolin & Sukumar 2000, Hassan et al. 2005)，気候変動下における森林とその生態系機能の維持は、森林からの生態系サービスを持続的に利用していく上でもますます重要となるだろう。

森林の生態系機能は、環境変動や土地利用などの搅乱に直接的に影響されるだけでなく、それらによって引き起こされる森林群集の多様性の変化にも影響される。ごく最近、生物多様性の損失が一次生産などの生態系機能に与える影響は、温暖化や窒素降下、大気中二酸化炭素濃度の変化などの環境変動による影響に匹敵する可能性が指摘された (Hooper et al. 2012)。環境への応答は種によってさまざまなものため、このような生物群集の変化を介した間接的な効果は、生態系機能における環境変動の影響を予測する際の不確実性のおもな要因となっている (Diaz et al. 2007)。特に、森林の生態系機能における樹木多様性の重要性に関しては未解決の部分が多い。従って、環境変動や搅乱に対する森林の生態系機能の変化を正確に予測するためには、生物多様性が森林の生態系機能に果たす役割の解明が欠かせない。

本総説では、まず、生物多様性と生態系機能の関係に関する今までの研究を簡単に紹介する。その後、生物多様性の変化が森林の生態系機能に与える影響を評価・予測するために私たちが進めている樹木群集の機能形質やその多様性に着目した研究を紹介する。さらに、気候変動やそれに伴う予測不確実な搅乱に対し、多様性がどのように生態系機能の安定性を担保しうるかについて考えてみたい。

2. 生物多様性と生態系機能

近年の人間活動や環境変動により、全球的な生物多様性の損失は前例のないスピードで進んでいくとされる (Millennium Ecosystem Assessment 2005)。その帰結に対する危機感の高まりとともに、生物多様性と生態系機能の関係を解明するための研究が 1990 年代以降精力的に行われてきた (Loreau et al. 2002, Balvanera et al. 2006)。特に操作実験や理論研究が先行しており、草地における操作実験では、共存する植物の種数が増えると、陸上生態系の一次生産性(単位時間あたりの植物バイオマスの増分)や物質循環速度が増加することが明らかにされた (Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, 2002)。このような研究の蓄積により、一般には多様性と生態系機能の間には正の関係があるが、生態系機能は多様性の増加とともに飽和するということがわかつってきた (Balvanera et al. 2006, Cardinale et al. 2012, 図 1)。

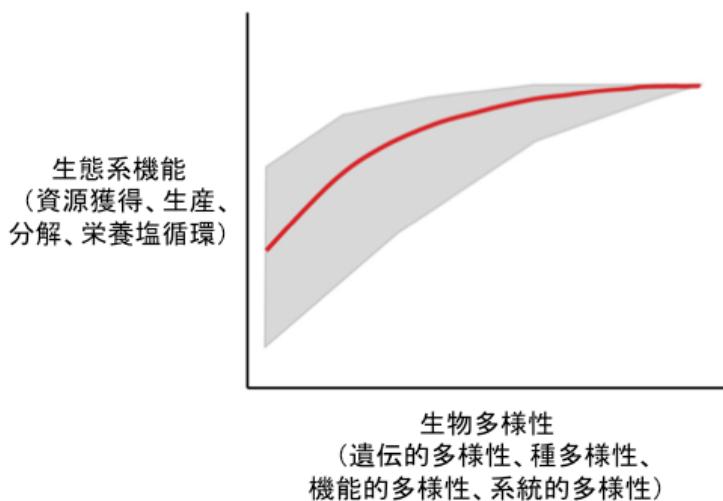


図 1. 一般的な生物多様性と生態系機能の量や速度との関係。赤い線は多様性の変異に沿った生態系機能の平均的な変化を示している。灰色の部分は 95% 信頼区間。Cardinale et al. (2012) を改変。

生物多様性が生態系機能に正の効果をもたらすメカニズムとして、主に 2 つの説明が考えられている。一つはニッチ分割が関わる「相補性効果」で、もう一つは、サンプリング効果や競争排除が関わる「選択効果」である。「相補性効果」は、群集の種多様性が高いほど資源利用特性の異なるさまざまな種が含まれるため、資源の相補的な利用(ニッチ分割)により群集全体の資源利用効率が向上し、生産性が大きくなることを指す (Tilman et al. 1997, Loreau 1998)。「選択効果」は、群集の種多様性が高いほど、生産的な種を含む可能性が高くなり(サンプリング効果)、その種が群集内での競争に勝つことによって(競争排除)、群集の生産性が高くなるというものである (Loreau & Hector 2001)。しかし、多様性がある程度大きくなると、同じような生活史特性や生態系への影響をもつ種が多くなり(機能的冗長性)、それ以上多様性が増加しても生産性はあまり増加しない(図 1)。このことは、逆に、ある程度の多様性の減少までは生態系機能は大きく減らないが、多様性の損失が大きくなると生態系機能は急速に失われる可能性を示唆している。

また、生物多様性が高いほど、生態系機能が時間的に安定することを示唆する研究も増えつつある。例えば、草地実験における8年間のモニタリングデータでは、降水量変動下における生産性の時間的安定性と植物の種数との間に正の相関が示されている (Isbell et al. 2009)。また、同じく草本群集において、極端に乾燥した年の植物バイオマスの変動量は種多様性が高いほど小さいことが示されている (Tilman & Downing 1994)。このように多様性が生態系機能の安定化に寄与するメカニズムとして、主に「ポートフォリオ効果（統計的平均化効果）」と「負の共分散効果」が挙げられる (Doak et al. 1998, Tilman et al. 1998, Yachi & Loreau 1999, Cottingham et al. 2001)。「ポートフォリオ効果」とは、種ごとの個体数変動がランダムなとき、多様な種を含む群集ほど群集全体の生態系機能の変動は小さくなるという効果である。一方、「負の共分散効果」によると、種間で競争や環境応答の違いがある場合、環境変動や搅乱に対する種間の個体数変動が補償的になり、やはり群集全体の生態系機能が安定化する。

これらのメカニズムをふまえると、種多様性よりも構成種の機能形質やその多様性（機能的多様性）の方がより直接的に生態系機能やその安定性に影響することが予測される (Hooper et al. 2005, Diaz et al. 2007, Petchey et al. 2004, Weigelt et al. 2008)。機能形質とは、環境との相互作用に影響する生物の形質のことである (Lavorel & Garnier 2002)。例えば、貧栄養な土壤に適応している植物種は葉の窒素濃度が低く LMA (leaf mass per area; 単位面積あたりの葉重量) が高い傾向にある (Niinemets 2001; Ordóñez et al. 2009)。葉の窒素濃度と LMA は光合成速度に影響するため (Wright et al. 2004)，これらの形質の変異は種や個体の成長速度を介して生態系全体の生産性に影響する可能性がある。一方、落葉の分解速度に影響する葉のリグニン濃度や LMA は生態系の物質循環速度との関わりが深いと考えられる (Kurokawa & Nakashizuka 2008, Cornwell et al. 2008)。生態系機能の変異やその安定性において、種多様性、機能的多様性、優占種の機能形質などの相対的重要性を比較した研究はまだ少ないが、草地における研究では、群集の一次生産性や落葉分解速度の変異において、種多様性よりも機能的多様性や優占種の機能形質の貢献度が大きいことが示されている (Petchey et al. 2004, Mokany et al. 2008)。また、一次生産性の空間的なばらつきを抑える効果は、種多様性より機能的多様性の方が高いことも知られている (Weigelt et al. 2008)。

3. 森林の生態系機能を予測する試み

ここからは、生態系機能の中でも、陸上生態系の潜在的な炭素貯留量に重要な役割を果たす森林の生産性（バイオマス）に着目したい。森林の生産性は樹木群集の多様性から予測できるだろうか？また、樹木群集の多様性が高ければ、環境変動や搅乱に対して森林の生産性は安定的に保たれるだろうか？上記のように、主に草地における操作実験や理論研究は、生物多様性が生態系機能やその安定性に正の影響を与えること、その影響はある程度の多様性で飽和することなどを示してきた。しかし、自然生態系、特に森林生態系では、生物多様性と生態系機能の間に異なる関係がみられる可能性がある。その理由の一つに、時空間スケールの違いが挙げられる。例えば草地実験系では、せいぜい数メートル四方の小さい空間スケールに成立した草本群集を用い、実験期間も比較的短い。一方、自然の森林生態系は対象となる空間スケールも大きく、構成種の世代時間が長いため安定した群集は数百年たっている場合がある。時空間スケールが大きくなると、群集内の時空間的な環境異質性が大きくなるため、種が利用できるニッチも増加する。そのため、より多くの種が存在しても生態系機能は飽和

しにくいと考えられる。つまり、時空間スケールの違いによって、生物多様性と生態系機能の関係性は異なる可能性が高い。実際、時間スケールや空間的異質性の増加に伴い、生態系機能における種多様性の効果はより強くなることが実験的に示されている (Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2007, Cardinale 2011)。

もう一つの理由として、これまでの多くの操作実験や理論研究が多様性変化の背景にある要因を考慮しておらず、ランダムな群集構成変化を仮定していることが挙げられる。実際の野外群集はランダムな種の集まりではなく、気温や降水量、土壤の肥沃度、遷移傾度などの環境要因と種の機能形質との関係でその構成が決まっていると考えられる (Cornwell & Ackerly 2010, Katabuchi et al. 2012)。このような環境要因は生産性などにも直接影響するため、自然生態系における多様性と生態系機能の関係は多様性の勾配が生じた要因にも依存する可能性が高い (Jiang et al. 2009, Paquette & Messier 2011)。また、環境変動や搅乱が起きた場合、群集から種が消失もしくは減少する順序はランダムではなく、環境変動や搅乱に対する種の応答の違いに左右される (Larsen et al. 2005, Zavaleta et al. 2009)。つまり、多様性と生態系機能の関係は、環境変動や搅乱のタイプやそれに依存する種の消失／減少順序によって異なり、種の応答は機能形質によって予測できる可能性がある (Larsen et al. 2005)。従って、環境変動や人為搅乱が多様性を介して森林の生態系機能に与える影響を予測するには、環境要因を考慮して多様性と生態系機能の関係を明らかにするのに加え、特定の環境変動や搅乱に対する群集構成の変化を機能形質に基づいて明らかにする必要があるだろう (図 2)。

これらのこと考慮して、現在私たちが日本を含む東アジアの森林を対象に進めている研究を紹介したい。この研究の目的の一つは、森林の生態系機能における多様性の影響を定量的に評価し、環境変動や人為搅乱による生態系機能の変化を予測することである (図 2)。このため、調査対象地域における森林調査プロットを洗い出し、森林動態データベースの構築や出現樹木種の機能形質データベースの構築を行っている。日本国内では、主に環境省のモニタリングサイト 1000 の調査プロットを対象とし、そこに出現する樹種の約 9 割にあたる 300 種のサンプリングが終了しつつある (図 3)。機能形質としては、材密度や個葉面積、LMA、葉の強度や窒素濃度、二次代謝産物濃度などを測定している。材密度は森林のバイオマスを決める重要な形質とされており (Chave et al. 2009)，また、冷温帯から北方林では、地上部の一次生産は LAI (leaf area index; 単位土地面積あたりの葉群面積) と葉の窒素濃度から推定できることが示されている (Reich 2012)。他にも、図鑑から根の直径や花の形、色、開花期など、生産性以外の森林の生態系機能やサービスに関わりうる情報の抽出も行っている。

このようなデータを用い、まず、現在の森林の群集構成（種多様性、機能的多様性、優占種の機能形質など）と生産性などの生態系機能との関係を明らかにしたいと考えている (図 2, 矢印 a)。樹木多様性が森林の生態系機能、特に地上部バイオマスや生産性に与える影響についての研究は増えつつあるが、その多くが植林地などで種数（多くても 10 種程度）を操作した実験 (Potvin & Gotelli 2008, Ruiz-Jaen & Potvin 2010) や、シミュレーションによる研究 (Bunker et al. 2005, Morin et al. 2011) である。これらの研究は、草地実験で得られてきた結果同様、全体として樹木多様性は地上部バイオマスや生産性に正の効果を持つことを示しているが (Nadrowski et al. 2010, Zhang et al. 2012)，混植する種によってその効果は異なる場合がある (Firm et al. 2007, Cavard et al. 2010)。また、自然生態系で行われた数少ない研究では、生産性に対する多様性の効果は条件によって異なり、必ずしも正ではなかった (Vilà et al. 2003, 2007)。これらの研究のいくつかは、気候や土壤肥沃度といった、生産性と種数の両方に強

く影響する要因をコントロールしておらず、また多様性のなかでも種数にしか着目していない。しかし、自然生態系を対象とした研究のうち、北米大陸の温帯林から北方林に散らばる 12,000 の既存の森林プロットと既存の機能形質データを用いて行われた研究では、気候や環境要因を考慮した上で、多様性が森林の生産性に正の影響を与えることが示された (Paquette & Messier 2011)。なかでも、植物にとって比較的の環境の厳しい北方林では群集の機能的多様性 (材密度、最大樹高、種子重を用いて計算された値) が重要であり、温帯林では優占種の機能形質が重要であることが示唆された。今後、このような研究がもっと必要になるだろう。現在私たちが研究を行っているモニタリングサイト 1000 の調査プロットも、亜熱帯林から亜寒帶林まで広範なタイプの森林を含んでおり、気温をはじめとした環境傾度を考慮した上で、生物多様性と生産性との関係を解析できると考えている。

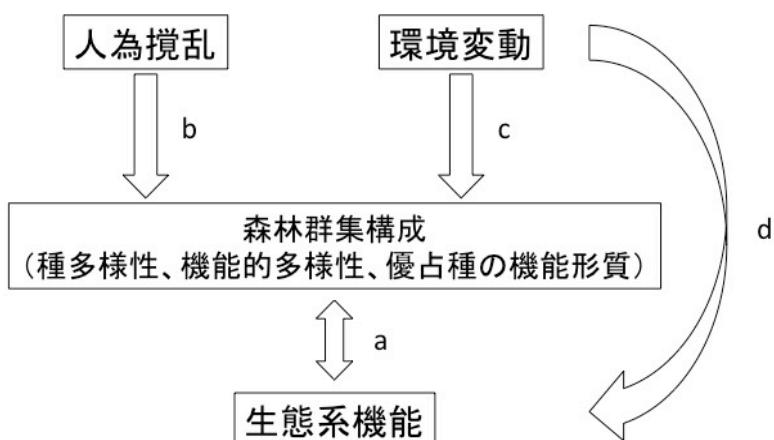


図 2. 環境変動下における森林生態系機能の変化を予測するフレームワーク。森林の生態系機能として生産性に着目した場合、森林群集構成と生産性との関係を生産性に影響を与える樹木の機能形質 (効果形質) に基づき明らかにする (矢印 a)。このとき、生産性や栄養塩循環などの生態系機能は森林群集構成にも影響を与える。人為擾乱 (矢印 b) や環境変動 (矢印 c) は森林の群集構成を変化させることで間接的に生態系機能を変化させる。このとき、森林群集構成の変化は人為擾乱や環境変動の種類と構成種の応答との関係によって異なる。その変化は、構成種の応答に関わる形質 (応答形質) から予測できる可能性がある。環境変動は生態系機能に直接的にも影響を及ぼす (矢印 d)。環境変動と人為擾乱が同時に起こる場合、生態系機能の変化におけるそれらの影響を正確に予測するには、矢印 b, c, d の相対的重要性を明らかにする必要があるだろう。

次に、ある特定の環境変動や擾乱に対する群集構成変化を明らかにする予定である (図 2、矢印 b, c)。環境変動や擾乱の種類によって、種多様性や機能的多様性の変化はさまざまになると考えられる (Mayfield et al. 2010)。この際、どのような機能形質をもつ種がある特定の擾乱に対して脆弱か、どのような機能形質をもつ種が擾乱後に移入もしくは個体数を増やすか、などを解明することで、環境変動や擾乱に対する将来の群集構成変化を機能形質から予測できる可能性がある。この時、群集構成種の応答形質 (response trait) と効果形質 (effect trait) の関係に注意する必要があるだろう。応答形質とは環境変動や擾乱への種の応答、つまり群集構成に関わる機能形質のこと、効果形質とは生態系機能に影響する機能形質のことである (Lavorel, & Garnier 2002, Suding et al. 2008)。応答形質と効果形

質が同一、もしくは密接に関わっていれば、環境変動や搅乱に伴う群集構成変化はすぐさま生態系機能に影響する。逆に、応答形質と効果形質に関係がなければ、環境変動や搅乱に伴う群集構成変化は生態系機能の変化に直結しないかもしれない (Larsen et al. 2005)。現在私たちは、人為搅乱による二次林化に伴う群集構成の変化を調査している。日本には、薪炭林の利用がなくなって放置された二次林が多い。このような二次林を隣接する原生林と比較し、搅乱タイプと種多様性や機能的多様性、群集の応答形質と効果形質の変化との関係などを明らかにすることで、搅乱タイプと群集構成種の機能形質から搅乱に対する群集構成変化を予測できる可能性を示したいと考えている。

こうして群集構成と生態系機能との関係 (図2 矢印a) や、環境変動や搅乱に対する群集構成変化 (図2 矢印b, c) を解明することで、将来の環境変動や搅乱に対する生態系機能の変化を予測できると考えられる。この際、生態系機能における環境変動の直接的な影響の考慮も重要である (図2, 矢印d)。環境変動下における将来の生態系機能の正確な予測のためには、この直接的な影響 (図2, 矢印d) と、群集構成の変化を介した間接的な影響 (図2, 矢印b, c) の相対的重要性を明らかにする必要があるだろう (Srivastava & Vellend 2005, Hillebrand & Matthiessen 2009)。この相対的重要性の検証は実験的な研究などにより試みられているが、どのような条件がその相対的重要性を左右するのかは未だほとんど理解されていない。しかし、Srivastava & Vellend (2005) は、環境変動や搅乱のタイプによってその相対的重要性は異なると予測している。例えば、過剰伐採といった搅乱が生態系機能に与える影響は、直接的なものよりも群集組成の変化を介した間接的な影響の方が大きいと考えられる。一方、温暖化などの環境変動が生態系機能に与える影響は、生産性や物質循環といった生態系機能が基本的に温度や湿度に依存するため、群集組成変化を介した間接的な影響に加え、直接的な影響も大きいだろう。

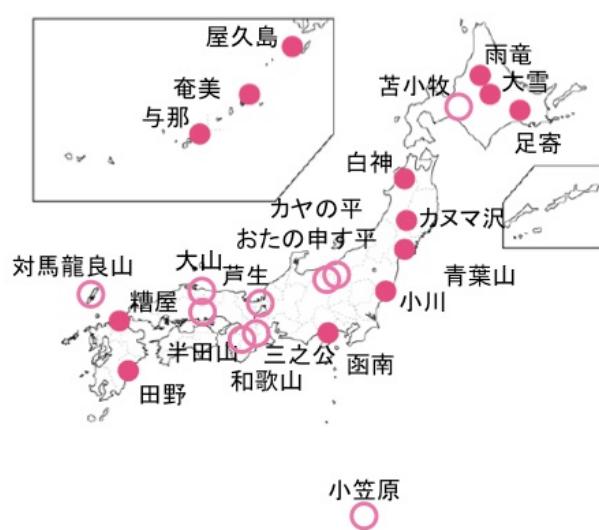


図3. モニタリングサイト 1000 におけるサンプリング調査区を示した。赤丸は 2011 年度にサンプリングが終了した調査区。白抜きは 2012 年度にサンプリングを行っている調査区。調査区は北から南、太平洋側と日本海側を網羅するように選定してある。

搅乱の種類と機能形質に基づいた植物の応答を考慮することの重要性を示した一つの例を紹介したい。Bunker ら (2005) は、南米パナマのバロコロラド島のある 50ha プロットに出現する 227 樹種を用い、多様性の損失が将来の地上バイオマスに与える影響をシミュレーションした。搅乱の種類と機能形質を考慮したさまざまな絶滅シナリオによるシミュレーションの結果、絶滅の仕方によって将来の種構成は大きく異なり、地上部バイオマスは 6 倍以上も異なることが明らかとなった。このことからも、環境変動下における将来の生態系機能をより正確に予測するには、群集が受ける環境変動や搅乱を特定し、それに対する群集の応答に関する知見を蓄積していく必要があるだろう。

4. 環境変動下における森林のバイオマスの安定性

私たちの研究のもう一つの目的は、森林生産性の安定性に対する多様性の効果の検証である。気候変動は、平均的な気温上昇だけでなく、極端な現象（干ばつや森林火災、台風、昆虫の大発生など）の頻度と規模を増大させるとされている（IPCC 第4次報告書 Fischlin et al. 2007）。このような予測の難しい突発的な搅乱に対する森林生産性の安定的な維持は、森林がもたらす生態系サービスの持続的な利用においても重要な課題である。より多様な森林の生産性は、より安定していると言えるのだろうか？このような多様性の効果は、森林群集の長期モニタリングデータを用い、例えば10年間に渡る森林生産性の変動と群集の種多様性や機能的多様性との関係を解析することで評価できると考えている。この際、多様性の中でも「応答多様性」に着目することが重要であろう。応答多様性とは、ある生態系機能に対する貢献度が似ている種群（機能的に冗長な種群）の中に、搅乱に対する応答性（感受性）が異なる種を多く含むことである（Elmqvist et al. 2003）。例えば、10年間のうちに極端に降水量の少ない年があったとする。ある森林群集内に乾燥耐性の異なる種が共存していれば、その年に乾燥に弱い種の成長速度が低下したとしても、その種と競争関係にあった乾燥に強い種が成長速度を増加させることにより、極端に乾燥した年でも群集全体の生産性は維持されるかも知れない。極端な冷夏の年があれば、温度に対する応答性の異なる種が共存していることが重要であろう。つまり、群集内にさまざまな応答多様性を含んでいれば、何らかの搅乱が生じても、機能群内の全ての種の成長速度や個体数が減少することではなく、搅乱後も生態系機能は維持されることが予測される（Walker et al. 1999, Elmqvist et al. 2003, Folke et al. 2004）。

5. おわりに

森林における生物多様性と生態系機能やその安定性との関係に関しては、研究対象が扱いにくいこともあり、未だ研究成果の蓄積が少ない。しかし、時空間スケールなどの問題により、草地実験からの結果を適用できない可能性を考えれば、実際の森林生態系で研究を推進していく必要があることは明白である。環境への応答は種によってさまざまなものため、環境変動や搅乱が群集変化を介して生態系機能に与える影響の予測は難しいが、それを予測するのに「機能形質」は有効な手段となる可能性が高い。特に樹木という寿命が長く、環境への応答にも長い時間を要するような生物を対象とするにあたって、機能形質に基づく予測はその重要性を増すだろう。

また、先にも述べたように、環境変動下における森林生産性の安定的な維持のためには、森林群集の応答多様性の保全が必要だと考えられる。Laliberte et al. (2010) は草地から森林に渡るさまざまな生態系からのデータを統合し、土地利用強度の増大が応答多様性を減少させることを示している。このような応答多様性の減少は、さらなる搅乱や環境変動に対する群集の安定性を低下させるだろう。つまり、応答多様性を減少させない森林利用や管理により、温暖化やそれに伴う突発的な搅乱に対する森林の脆弱性を低減できる可能性がある。どのような搅乱や環境変動に対し、どのような生態系機能を維持したいかで、どのような多様性を保全すべきかが決まってくるだろう。森林の生態系機能は木材生産や気候制御だけではなく、搅乱や環境変動の種類もさまざまにある。多様な搅乱に対し、多くの生態系機能を維持しようと思えば、より多くの多様性が必要となってくると考えられる（Isbell et al. 2011）。生物多様性の損失は不可逆である。生物多様性は長い進化の歴史を経ており、一度失われ

れば人間社会の時間スケールで復活することはまずない。そのような生物多様性を積極的に管理し保全していくことは、生態系機能における予測不確実な搅乱や環境変動の影響を緩衝する「保険」となるのである。

謝辞

中静透教授、佐々木雄大博士、富松裕博士には、共同研究や日頃の議論をおして様々な助言を頂いている。また、ここで全ての方の名を挙げることは難しいが、樹木の形質調査は多くの方にお手伝いを頂いているので、ここでお礼を申し上げたい。ここで紹介した私たちの研究は、環境省の環境研究総合推進費（S9-3）と科研費の基盤研究B（23370007）、若手研究B（23770026）の支援を得て行われている。

引用文献

- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., and Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9: 1146-1156.
- Bolin, B., & Sukumar, R. 2000. Global perspective. In: Watson, R.T., Bolin, B., Ravindranath, N.H., Verardo, D.J., & Dokken, D.J. (eds.) IPCC special report on land use, land-use change and forestry. pp. 23–51. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L., Sankaran, M., and Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310: 1029-1031.
- Cardinale, B.J. 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472: 86-U113.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., and Weis, J.J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 18123-18128.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H., and Pare, D. 2010. Mixed-species effect on tree aboveground carbon pools in the east-central boreal forests. *Can. J. Forest. Res.* 40: 37-47.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12: 351–366.
- Cornwell, W.K., and Ackerly, D.D. 2010. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *J. Ecol.* 98: 814-821.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Perez-Harguindeguy, N., et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11: 1065-1071.
- Cottingham, K.L., Brown, B.L., and Lennon, J.T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol. Lett.* 4: 72-85.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., and Robson, M. 2007. Incorporating plant functional

- diversity effects in ecosystem service assessments. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 104: 20684-20689.
- Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., and Thomson, D. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.* 151: 264-276.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nystrom, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol. Environ.* 1: 488-494.
- Firn, J., Erskine, P.D., and Lamb, D. 2007. Woody species diversity influences productivity and soil nutrient availability in tropical plantations. *Oecologia* 154: 521-533.
- Fischlin, A., Midgley, G.F., Price, J.T., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M.D.A., Dube, O.P., Tarazona, J., Velichko, A.A. 2007. Ecosystems, their properties, goods, and services. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., & Hanson, C.E. (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, 211-272.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 35: 557-581.
- Hassan, R., Scholes, R., & Ash, N. 2005. Ecosystems and Human Wellbeing: Volume 1: Current State and Trends. Island Press, Washington, District of Columbia.
- Hector, A., Bazeley-White, E., Loreau, M., Otway, S., and Schmid, B. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecol. Lett.* 5: 502-511.
- Hector, A., and Schmid, B. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hillebrand, H., & Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12: 1405-1419.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., and O'Connor, M.I. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105-U129.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., et al. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199-U196.
- Isbell, F.I., Polley, H.W., & Wilsey, B.J. 2009. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecol. Lett.* 12: 443-451.
- Jiang, L., Wan, S. & Li, L. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *J. Ecol.* 97: 603– 608.
- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S., and Nakashizuka, T. 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *J. Ecol.* 100: 643-651.

- Kurokawa, H., & Nakashizuka, T. 2008. Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology* 89: 2645-2656.
- Laliberte, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., et al. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* 13: 76-86.
- Larsen, T.H., Williams, N.M., and Kremen, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8: 538-547.
- Lavorel, S., and Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16: 545-556.
- Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82: 600-602.
- Loreau, M., and Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments vol 412, pg 72, 2001. *Nature* 413: 548-548.
- Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. 2002. Biodiversity and Ecosystem Functioning - *Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., and Vesk, P.A. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global. Ecol. Biogeogr.* 19: 423-431.
- Millennium Ecosystem Assessment (MA)(2005) Ecosystems and human wellbeing: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Mokany, K., Ash, J., and Roxburgh, S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* 96: 884-893.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., and Bugmann, H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol. Lett.* 14, 1211-1219.
- Nadrowski, K., Wirth, C., and Scherer-Lorenzen, M. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2, 75-79.
- Niinenets, Ü. 2001. Global-scale climate controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.
- Ordonez, J.C., van Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., & Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global. Ecol. Biogeogr.* 18: 137-149.
- Paquette, A., and Messier, C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global. Ecol. Biogeogr.* 20: 170-180.
- Petchey, O.L., Hector, A., and Gaston, K.J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847-857.
- Potvin, C., and Gotelli, N.J. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecol. Lett.* 11: 217-223.
- Reich, P.B. 2012. Key canopy traits drive forest productivity. *P. R. Soc. B.* 279: 2128-2134.
- Ruiz-Jaen, M.C., and Potvin, C. 2010. Tree Diversity Explains Variation in Ecosystem Function in a Neotropical

- Forest in Panama. *Biotropica* 42: 638-646.
- Srivastava, D.S., & Vellend, M. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 36: 267-294.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., and Navas, M.L. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global. Change. Biol.* 14: 1125-1140.
- Tilman, D., and Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., Lehman, C.L., and Bristow, C.E. 1998. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *Am. Nat.* 151: 277-282.
- Tilman, D., Naeem, S., Knops, J., Reich, P., Siemann, E., Wedin, D., Ritchie, M., and Lawton, J. 1997. Biodiversity and ecosystem properties. *Science* 278: 1866-1867.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., and Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C. & Ibáñez, J.J. 2003. Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135: 299-303.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Obón, B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecol. Lett.* 10: 241-250.
- Walker, B., Kinzig, A., and Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Weigelt, A., Schumacher, J., Roscher, C., and Schmid, B. 2008. Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? *Ecol. Lett.* 11: 338-347.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Yachi, S., and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 96: 1463-1468.
- Zavaleta, E., Pasari, J., Moore, J., Hernandez, D., Suttle, K.B., and Wilmers, C.C. 2009. Ecosystem Responses to Community Disassembly. In Year in Ecology and Conservation Biology 2009, Volume 1162, R.S. Ostfeld and W.H. Schlesinger, eds., pp. 311-333.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., and Reich, P.B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100: 742-749.

根圈動態研究における非破壊分光画像計測の可能性

中路 達郎¹・野口 享太郎²・小熊 宏之³

1. 北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター

〒053-0035 北海道苫小牧市高丘 北海道大学 苫小牧研究林

2. 独立行政法人 森林総合研究所四国支所

〒780-8077 高知県高知市朝倉西町 2-915

3. 独立行政法人 国立環境研究所 環境計測研究センター

〒305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2

Potential of non-destructive spectral imaging for study on rhizosphere dynamics

Keywords: hyperspectral reflectance; image analysis; near-infrared; root growth

Tatsuro Nakaji¹, Kyotaro Noguchi², Hiroyuki Oguma³

1. Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University

Tomakomai Experimental Forest, Takaoka, Tomakomai, Hokkaido 053-0035, Japan

2. Shikoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute

2-915, Asakuranishimachi, Kochi 780-8077, Japan

3. Center for Environmental Measurement and Analysis, National Institute for Environmental
Studies

16-2, Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

1. はじめに

植物の根、特に一般に直径 2mm 未満で定義される細根は、養分や水分の吸収といったその機能も植物生理学的に重要であるが、それだけでなく、土壤への有機物供給源としても重要性が指摘されている (De Kroon & Visser 2003)。各地の森林の研究例では、系全体の純一次生産の 2 割～6 割が細根の生産にあたると報告されており、その幅は非常に大きい (Keyes & Grier 1981, Vogt et al. 1982, Jackson et al. 1997, Kajimoto et al. 1999, Janssens et al. 2002, Xiao et al. 2003)。このため、この生産幅の原因を細根の成長と枯死・分解といった動態の理解に基づいて解明することは、森林の炭素循環の現状と将来を評価・予測するためにも重要である。しかしながら、対象物が地下にあることもあって、細根の動態を野外で計測するのは容易ではない。細根の代表的な観測手法には、根自体を直接掘り起こして計測する手法 (コアサンプリング法、イングロースコアサンプリング法など) と、カメラ等を用いて地中の画像を撮影し、その消長を非破壊的に計測する手法がある (ルートウィンドウ、ライゾトロン法など) (Smit et al. 2000, Satomura et al. 2007, Neumann et al. 2009)。前者は掘り起こした根を分析するため、バイオマスの測定や成分分析などを行える反面、植物体と周囲の土壤を破壊して

しまうので、野外での連続観測に難がある。一方、後者の画像計測法では透明な樹脂製の観測窓を地中に埋設して小型カメラで周囲を定期的に撮影し、おもに細根の伸長速度や表面積成長を測定する。この手法は、バイオマスを定量するには向いておらず、埋設時の搅乱影響が軽減するまでの一定の時間を要するものの、その後は対象を破壊しないため連續した動態観測を行えるメリットがある。炭素循環などを扱う研究では、定期的に観測した根のバイオマスとその成長速度をもとに、細根の生産や枯死のターンオーバー係数を計算し、地中の炭素貯留速度を評価する。系内で新たに発生した根の生産量と根の現存量とのバランスは生産ターンオーバー、枯死した根と現存量のバランスは枯死ターンオーバーと呼ばれ、画像計測に基づく解析では、それぞれ観測ウィンドウ内の根の伸長速度、消長速度を根長密度の年間最大値で割った値として計算される (Gill & Jackson 2000, Gill et al. 2002)。非破壊計測で定期的に得られるこれらの値は植物の生理生態機能や炭素循環プロセスの理解にとって非常に重要であり、小型の CCD カメラと地中に埋設した透明管を使ったミニライゾトロン法の普及とともに 1980 年代から広く研究されている (Hendrick & Pregitzer 1992, Heeraman et al. 1993, Smit et al. 2000, Majdi & Öhrvik 2004, Noguchi et al. 2004, Satomura et al. 2007)。例えば、温暖地域の高い呼吸活性を樹木根の動態に注目した研究では、維持呼吸などのコスト増による枯死根の増加とターンオーバーの上昇が観察され、温暖化などの環境変動と合わせた動態の解析が注目されている (Hendrick & Pregitzer 1993)。

画像観測の機材に関しては、Bartz Technology 社や C.I.D.社 (ともに米国) による市販のミニライゾトロンシステムがあるが、近年は OA 機器のフラットベッドスキャナーを利用した観測方法が経済性や安定性からも有用な手法として提案されており (Dannoura et al. 2008)、根圈動態の研究における画像計測は一般的な研究手法となってきている (図 1)。しかしながら、ミニライゾトロン法を含む画像計測法にもいくつか課題があり、根と観察窓の素材の相性、水分や熱などの地中環境の搅乱といった現場での課題、何よりも撮影された根の種類や生死、理化学性の判断の困難さが従来から指摘され続けている。本稿ではこのうち、特に根の分類や理化学性の推定に注目し、その一助として最近有望視されている分光画像計測を取り入れた新しい手法の可能性について紹介する。

2. 分光計測のメリット

分光画像の撮影による生態観測は食品や医療分野、リモートセンシング研究などで幅広く利用されている。野外観測を得意とするリモートセンシングでは、植物の葉や群落を対象にした可視～短波長赤外領域 (およそ 400～2500nm) の連続分光反射率の画像計測により、植物と土壤の分離 (Daughtry 2001, Jones & Vaughan 2010)，植物組織の色素や構造、養分元素濃度や水分、リグニンあるいはセルロースなどの化学組成などの評価が行われている。これは、すべての物質は固有の分光特性 (波長ごとの吸収・反射・透過) をもち、たとえば生体組織と土壤、若い組織と古い組織などを比較すると異なる分光特性を持つといった原理に基づいている (光学リモートセンシングの原理に関しては、Asrar 1989, Jones & Vaughan 2010 を参照されたい)。

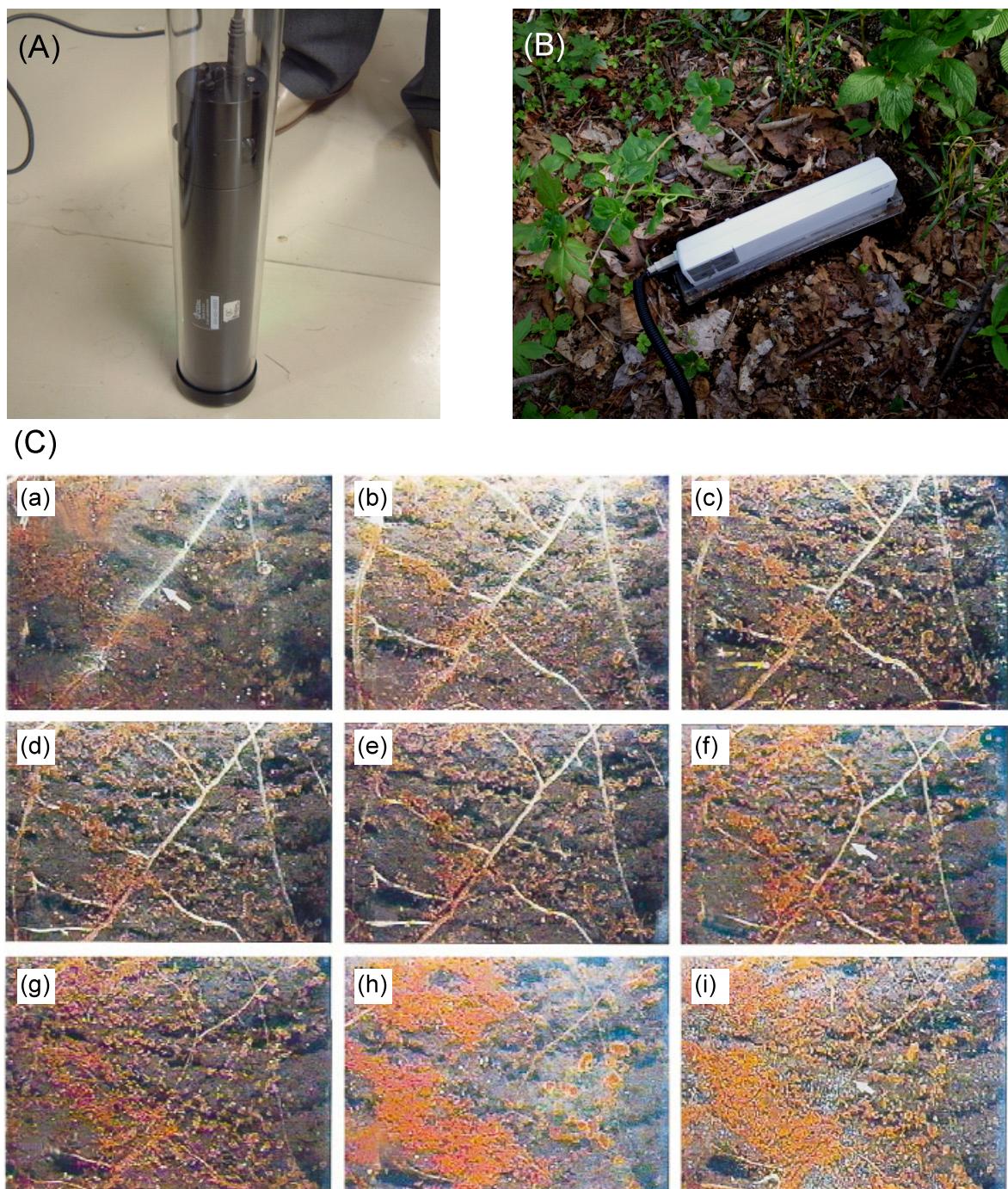


図1 ミニライズトロンの機材と根圏の画像計測。(A) 市販されているミニライズトロンのセンサー本体と透明アクリルチューブ。チューブを地中に埋設し、センサーを中に挿入して定期的に周囲の画像を撮影する。(B) フラットベッド型スキャナーによる観測風景。Dannoura ら(2008)は地中にスキャナを直接埋設して観察した。写真では透明なアクリルケース越しに撮影している(北海道大学苫小牧研究林)。(C) 連続撮影画像による春コムギの根の経時変化(Pritchard & Rogers 2000)。(a)～(i)のように時系列画像を2～4週ごとに撮影し、成長や根毛の出現と消失を解析している。

分光情報の利用方法には、特定の複数の分光反射率をもとに計算される指標値(Serrano et al. 2002, Soukupova et al. 2002, Nagler et al. 2003, Delbart et al. 2005), 多バンドの連続分光反射率

(ハイパースペクトル) を利用した多変量解析やケモメトリクス (Asner & Martin 2008) など様々な手法が存在するが、これらに共通する分光計測のメリットとしては、従来のカラー画像からは判断が困難な対象物質を評価できる光学情報量を多く含むこと、客観的な数値情報をもとにして生態情報を整理・解析できることがあげられる。特に、根の生死判定や種類の同定は非常に困難であり観測者による判断の誤差も想定されるため、光学情報による客観性の確保は有用と考えられる。また、分光計測やリモートセンシングの研究分野で進んでいく自動分類や多変量解析などは、根圏の最新の画像解析法 (Nakaji et al. 2008, Zeng et al. 2008, Gasch et al. 2011, Nakano et al. 2012) への応用も期待される。

3. 最近の応用例

森林生態系研究や根圏の分析研究では、おもに採取した試料の分析手法の一つとしてこのような近赤外分光法が活用されつつある。たとえば、森林のリター中のリグニンやセルロースの分析 (Ono et al. 2003), 草本の根の種推定 (Roumet et al. 2006) や生死判定 (Picon-Cochard et al. 2009) などが室内分析による分光情報の解析をとおして試みられており、野外試料の新たな分析法として報告されている。図 2 は草本の根においてサンプリングした試料の近赤外分光分析データから生死判別を試みた例である (Picon-Cochard et al. 2009)。Picon-Cochard ら (2009) は、5 種の草本を対象に、生きている根と人為的に枯死させた根を採取し、可視一短波長赤外領域 (400-2500nm) における吸収率を計測した。そして、枯死根のほうが近赤外域の吸収率が低い傾向にあることを示し、

ケモメトリクスの一手法である PLS 回帰モデルを作成して、およそ 18% 程度の誤差で生死を判別できることを示した。一般に、根の生死判別は黒色化などの色味や触った感触で判断する事例が多いが (Wells & Eissenstat 2001, Ruess et al. 2003), たとえば離層が形成されていても中の通水機能が残っていることも報告されており (Larcher 1995), 機能と構造を総合した生死の決定は非常に難しい。分光測定は直接的に通水機能を計測するものではないが、構造の変化や水分含量といった間接的な情報を検出できるため、判断基準あるいは補足情報としての利用は期待されるところである。

細根の観測における分光画像の活用はこれまでに数例報告されている。厳密には反射光を分光した例ではないが、生体組織の蛍光反応を利用して根の活性や生死判定に利用する試みはこれまでにも注目されており、Wang ら (1995) は、紫外光照射下で撮影した草本植物の根の蛍

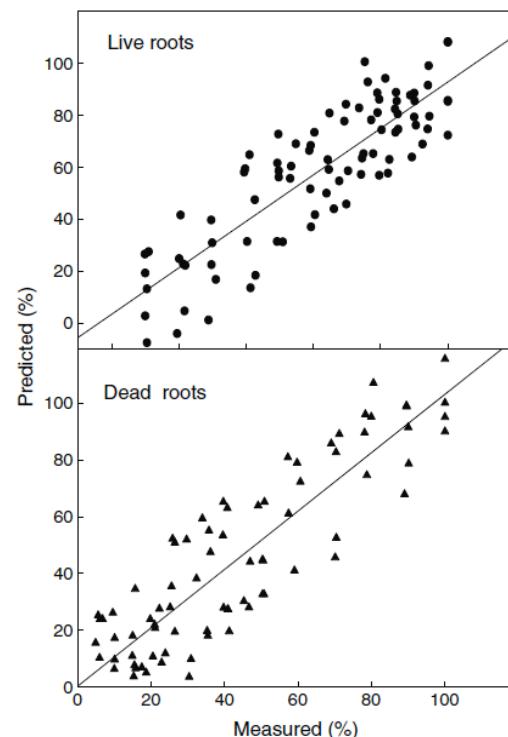


図 2 可視-短波長赤外波長の吸収率をもとに推定した草本の根の生死判定の精度 (Picon-Cochard et al. 2009)。

光が生理的な生死の判別に有効であることを報告した。しかし、植物種によってこの蛍光反応が異なることも指摘されており (Smit & Zuin 1996), まだ植物研究一般に利用できる手法としては普遍性などに課題が残されている。

一方、根のエイジングや生死判別に関する可視 - 近赤外分光画像の利用は, Nakaji ら (2008) によって報告されている。ガラスケースで育成したポプラを対象に、実験的に枯死させた試料を作成して、その可視 - 近赤外領域 (480–972nm) の根圏の連続分光反射率画像をガラス越しに撮影したところ、生きている根の反射率はエイジングとともに、可視波長で

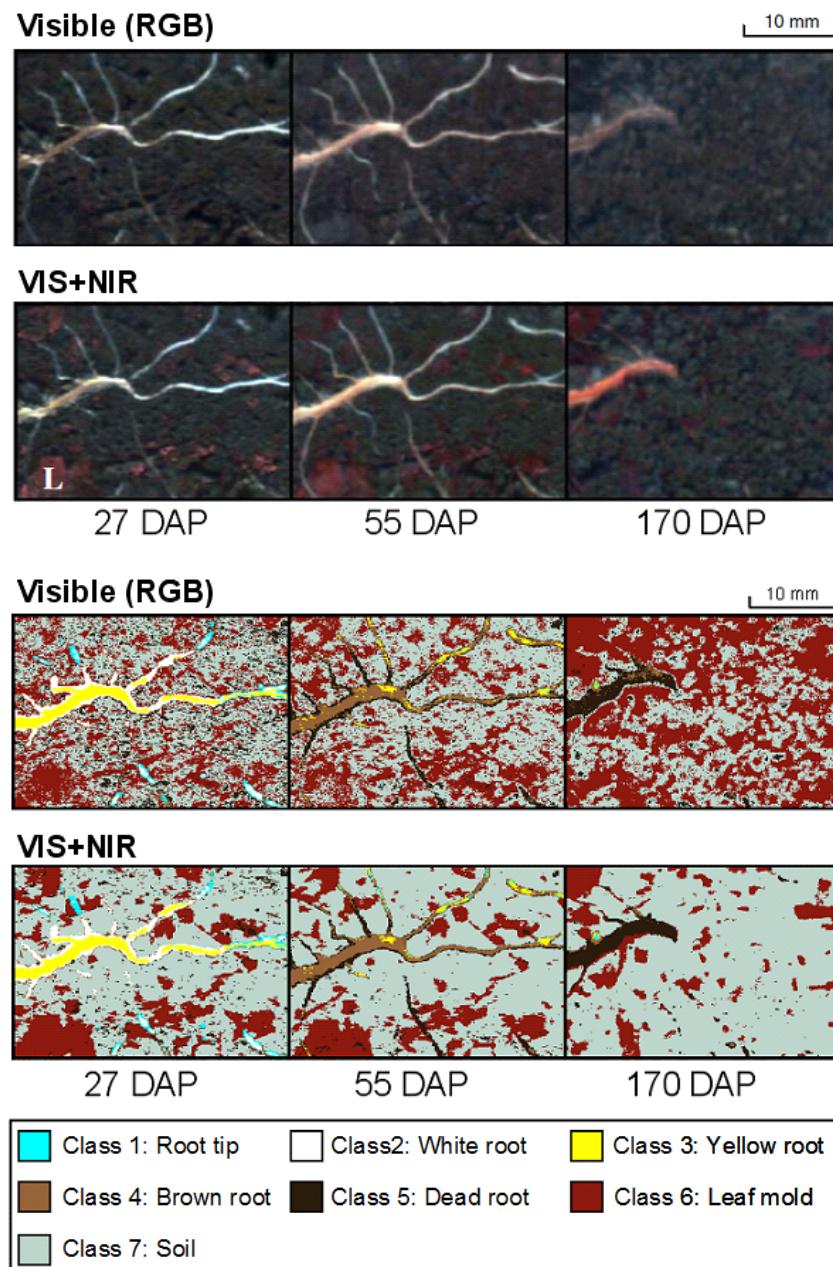


図 3. ポプラ根圏の分光反射率画像(上段)および教師つき分類の結果(下段)(Nakaji et al. 2008)。DAP は植栽後の日数を示し、170DAP では断水処理によって根を枯死させている。一般的なカラー画像に比べて、近赤外画像を加えたほうが枯死根やリター(図中 L)が明確になる。自動分類を行った際も、枯死根やリター、土壤の分類精度が向上した。

は低下し、近赤外波長では増加することが明らかになった。このような違いは、組織構造の発達と関係していると思われる。また、たとえ可視波長で同じような反射率（色味が同じ）であっても、近赤外波長では、土壤＜リター・枯死根＜成熟根という反射率であることが示された。この特徴をもとに、可視情報に近赤外画像情報を加えた3バンド（緑、赤、近赤外）の画像を用いて土壤や根、枯死根、リターの自動分類を行ったところ、通常の可視3バンド画像（赤、青、緑）に比べて分類精度が30%程度向上することも明らかになった（Nakaji et al. 2008）（図3）。まだ実験環境で得られた結果ではあるが、従来の画像撮影への分光測定の導入が利点を發揮することを示した最初の研究例である（Pierret 2008）。

4. 今後の展望

分光画像情報は、使用する波長帯を適切に設定することができれば、従来見えてこなかつた動態や化学成分の検出といった新たな可能性を根圏の研究にもたらすかもしれない。ここで紹介したいいくつかの研究事例がそうであるように、まだ実験環境での検証や経験的な事例報告がほとんどであるが、たとえば、地中における根の種判別や分解過程、機能面も考慮した生死判定や、菌根菌の観察など、応用できそうな課題、チャレンジできる課題はまだまだ残っている。今後、実験系とともにフィールドにおける検証を重ね、その普遍性を的確に評価することができれば、根圏研究におけるブレークスルーが得られると期待される。

引用文献

- Asner, G.P., and Martin, R.E. 2008. Canopy phylogenetic, chemical and spectral assembly in a lowland Amazonian forest. *New Phytol.* 189: 999-1012.
- Asrar, G. 1989. Theory and applications of optical remote sensing, John Wiley and Sons, New York.
- Dannoura, M., Kominami, Y., Oguma, H., and Kanazawa, Y. 2008. The development of an optical scanner method for observation of plant root dynamics. *Plant Root* 2: 14-18.
- Daughtry, C.S.T. 2001. Discriminating crop residues from soil by shortwave infrared reflectance. *Agronomy Journal* 93: 125-131.
- De Kroon H., and Visser, E.J.W. 2003. Root Ecology, Springer-Verlag, New York.
- Delbart, N., Kerfoot, L., Le Toan, T., Lhermitte, J., and Picard, G. 2005. Determination of phenological dates in boreal regions using normalized difference water index. *Remote Sens. Environ.* 97: 26-38.
- Gasch C.K., Collier, T.R., Enloe, S.F., and Prager, S.D. 2011. A GIS-based method for the analysis of digital rhizotron images. *Plant Root* 5: 69-78.
- Gill, R.A., and Jackson, R.B. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytol.* 147: 13-31.
- Gill, R.A., Burke, I.C., Lauenroth, W.K., and Milchunas, D.G. 2002. Longevity and turnover of roots in the short grass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecol.* 159: 241–251.
- Heeraman, D.A., Crown, P.H., and Juma, N.G. 1993. A color composite technique for detecting root dynamics of barley (*Hordeum vulgare* L.) from minirhizotron images. *Plant Soil* 157: 275-287.

- Hendrick, R.L, and Pregitzer, K.S. 1992. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology* 73: 1094-1104.
- Hendrick, R.L., and Pregitzer, K.S. 1993. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature* 361: 59-61.
- Jackson, RB, Mooney, H.A., and Schulze. E.-D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7362-7366.
- Janssens, I.A., Sampson, D.A., Curiel-Yuste, J., Carrara, A., and Ceulemans, R. 2002. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest, *For. Ecol. Manage.* 168: 231-240.
- Jones, H.G., and Vaughan, R.A. 2010. Remote Sensing of Vegetation, Oxford University Press, New York.
- Kajimoto, T., Matsuura, Y., Sofronov, M.A., Volokitina, A.V., Mori, S., Osawa, A., and Abaimov, A.P. 1999. Above- and belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. *Tree Physiol.* 19: 815-822.
- Keyes, M.R., and Grier, C.C. 1981. Above- and below-ground net production in 40-year-old Douglas fir stands on low and high productivity sites. *Can. J. For. Res.* 11: 599-605.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, New York, pp. 450.
- Majdi, H., and Öhrvik, J. 2004. Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in northern Sweden. *Global Change Biol.* 10: 182-188.
- Nagler, P.L, Inoue, Y., Glenn, E.P, Russ, A.L, and Daughtry. C.S.T. 2003. Cellulose absorption index (CAI) to quantify mixed soil-plant litter scenes. *Remote Sens. Environ.* . 87: 310-325.
- Nakaji, T., Noguchi, K., and Oguma, H. 2008. Classification of rhizosphere components using visible–near infrared spectral images, *Plant Soil* 310: 245-261.
- Nakano, A., Ikeno, H., Kimura, T., Sakamoto, H., Dannoura, M., Hirano, Y., Makita, N., Finer, L., and Ohashi, M. 2012. Automated analysis of fine-root dynamics using a series of digital images, *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 10.1002/jpln.201100316.
- Neumann, G., George, T. S., and Plassard, C. 2009. Strategies and methods for studying the rhizosphere—the plant science toolbox. *Plant Soil* 321: 431-456.
- Noguchi, K., Sakata, T., Mizoguchi, T., and Takahashi, M. 2004. Estimation of the fine root biomass in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation using minirhizotrons. *J. For. Res.* 9: 261-264.
- Ono, K., Hiraide, M., and Amari, M. 2003. Determination of lignin, holocellulose, and organic solvent extractives in fresh leaf, litterfall, and organic material on forest floor using near-infrared reflectance spectroscopy. *J. For. Res.* 8: 191-198.
- Picon-Cochard, C., Pilon, R., Revaillot, S., Jestin, M., and Dawson, L. 2009. Use of near-infrared reflectance spectroscopy to predict the percentage of dead versus living grass roots. *Plant Soil* 317: 309-320.
- Pierret, A. 2008. Multi-spectral imaging of rhizobox systems: New perspectives for the observation

- and discrimination of rhizosphere components. *Plant Soil* 310: 263-268.
- Pritchard, S.G., and Rogers, H.H. 2000. Spatial and temporal deployment of crop roots in CO₂-enriched environments. *New Phytol.* 147: 55–71.
- Roumet, C., Picon-Cochard C., Dawson, L.A., Joffre, R., Mayes, R., Blanchard, A., and Brewer, M.J. 2006. Quantifying species composition in root mixtures using two methods: near-infrared reflectance spectroscopy and plant wax markers. *New Phytol* 170: 631-638.
- Ruess, R.W., Hendrick, R.L., Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Sveinbjornsson, B., Allen, M. F., and Maurer, G.E. 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. *Ecol. Monogr.* 73: 643-662.
- Satomura, T., Fukuzawa, C., and Horikoshi, T. 2007. Considerations in the study of tree fine-root turnover with minirhizotrons. *Plant Root* 1: 34-45.
- Serrano, L., Penuelas, J., and Ustin, S. 2002. Remote sensing of nitrogen and lignin in Mediterranean vegetation from AVIRIS data: Decomposing biochemical from structural signals. *Remote Sens. Environ.* 81: 355-364.
- Smit, A.L., and Zuin, A. 1996. Root growth dynamics of Brussels sprouts (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*) and leeks (*Allium porrum* L.) as reflected by root length, root colour and UV fluorescence. *Plant Soil* 185: 271-280.
- Smit, A.L., Bengough, A.G., Engels, C., Van Noordwijk, M., Pellerin, S., Van De Geijn, S.C. 2000. Root Methods A Handbook, Springer-Verlag, New York.
- Soukupova, J. Rock, B.N., and Albrechtova, J. 2002. Spectral characteristics of lignin and soluble phenolics in the near infrared- a comparative study. *Int. J. Remote Sens.* 23: 3039-3055.
- Wang, Z., Burch, W.H., Mou, P., Jones, R.H., and Mitchell, R.J. 1995. Accuracy of visible and ultraviolet light for estimating live root proportions with minirhizotrons. *Ecology* 76: 2330-2334.
- Wells, C.E., and Eissenstat, D.M. 2001. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology* 82: 882-892.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., Meier, C.A., and Edmonds, R.L. 1982. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology* 63: 370-380.
- Xiao, C.-W., Yuste, J.C., Janssens, I.A., Roskams, P., Nachtergale, L., Carrara, A., Sanchez, B.Y., and Ceulemans, R. 2003. Above- and belowground biomass and net primary production in a 73-year-old Scots pine forest. *Tree Physiol.* 23: 505-516.
- Zeng, G. Birchfield, S.T., Wells, C.E. 2008. Automatic discrimination of fine roots in minirhizotron images. *New Phytol.* 177: 549–557.

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 韶²・斎藤 琢¹・永井 信³・奈佐原 順郎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解明す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られることがある。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帶落葉広葉樹林（「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)の大きさと土壤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たきた理由でもある(鞠子・小泉 2005)。

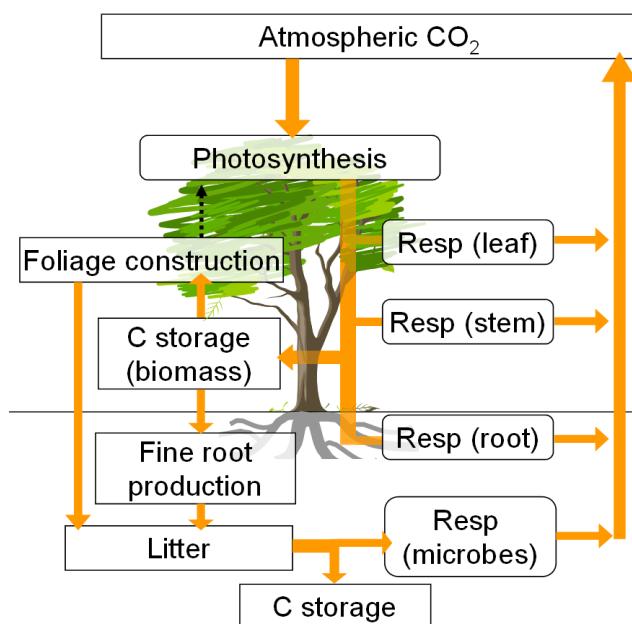


図1 森林生態系の炭素循環・収支のコンパートメントモデル。コンパートメントモデルは、炭素の流れ（フロー）と蓄積（プール）で表される。図中の矢印は炭素のフローを示す。森林生態系では炭素のプールは植物バイオマスと土壤有機物が主である。

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であること、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台風により林冠が撹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, ほかに Wilson et al. 2001)。

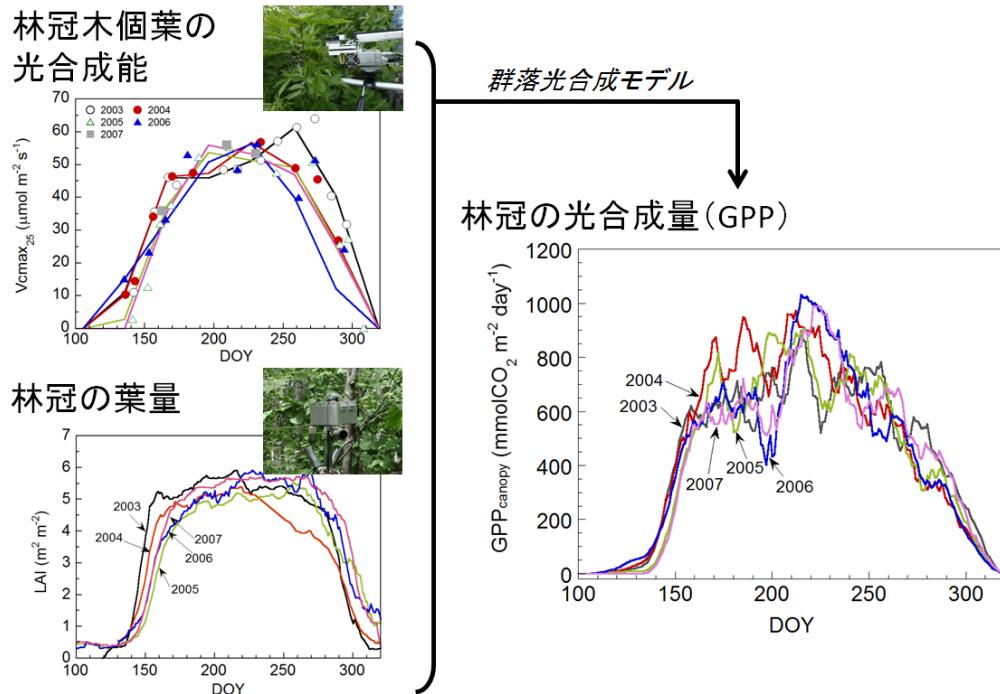


図2 個葉の光合成能と林冠の葉量の季節性が林冠の光合成速度にもたらす影響。

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搅乱による動態、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、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。

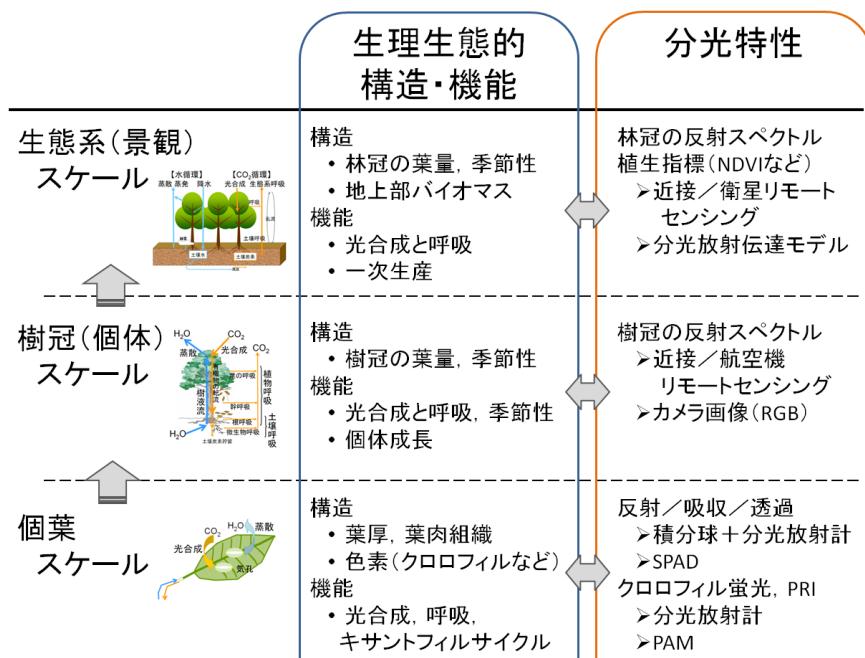


図3 森林生態系の生理生態学的構造・機能と分光特性の対応関係。生理生態学的特性については各生態学的スケールで考慮すべき生態学的要素について記し、分光特性については利用可能な観測手法を記した。

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。

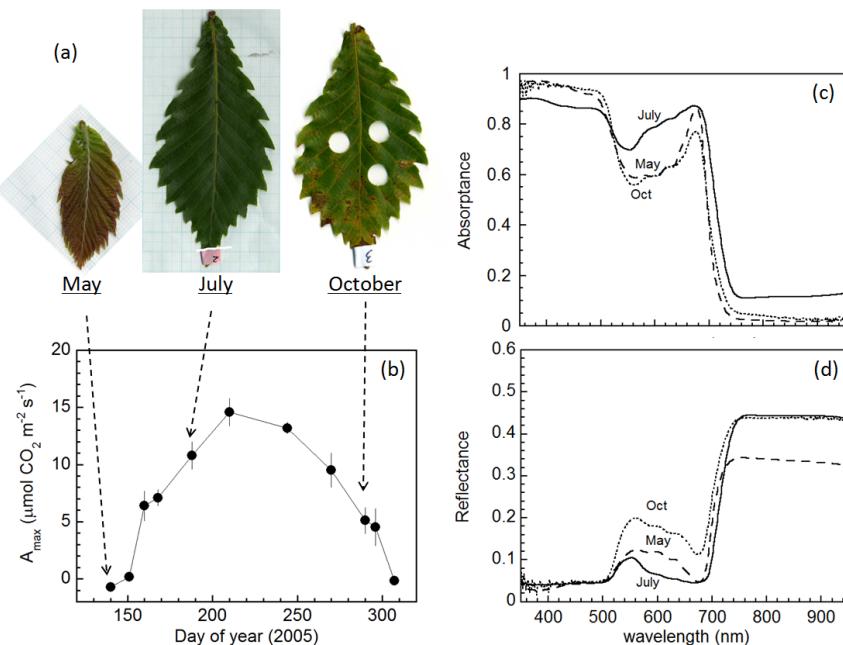


図4 ミズナラ陽葉の概観 (a), 光合成能 (b), 吸収と反射スペクトル (c, d) の季節変化。
測定は冷温帯落葉広葉樹林の林冠木の頂上の葉について行った。(村岡ら, 未発表)

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。

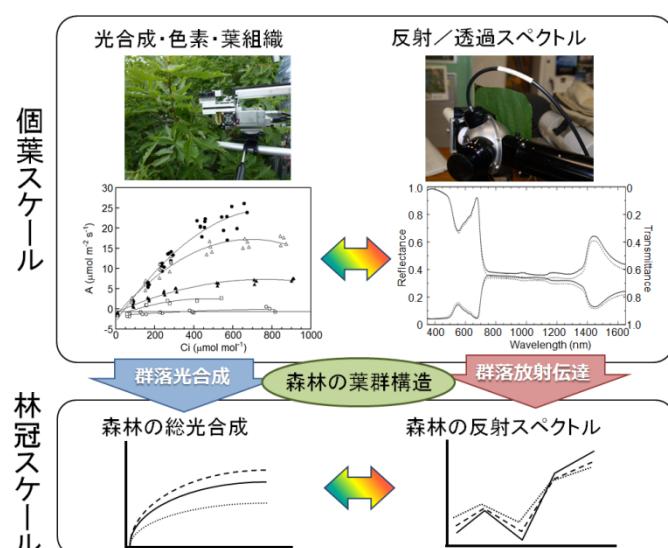


図5 個葉と林冠スケールの光合成と分光特性の関係

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的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）。

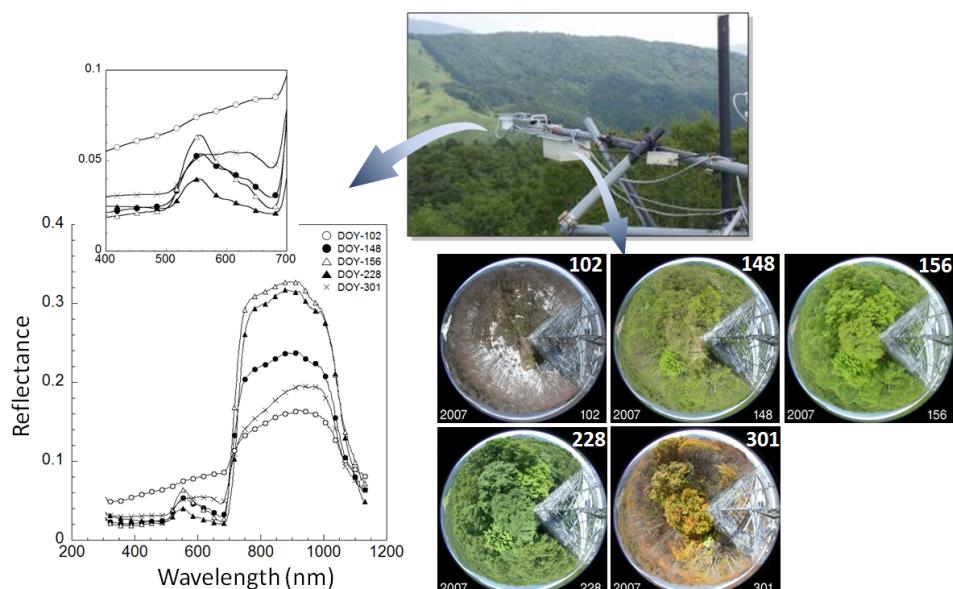


図6 落葉広葉樹林の直上に設置した分光放射計で計測した林冠の反射スペクトル（左）と同位置から撮影した林冠写真（右、数字は通年日）。Muraoka and Koizumi (2009) より改変。

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。

$$\text{NDVI} = (\text{R}_{\text{NIR}} - \text{R}_{\text{Red}}) / (\text{R}_{\text{NIR}} + \text{R}_{\text{Red}})$$

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

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

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には緩やかに低下し, 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。

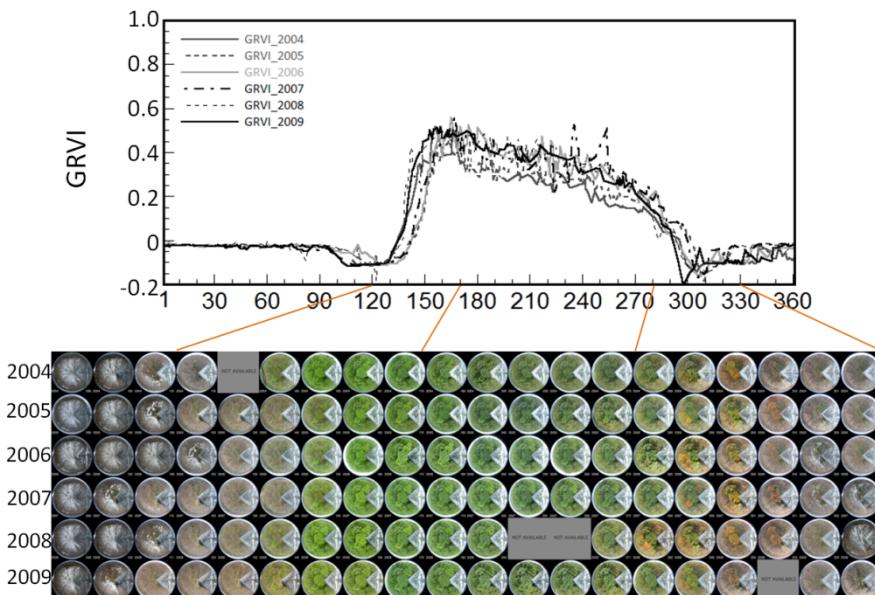


図 7 植生指標の一つである GRVI によって見た林冠フェノロジーとその経年変動。

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 CO₂ 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。

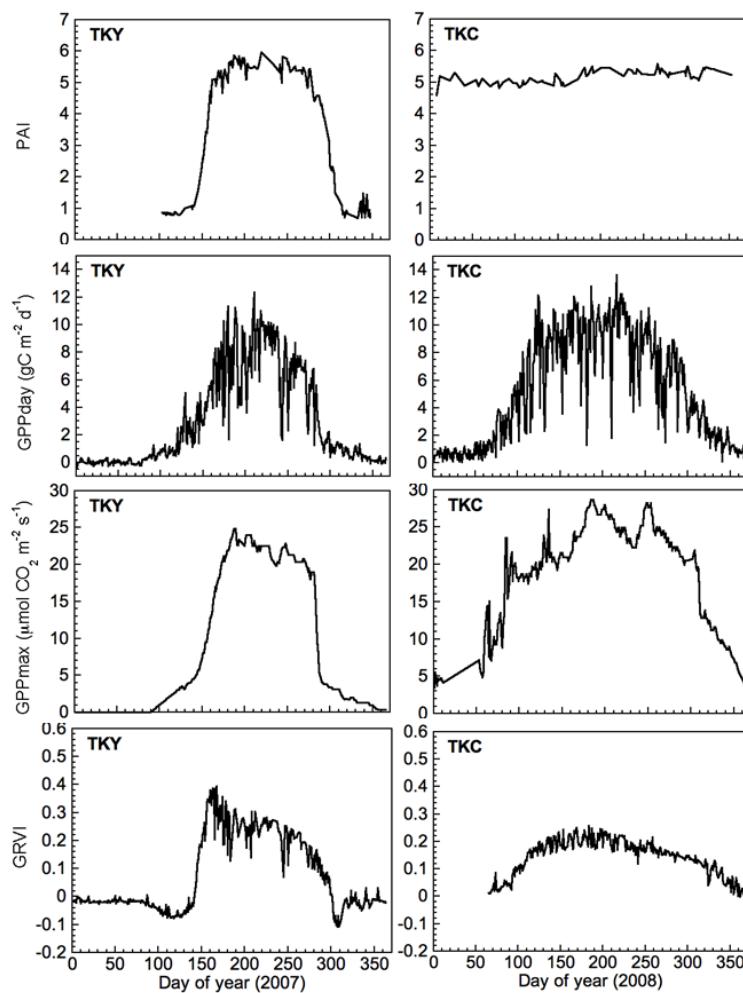


図8 落葉広葉樹林（左）と常緑針葉樹林（右）の葉量（PAI = Plant Area Index），光合成生産力（GPPday：日積算光合成量，GPPmax：日最大光合成速度）と植生指標 GRVI の季節変化。PAI は林冠の光合成有効放射の透過率から求め，GPPday と GPPmax は渦相関法による CO_2 フラックス測定値から求めた。

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。

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

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

ここで R_{750} と R_{705} 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， D_{720} と D_{700} 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對して，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。

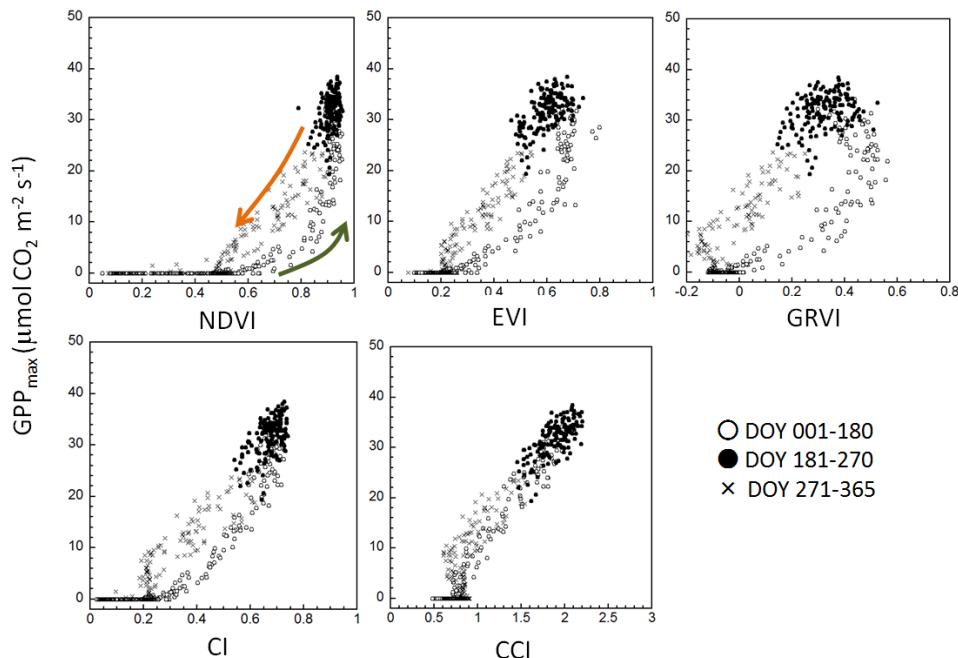


図9 落葉広葉樹林の光合成生産力と各種の植生指標との関係。図では1年を3つの期間に分けてプロットしてある。2004～2009年のうち5年間（2008年を除く）の解析結果。

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。

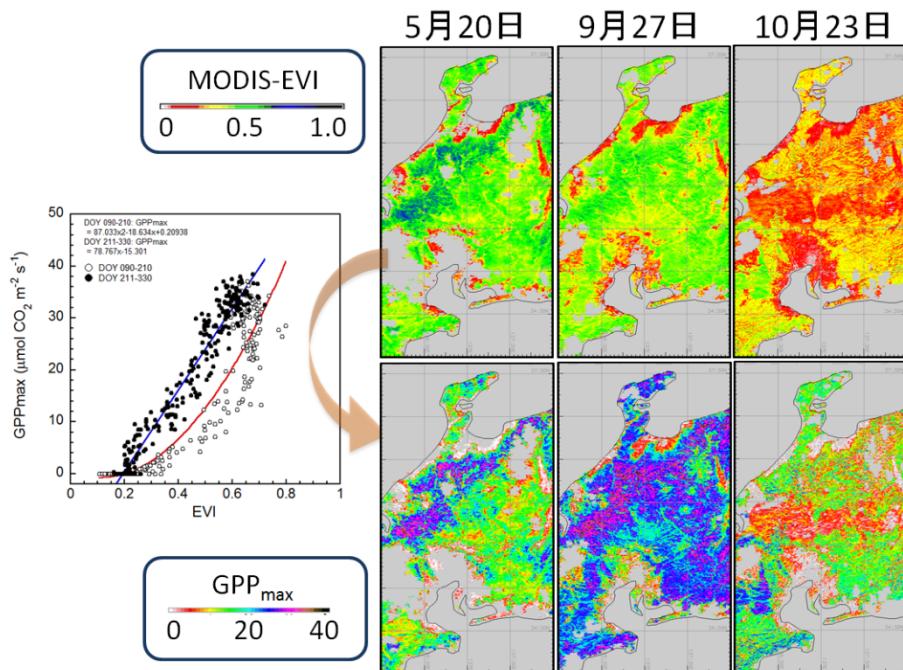


図 10 植生指標 EVI と GPP_{max} の関係に基づいた森林生態系の光合成生産力マップ。

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っ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. *Oecologica* 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*

- 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., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Donnelly, Y., Filella, Y., Jateczak, 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. & Zust, 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、分からなかつたこと。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., Scmid, 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.
- 土田聰・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ー。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.

森林地上部バイオマス分布・動態の衛星観測

本岡 肇¹・島田 政信¹

1. 宇宙航空研究開発機構 地球観測研究センター
〒305-8505 茨城県つくば市千現 2-1-1

Satellite observation of distribution and dynamics of forest above-ground biomass

Keywords: forest biomass, satellite remote sensing, synthetic aperture radar, optical sensor, LiDAR

Takeshi Motohka¹, Masanobu Shimada¹

1. Earth Observation Research Center, Japan Aerospace Exploration Agency
2-1-1 Sengen, Tsukuba, Ibaraki 305-8505, Japan

1. はじめに

人工衛星による宇宙からの地球観測（衛星リモートセンシング）は、地球表面の広い範囲を時系列に観測することのできる技術であり、地球環境の変化を調べる上で不可欠なものとなっている。本稿では、この衛星リモートセンシングによる森林地上部バイオマスや炭素量の観測に関する現在の研究動向を紹介する。

バイオマスとは、生物の乾燥重量のことであり、森林の状態を表す最も基本的な量のひとつである。森林生態系の中でも、樹木のバイオマスは、森林での物質循環、特に炭素の動態を解明するために必須の情報である。樹木は、一般的に、光合成によって空気中の二酸化炭素を体内に取り込み、それを炭水化物へと変換して幹や根、葉などの器官に蓄える。成長とともに幹や根は太くなり、バイオマスが増加する。すなわち、バイオマスは、森林の炭素動態において、炭素をどれくらい蓄えているのかということを表すストックの一部分を示している。近年、気候変動のメカニズム解明や対策のために、高い温室効果を持つ二酸化炭素の動態を把握することが求められているが、そのためには、バイオマスを測定することが鍵となる。一方で、林業のように木材を効率的・持続的に生産するという目的のためにも、バイオマスを知ることが重要である。

近年では、REDD+ (Reducing Emission from Deforestation and forest Degradation plus; 途上国における森林減少や劣化からの温室効果ガス排出削減、ならびに森林保全・持続可能な森林管理・森林炭素蓄積の増強) の取り組みが世界的に進められており、バイオマス測定の重要性と要求は、ますます強くなっている。REDD+は、主に、熱帯雨林が多く存在する途上国を対象にしており、対象地域に経済的なインセンティブを与えることで、森林伐採や劣化を防ぐ取り組みである。例えば、ある対象地域において、森林伐採を防ぐことで二酸化炭素の排出を事前予想（ベースライン）よりも削減した場合には、その削減分を炭素クレジットとして排出権取引に利用できる、という仕組みが考えられて

いる。うまく機能すれば、温室効果ガスの排出削減だけでなく、天然林やそこに生息する多種多様な生物を保全することにもつながる。REDD+の実施には様々な困難があるが、何よりもまず前提として、森林の炭素蓄積、つまりバイオマスの正確な評価手法が必須である。精度が求められるのはもちろんのこと、REDD+では地域や国といった規模での取り組みを想定しているため、広域をくまなく観測する必要があり、さらには、伐採や劣化などの時間的変化も捉える必要がある。地上計測や航空機観測で領域全体をカバーするには費用が多大にかかり、険しい山岳地帯や密林の奥などのアクセス困難な場所の観測もしなければならない。これらの問題を解決する方法として、衛星観測が強く期待されている (Gibbs et al. 2007)。現在、多くの研究者が衛星データの解析手法や新規衛星センサの開発を試みている。

人工衛星による観測のメリットとして、広域をシームレスに観測できること、アクセス困難な地域や危険な地域の観測が可能であること、時系列の観測が可能であること、などが挙げられる。植生観測によく用いられる衛星センサ（飛行高度 600-800 km）であれば、一回の通過時における観測幅は数 km～約 2000 km、頻度は毎日～数ヶ月ごとの観測が可能である（解像度と観測幅・頻度にはトレードオフの関係があり、解像度が高くなれば、観測幅が狭く、頻度も低くなる）。また、衛星観測は、ひとつの手法で広域を均一に観測することが可能であり、サンプリング密度や手法の違いによる地域間のバイアスを避けることもできる。一方、デメリットは、データの解釈や物理量への変換が難しいことである。ほとんどの衛星センサは、観測のために電磁波を使っており、生データとして、電磁波の強度や位相、偏波などが記録される。そのため、これらを樹木のバイオマスや土地被覆分類図など、必要とする物理量や主題図に変換しなければならない。

衛星による森林バイオマス観測については、まだ発展途上の段階であり、手法を確立するには至っていない。多種多様なアプローチが試みられているのが現状である。用いられるセンサは多様で、電波を用いたレーダ、光学センサ（短波放射などの比較的短い波長の電磁波を主に利用するセンサ）、LiDAR（Light Detection And Ranging）の 3 種が代表的である。

これらのデータを利用するアプローチには、大きく分けて、衛星データを直接的にバイオマスに変換する方法と、土地被覆や樹冠閉鎖度などを一度推定してからバイオマスを推定する方法の 2 種類がある (Lu 2006; 図 1)。前者は Direct remote sensing method (DR 法)、後者は Combine and assign method (CA 法)とも呼ばれる (Goetz et al. 2009)。DR 法は、森林地上部バイオマスと衛星観測データの関係を調べ、経験的にバイオマスを求める方法である。一方、CA 法は、衛星データなどを用いて作成した植生図や伐採分布図などから場所ごとにクラス分けを行い、各クラスに対してバイオマスや炭素量の代表値をあてがう方法である。DR 法は連続的な推定値を出力するため、CA 法に比べて詳細な分布を提供できる。しかし、現状では対応できる衛星データは限られており（詳細は後述）、今後の研究開発が期待されている。

以降、人工衛星のセンサごとに手法の特徴や課題について述べる。

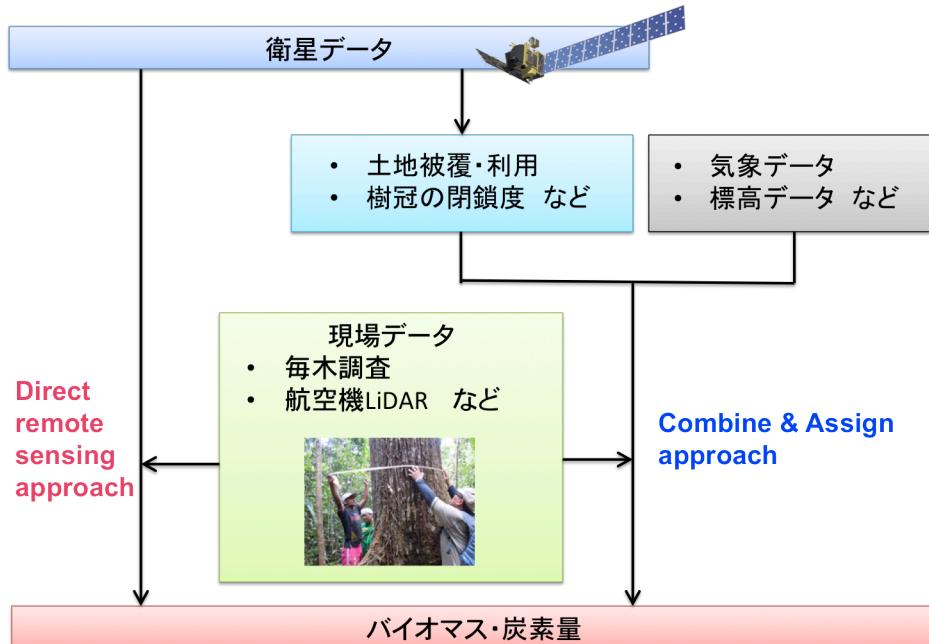


図 1 衛星データから森林地上部バイオマスを推定するための、2種類のアプローチ。

2. 合成開口レーダによる方法

合成開口レーダ (SAR: Synthetic Aperture Radar) は、衛星や航空機に搭載されたアンテナからマイクロ波 (波長約 1 mm – 1 m) と呼ばれる電波を送信し、地球表面から散乱された電波の強度、位相、偏波を記録する。これらの情報から、地球表面の状態を調べることができる。SAR の有用な特徴として、まず、高分解能であることが挙げられる。一般に、衛星センサ (実開口レーダを含む) の空間分解能は波長が長くなるほど低下する。マイクロ波の L バンドと言われる波長帯 (約 23 cm) を用いた場合、この分解能は約 15 km 程度になる。ところが SAR では、パルス圧縮と合成開口という 2つの技術を駆使することによって、この分解能を、数 m のオーダーにまで向上させることができる。また、SAR は、全天候で観測可能であるという利点を持つ。マイクロ波のうち、比較的波長の長いものについては、雲や雨をすり抜けることが可能であり、雲の下の地表面の観測が可能である (図 2)。この特徴は、特に熱帯などの雲の多い地域で非常に有用である。現在、多くの衛星 SAR が地球観測のために運用されている : ALOS PALSAR (L バンド, 日本, 2011 年に運用終了), ALOS-2 PALSAR-2 (L バンド, 日本, 2013 年打ち上げ予定), RADARSAT 1/2 (C バンド, カナダ), ENVISAT ASAR (C バンド, 欧州, 2012 年に運用終了), TerraSAR-X / Tandem-X (X バンド, ドイツ), CosmoSkyMed (X バンド, イタリア)。

SAR の測定する後方散乱係数 (単位面積あたりの、入射電波が一様方向に散乱した場合の電波強度に対する、後方に散乱される電波強度の比) は、森林の地上部バイオマスに応答して変化することが知られている。SAR から送信されたマイクロ波は、森林のキャノピーの中にまで透過し、樹木のサイズや密度、角度などの構造に応じて散乱される。マイクロ波の波長によって応答は異なり、比較的波長の短い X バンドや C バンドでは、幹

だけでなく、葉や細い枝によっても散乱される。一方、波長の長い L バンドや P バンドでは、葉にはあまり感度がなく、幹や枝によって散乱される。そのため、波長によって、後方散乱係数とバイオマスの関係は異なってくる (Le Toan et al. 1992; Imhoff 1995)。しかしながら、バイオマスがある程度まで大きくなると、後方散乱係数がほとんど変化しなくなる飽和の現象が起こる。飽和の起こるバイオマスの値は波長によって異なり、波長が長いほうが、より高いバイオマスまで感度を持つ。

図 3 は、日本の各種森林における、SAR の後方散乱係数と地上部バイオマスの関係である。200 t/ha 程度でほぼ後方散乱係数が同じ値を示すようになり、感度が低くなっていることがわかる。標準偏差は約 100 t/ha であるが、200 t/ha 以下のプロットのみを対象とすると、約 50 t/ha となる。得られた経験式を用いると、飽和の影響のため高いバイオマスの精度は悪いが、図 4 のような分布図を得られる。そのほか、アマゾン (Luckman et al. 1997)、シベリア (Rauste 2005)、オーストラリア (Lucas et al. 2010)、東南アジア (Englhart et al. 2011)、アフリカ (Mitchard et al. 2009)、北欧 (Sandberg et al. 2011) など、数多くの地域で上記と同様の関係が得られている。SAR のデータを直接的に用いる方法では、この後方散乱係数を用いる方法が考えられるが、飽和の影響のため、高いバイオマスを推定することができない。そのため、広域に適用している事例は、バイオマスの比較的低い地域がほとんどである。飽和の影響を最小限にするために、これまでの衛星 SAR では使われていない、波長の長い P バンドを用いた衛星 SAR (BIOMASS ミッション; Hélière et al. 2009) が計画されている。また、後方散乱係数だけでなく、電波の持つ位相や偏波の情報を用いる方法 (ポラリメトリック・インターフェロメトリ) も研究されており (Papathanassiou and Cloude 2001)，今後の実用化が期待されている。

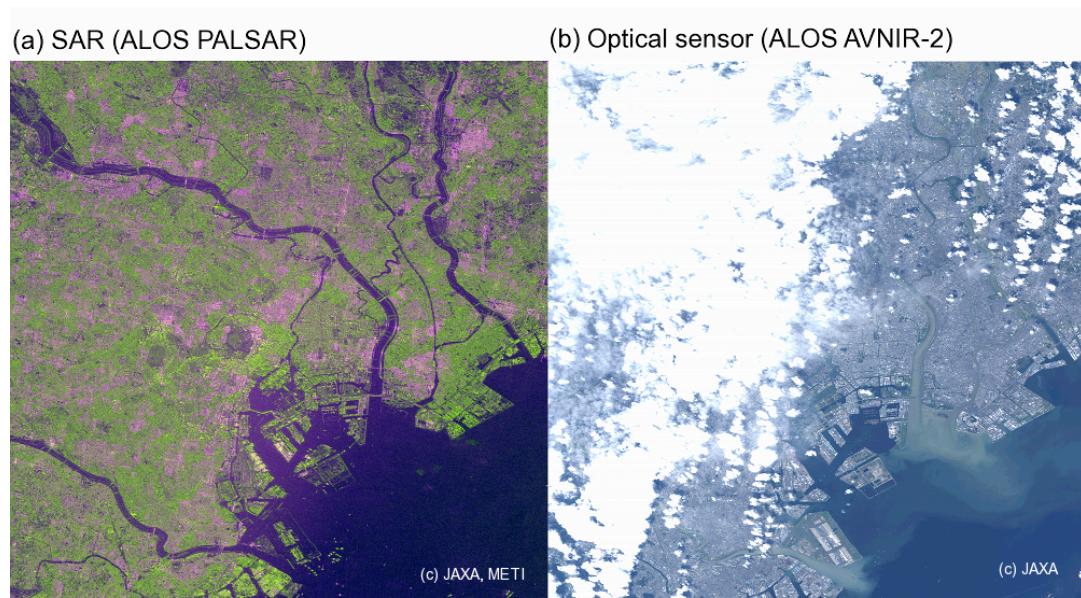


図 2 衛星 ALOS に搭載の合成開口レーダ (SAR) と光学センサによる取得画像 (観測日: 2007 年 9 月 15 日, 場所: 東京中心部周辺)。(a) L バンド SAR (PALSAR, R/G/B = HH 偏波/HV 偏波/HH 偏波-HV 偏波), (b) 光学センサ (AVNIR-2, R/G/B = バンド 3/バンド 2/バンド 1)。

ド 2/バンド 1)。

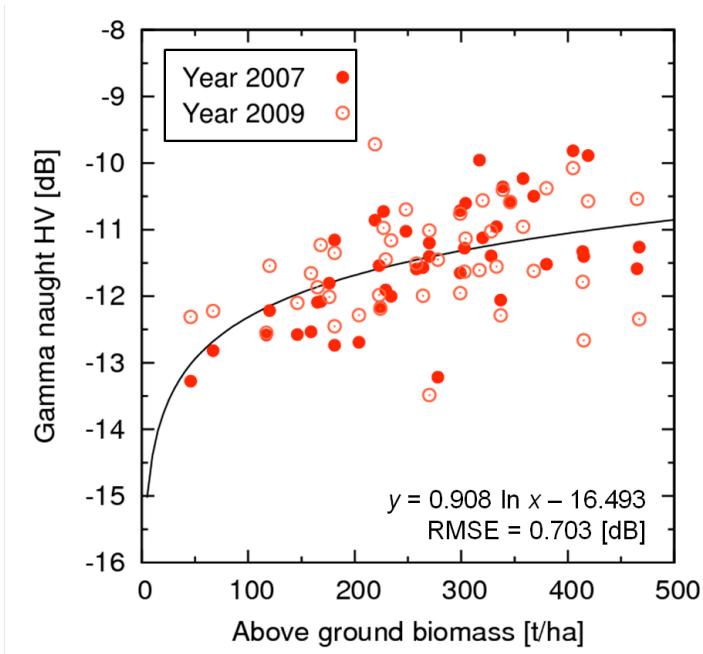


図 3 環境省生物多様性センターモニタリングサイト 1000(石原ら 2010; Ishihara et al. 2011)による森林地上部バイオマスデータと ALOS PALSAR の後方散乱係数(HV 偏波)の関係。Motohka et al. (2011)を改変。

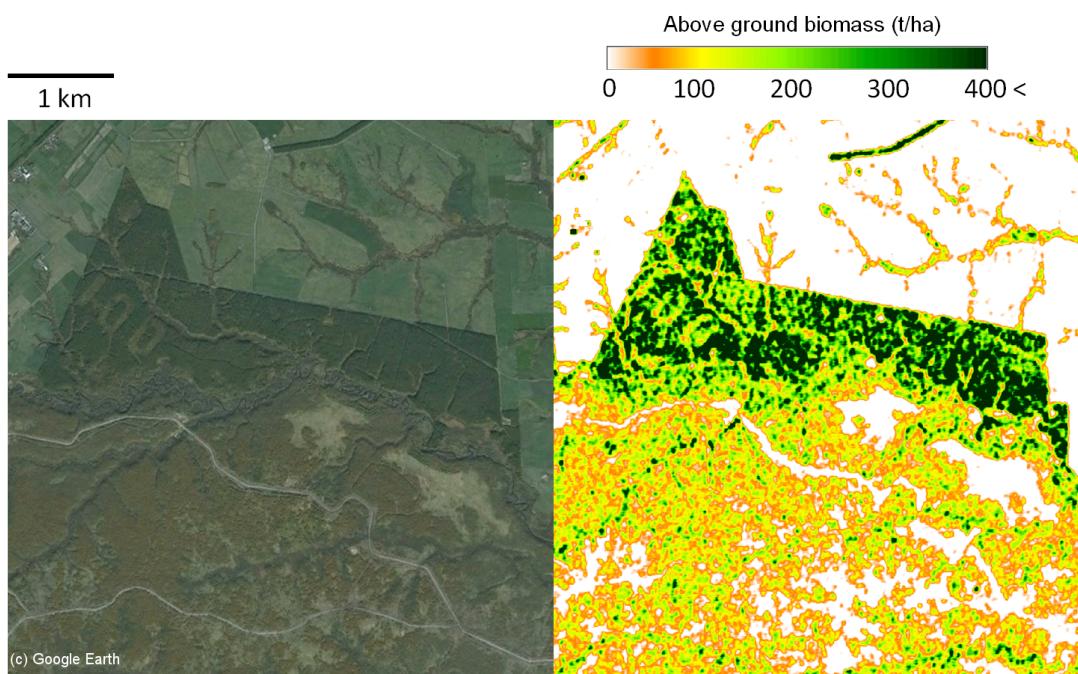


図 4 図 3 の経験式を用いて推定した森林の地上部バイオマス分布 (右)。

3. 光学センサによる方法

光学センサは、可視域と赤外域の波長帯を測定するセンサであり、主に太陽光の反射・散乱や熱放射を観測する。例えば、インターネットの地図サービスで使われる高解像度の衛星空中写真も、光学センサによるものである。センサや衛星によって解像度・観測幅・観測頻度は様々であり、植生観測によく用いられるセンサには次のようなものがある：Terra/Aqua MODIS（解像度 250-1000 m, 米国）, ENVISAT MERIS（解像度 300 m, 欧州, 2012 年に運用終了）, Landsat（解像度 30-120 m, 米国）, ASTER（解像度 15-90 m, 日本・米国）, ALOS AVNIR-2（解像度 10 m, 日本, 2011 年に運用終了）, GeoEye・IKONOS・QuickBird・WorldView-1/2 などの商用センサ（解像度 数 10 cm-数 m）。

衛星によって測定される森林の分光反射特性（波長別の光の反射率）と地上部バイオマスの関係は、古くから調べられているものの、相関が低いことがわかっている（Sader et al. 1989）。これは、森林における可視域・近赤外域の反射率が主に葉の量・色素・配置の影響を強く受け、幹や枝の量には感度が弱いためである。また、分光反射特性は展葉や紅葉などの植物季節（フェノロジー）によって大きく変化することも、バイオマスの推定を困難にする（Muukkonen and Heiskanen 2007）。さらには、雲や大気エアロゾルの影響を受けるため、これらを除去する前処理が必要になる。このように困難は多くあるが、MODIS などの低解像度（250-1000 m）データを用いて広域のバイオマス分布を推定している事例もある（Baccini et al. 2008）。一方、中解像度以上（60 m 以下）のデータでは、画像表面のテクスチャを用いる方法もあり、分光反射特性のみを用いる場合に比べて精度が向上することが示されている（Sarker and Nichol 2011）。

上記のような DR 法には多くの困難があるため、まず樹冠の閉鎖度や土地被覆タイプなどを衛星データから決定し、そこからバイオマスを推定する CA 法の開発も多く行われている（Hall et al. 2006; Labrecque et al. 2006; Asner 2009, Asner et al. 2010）。この方法では、Landsat などの主に中解像度（10-60 m）から高解像度（-10 m）の森林のギャップや密度が判読できるデータがよく用いられる。推定精度（RMSE）は、50 t/ha 程度が得られている。

4. LiDAR による方法

LiDAR は、対象に向けてレーザー光を発射し、反射や散乱されて返ってきた光の往復時間や強度などを測定するセンサである。光が発射されて返ってくるまでの時間から、対象までの距離を知ることができる。人工衛星から森林に向かってレーザー光を打ち込むと、葉、枝、幹、林床植生、地面など各構成要素からの反射が時間差で記録され、反射強度の鉛直方向プロファイルを得ることができる（図 5）。一般に、地面からの反射強度は最も大きく、一方で樹冠は反射の開始部であると見なせるので、その時間差を見ることで、樹冠高を推定することができる。

LiDAR を搭載した人工衛星には、米国の ICESat がある（Schutz et al. 2005）。ICESat の主目的は氷床の質量収支の解明であるが、森林のバイオマス推定にもデータは活用されている。運用期間は 2003 年から 2009 年であり、現在は後継の ICESat-2 が計画されている。

る。ICESat の 1 回の観測のフットプリントは約 70 m, レーザー光の波長には近赤外(1064 nm)と可視緑(532 nm)が用いられている。そのため、雲があるところでは観測できない。アマゾンや米国内での検証では、ICESat による樹冠高の推定精度 (RMSE) は 3-5 m 程度である (Lefsky et al. 2005; 2007; Lefsky 2010)。特に, Lorey's height (胸高断面積で重みづけ平均した樹高) の推定精度が最も高いことがわかっている (Lefsky 2010)。森林バイオマスの推定は、ICESat による樹冠高の推定値と地上部バイオマスの間の経験式を用いて行われている。経験式はべき関数になることが、ラテンアメリカ、アフリカ、東南アジアの約 500 点のバイオマス観測データを用いて確かめられている (Lefsky et al. 2005; Saatchi et al. 2011)。Lefsky et al. (2005) は、地上部バイオマスを約 60 t/ha の精度 (RMSE) で推定している。

LiDAR の計測におけるレーザー光パルスは、一定間隔ごとに発射される。ICESat の場合は 40 Hz (1 秒間に 40 回) であり、これは、衛星進行方向に沿って平均約 170 m の間隔で観測することになる。すなわち、LiDAR による測定は、面的なデータ取得ではなく、離散的な点でのデータ取得になる。そのため、LiDAR による推定値と光学センサなどの観測データと組み合わせることで、樹冠高や地上部バイオマス、炭素蓄積量の面的な推定が行われている (Lefsky 2010; Saatchi et al. 2011; Harris et al. 2012)。手法は、ICESat により推定されたバイオマスを教師データとした機械学習であり、入力として MODIS データやマイクロ波散乱計データ (QuickSCAT) が主に用いられている。MODIS や散乱計データの解像度が低いため、それに合わせて出力のバイオマス分布も解像度 1 km となっているが、今後の高解像度化が望まれる。

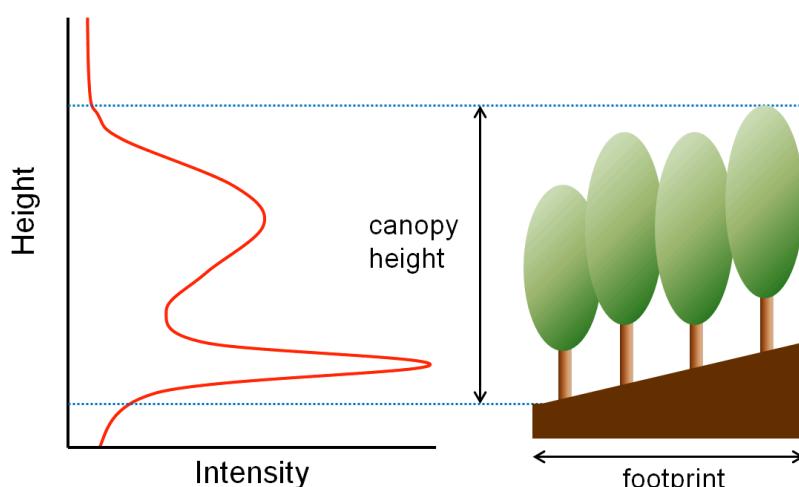


図 5 衛星 LiDAR によって得られるデータの模式図 (左図中の赤線)。観測点ごとに、図のような波形データが得られる。

5. まとめ

上述のように、衛星観測によるバイオマス推定には様々なアプローチがあり、それぞれにメリット・デメリットがある。地域利用に必要とされる解像度 (10-100 m 程度) で

精度良くバイオマスを推定できる方法の研究開発は、まだ発展途上である。今後、各種アプローチの統合をより一層進め、互いのメリットを最大限に活かす手法を開発することが求められる。特に、衛星データから直接的にバイオマスを推定する DR 法は、SAR と光学センサのどちらにおいても、高いバイオマスの推定が困難である。例えば、CA 法と組み合わせることで、推定精度を向上させることができるかもしれない。一方で、手法の統合利用と同時に、新規手法の開発も重要である。現在、日本では植生観測のための地球観測衛星・センサとして、ALOS-2 PALSAR-2 (L バンド SAR) , ALOS-3 (光学センサ) , GCOM-C (光学センサ) , iLOVE (宇宙ステーション搭載の植生 LiDAR) などを開発中であり、新規機能の追加や、性能の向上が図られている。今後の研究開発の進展が期待される。

引用文献

- Asner, G. P. 2009. Tropical forest carbon assessment: Integrating satellite and airborne mapping approaches. *Environ. Res. Lett.*, 4: 034009.
- Asner, G. P., Powell, G. V. N., Mascaro, J., Knapp, D. E., Clark, J. K., Jacobson, J., Kennedy-Bowdoin T., Balaji, A., Paez-Acosta, G., Victoria, E., Secada, L., Valqui, M., Hughes, R. F. 2010. High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107: 16738–16742.
- Baccini, A., Laporte, N., Goetz, S. J., Sun, M., Dong, H. 2008. A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery. *Environ. Res. Lett.*, 3: 045011.
- Englhart, S., Keuck, V., Siegert, F. 2011. Aboveground biomass retrieval in tropical forests—the potential of combined X- and L-band SAR data use, *Rem. Sens. Environ.*, 115: 1260–1271.
- Gibbs, H. K., Brown, S., Niles, J. O., Foley, J. A. 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environ. Res. Lett.*, 2: 045023.
- Goetz, S. J., Baccini, A., Laporte, N. T., Johns, T., Walker, W., Kellndorfer, J., Houghton, R. A., Sun, M. 2009. Mapping and monitoring carbon stocks with satellite observations: a comparison of methods. *Carbon Balance and Management*, 4: doi:10.1186/1750-0680-4-2
- Hall, R. J., Skakun, R. S., Arsenault, E. J., Case, B. S. 2006. Modeling forest stand structure attributes using Landsat ETM+ data: Application to mapping of aboveground biomass and stand volume. *Forest Ecol. Manag.*, 225: 378–390.
- Harris, N. L., Brown, S., Hagen, S. C., Saatchi, S. S., Petrova, S., Salas, W., Hansen, M. C., Potapov, P. V., Lotsch, A. 2012. Baseline Map of Carbon Emissions from Deforestation in Tropical Regions. *Science*, 336: 1573-1576.
- Hélière, F., Lin, C., Fois, F., Davidson, M., Thompson, A., Bensi, P. 2009. BIOMASS: A P-band SAR Earth explorer core mission candidate. *Proc. IEEE Radar Conf.*: 1–6.

- Imhoff, M. L. 1995. Radar backscatter and biomass saturation—ramifications for global biomass inventory. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sensing*, 33: 511–518.
- 石原正恵・石田健・井田秀行・伊東明・榎木勉・大久保達弘・金子隆之・金子信博・倉本恵生・酒井武・齊藤哲・崎尾均・齋元道徳・芝野博文・杉田久志・鈴木三男・高木正博・高嶋敦史・武生雅明・田代直明・田中信行・徳地直子・並川寛司・新山馨・西村尚之・野口麻穂子・野宮治人・日浦勉・藤原章雄・星野大介・本間航介・蒔田明史・正木隆・吉岡崇仁・吉田俊也. 2010. モニタリングサイト 1000 森林・草原調査コアサイト・準コアサイトの毎木調査データの概要. 日本生態学会誌 60 : 111 –123.
- Ishihara, M. I., Suzuki, S. N., Nakamura, M., Enoki, T., Fujiwara A., Hiura F., Homma, K., Hoshino, D., Hoshizaki, K., Ida, H., Ishida, K., Itoh, A., Kaneko, T., Kubota, K., Kuraji, K., Kuramoto, S., Makita, A., Masaki, T., Namikawa, K., Niiyama, K., Noguchi, M., Nomiya, H., Ohkubo, T., Saito, S., Sakai, T., Sakimoto, M., Sakio, H., Shibano, H., Sugita, H., Suzuki, M., Takashima, A., Tanaka, N., Tashiro, N., Tokuchi, N., Yakushima Forest Environment Conservation Center, Yoshida, T., Yoshida, Y. 2011. Forest stand structure, composition, and dynamics in 34 sites over Japan. *Ecological Research (Data Paper)*, 26: 1007-1008.
- Labrecque, S., Fournier, R. A., Luther, J. E., Piercey, D. E. 2006. A comparison of four methods to map biomass from Landsat-TM and inventory data in Western Newfoundland. *Forest Ecol. Manag.*, 226: 129-144.
- Lefsky, M., Harding, D., Keller, M., Cohen, W., Carabajal, C., Del Bom Espirito-Santo, F., Hunter, M., de Oliveira Jr., R. de Camargo, P. 2005. Estimates of forest canopy height and aboveground biomass using ICESat. *Geophys. Res. Lett.*, 32: doi:10.1029/2005GL023971.
- Lefsky, M. A., Keller, M., Pang, Y., de Camargo, P. Hunter, M. O. 2007. Revised method for forest canopy height estimation from the Geoscience Laser Altimeter System waveforms. *J. Appl. Remote Sens.*, 1: 1-18.
- Lefsky, M. 2010. A global forest canopy height map from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer and the Geoscience Laser Altimeter System. *Geophys. Res. Lett.*, 37: doi:10.1029/2010GL043622.
- LeToan, T., Beaudoin, A., Riou, J., Guyon, D. 1992. Relating forest biomass to SAR data. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sensing*, 30: 403–411.
- Lu, D. 2006. The potential and challenge of remote sensing-based biomass estimation. *Int. J. Remote Sens.*, 27: 1297-1328.
- Lucas, R., Armston, J., Fairfax, R., Fensham, R., Accad, A., Carreiras, J., Kelley, J., Bunting, P., Clewley, D., Bray, S., Metcalfe, D., Dwyer, J., Bowen, M., Eyre, T., Laidlaw, M., Shimada, M. 2010. An Evaluation of the ALOS PALSAR L-Band Backscatter—Above Ground Biomass Relationship Queensland, Australia: Impacts of Surface Moisture

- Condition and Vegetation Structure. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 3: 576–593.
- Luckman, A. J., Baker, J. R., Kuplich, T. M., Yanasse, C. C. F., Frery, A. C. 1997. A Study of the Relationship between Radar Backscatter and Regenerating Forest Biomass for Spaceborne SAR Instruments. *Rem. Sens. Environ.*, 60: 1-13.
- Mitchard, E. T. A., Saatchi, S. S., Woodhouse, I. H., Nangendo, G., Ribeiro, N. S., Williams, M., Ryan, C. M., Lewis, S. L., Feldpausch, T. R., Meir, P. 2009. Using satellite radar backscatter to predict above-ground woody biomass: a consistent relationship across four different African landscapes. *Geophys. Res. Lett.*, 36: doi:10.1029/2009GL040692.
- Motohka, T., Shimada, M., Isoguchi, O., Ishihara, M. I., Suzuki, S. N. 2011. Relationships between PALSAR backscattering data and forest above ground biomass in Japan. *Proc. IEEE International Geosci. Remote Sensing Symposium (IGARSS)*: 3518-3521.
- Muukkonen, P., Heiskanen, J. 2007. Biomass estimation over a large area based on standwise forest inventory data and the ASTER and MODIS satellite data: A possibility to verify carbon inventories. *Rem. Sens. Environ.*, 107: 617–624.
- Papathanassiou, K. P., Cloude, S. R. 2001. Single-baseline polarimetric SAR interferometry. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sensing*, 39: 2352–2363.
- Rauste, Y. 2005. Multi-temporal JERS SAR data in boreal forest biomass mapping. *Rem. Sens. Environ.*, 97: 263–275.
- Saatchi, S. S., Harris, N. L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E. T. A., Salas, W., Zutta, B. R., Buermann, W., Lewis, S. L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M., Morel, A. 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108: 9899-9904.
- Sader, S. A., Waide, R. B., Lawrence, W. T., Joyce, A. T. 1989. Tropical forest biomass and successional age class relationships to a vegetation index derived from Landsat TM data. *Rem. Sens. Environ.*, 28: 143-156.
- Sandberg, G., Ulander, L. M. H., Fransson, J. E. S., Holmgren, J., LeToan, T. 2011. L- and P-band backscatter intensity for biomass retrieval in hemiboreal forest. *Rem. Sens. Environ.*, 115: 2874-2886.
- Sarker, L. R., Nichol, J. E. 2011. Improved forest biomass estimates using ALOS AVNIR-2 texture indices. *Rem. Sens. Environ.*, 115: 968-977.
- Schutz, B., Zwally, H., Shuman, C., Hancock, D. DiMarzio, J. 2005. Overview of the ICESat Mission. *Geophys. Res. Lett.*, 32: doi:10.1029/2005GL024009.