

課題名 D-0909 指標生物群を用いた生態系機能の広域評価と情報基盤整備

課題代表者名 日浦 勉（北海道大学北方生物圏フィールド科学センター教授）

研究実施期間 平成21～23年度

累計予算額 44,800千円（うち23年度 14,400千円）  
予算額は、間接経費を含む。

## 研究体制

- (1) 指標生物群の特定と環境応答評価および統括  
（北海道北方生物圏フィールド科学センター）
- (2) 簡便な近接リモートセンシングセンサーの開発  
（独）国立環境研究所）
- (3) 森林キャノピーの光合成生産力とその季節性の観測手法の開発  
（岐阜大学流域圏科学研究センター 平成21～22年度）  
（北海道北方生物圏フィールド科学センター 平成23年度）
- (4) 安定同位体による生態系機能評価手法の開発  
（東京大学大学院農学生命科学研究科）
- (5) 土壌無脊椎動物の地理分布と機能解析データベースの構築  
（横浜国立大学大学院環境情報研究院）

## 研究協力機関

筑波大学、海洋研究開発機構、宇宙航空研究開発機構、自然観光研究センター

## 研究概要

### 1. はじめに(研究背景等)

地球温暖化は極地方の氷河の融解による海面上昇や生物の生息域の変化など、生態系に多くの影響を与えることが予測されているが、森林生態系においても大きな変化がもたらされると考えられる。植物の温度に対する応答は光合成や呼吸などの代謝量の変化がよく知られているように、森林生態系のプロセスは温度に左右されるものが多く、温暖化によって植物の生理機能に変化がもたらされると予測される。また、気温の上昇幅は高緯度地方になるほど大きいと考えられ、北方森林生態系は特に大きな影響を受ける可能性が高い。しかし森林生態系のような多種・多数の生物が共存する生態系では温度変化の影響は個々の生物の生理変化にとどまらず、周囲の個体との競争や植食性生物との関係、リター生産の変化を通じた分解系などに連鎖的に変化をもたらすと考えられている。このような異なった栄養段階にまたがった応答を明らかにするには広いスケールで長期間モニタリングすることと大規模な野外実験、および比較解析のためのデータベースを整備することが有効である。

そこで本課題では全国に広く分布する落葉広葉樹林と地表徘徊性甲虫を対象とし、温度変化をはじめとする環境変動にこれらの生物群や生態系機能がどのように応答するかを、パターン解析にとどまらず野外大規模操作実験によって明らかにする。そのうえで環境省モニタリングサイトにおける指標生物群としての有効性を検証しようとするものである。また、生態系機能の評価を行う際の有効なツールとして期待されている人工衛星や空中写真、地上観測点に設置した定点自動撮影などから得られる植生の画像情報については、多くのカメラが利用されているにも関わらず、カメラの機種別の感度差や光学特性は公表されることがなく、多点・長期観測に対して統一的な基準を適用することへの障害となってきた。更に光学的に安定し、かつ高画質の屋外定点観測カメラが存在していないことも問題であり、開発が望まれていた。また、生態学的現象の広域的な理解や、環境変動に伴う植生動態および生態系機能の変化の予測には、植物の機能的性質のデータや物質循環の主要な部分を担う土壌生態系の反応を広範囲に渡ってまとめる必要がある。それらを目的としたデータベース構築・メタ解析が1990年代初頭から世界的に行われてきたが、日本からのデータは殆ど含まれていないのが現状である。日本国内には植物機能的性質などの統合的データベースは存在せず、データベースの整備も早急に進めていく必要がある。

## 2. 研究開発目的

本研究課題は、日本長期生態学研究ネットワーク（JaLTER）を中心として環境省モニタリングサイト1000森林分野調査（モニ1000）、日本炭素循環観測ネットワーク（JapanFlux）、Phenological Eyes Network（PEN）といった現状の各生態系観測ネットワークの連携を強化することによって森林生態系における生態系総合監視システムを構築し、生態系機能の時空間的変動を明らかにするための指標生物群を特定することを目的とする。このために5つのサブグループを設けた。

1) 指標生物群の選定と環境応答評価および総括：モニ1000データの解析によって指標生物群を特定し、大規模野外操作実験によってそれらの環境応答特性を明確にする。この他、JaLTERを中心としてモニ1000、JapanFlux、PENといった現状の各生態系観測ネットワークの連携強化を行う。2) 森林キャノピーの光合成生産力とその季節性の観測手法の開発：各サイトの生産性を簡便に推定するための手法を開発し、モニ1000データによってこれを検証する。3) 安定同位体による生態系機能評価手法の開発：植物の水・養分利用特性、土壌養分ダイナミクスを明らかにすることを通して生態系の水・養分循環の地理的な特徴を浮き彫りにする。4) 簡便な近接リモートセンシングセンサーの開発：林冠の機能やフェノロジーを多点でモニタリング可能とする簡便なセンサーを開発する。5) 土壌無脊椎動物の地理分布と機能解析データベースの構築：全国における指標昆虫の栄養段階（食物網の長さ）を明らかにすることで、各サイトにおける食物網多様性の指標を作成する。また機能的性質に関するデータベースを構築する。これらサブテーマは環境変動に対して樹木葉の質と量が変化することで引き起こされる事象によって切り結ばれている。

## 3. 研究開発の方法

### (1) 指標生物群の特定と環境応答評価および総括

下記の大規模操作実験を実施し、あわせてこれまでに得られたデータをもとに統合的解析を進めた。

#### 1) 落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響の解析

約550個体にデンドロメータを設置し、7年間毎月直径成長を測定したデータをもとに気象条件等の効果を解析した。

#### 2) ミズナラ林冠木の温暖化処理に伴う葉形質の変化とその分光学的評価

森林内において温暖化を模した土壌の加温処理を行い、林冠木の個葉特性と植食性昆虫による食害度を観測した。さらに個葉で観測した分光反射データを用いて加温処理による個葉特性の変化の非破壊での推定を試み、将来的なりリモートセンシングの有効性について検討した。

#### 3) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリターフォール操作実験の開始

苫小牧研究林におけるモニ1000の調査データを利用し、地表徘徊性甲虫の種組成の年次変動が、気象条件や有機物堆積量の年次変動によってどの程度説明され得るかを検討した。また地表徘徊性昆虫の移動に配慮したリターの操作実験を行い、温暖化による植物生産の変化による土壌動物群集への影響を評価する研究を行った。

#### 4) 落葉広葉樹林における毎木調査データからの葉面積指数の推定方法の開発

苫小牧研究林で1998年から測定されている樹種毎のリターフォール量のデータと毎木調査データを用いて、毎木調査データから葉面積指数を推定する方法を開発した

### (2) 簡便な近接リモートセンシングセンサーの開発

北海道大学苫小牧研究林内の落葉広葉樹林内に設置された林冠クレーン（タワー部分高さ35m）に、可視2波長+近赤外1波長の画像を撮影できる小型カメラ（Tetracam製 ADC3）をベースにした自動撮影システムと、395~1042nmの反射率を約10nm半値幅で撮影することができるハイパースペクトルカメラ（Specim, ImSpector V10）を設置し、クレーン周囲の半径40mの範囲に立地している代表的な6樹種について展葉前の春先から落葉期まで連続撮影を継続した。画像解析と同じ場所の枝のフェノロジー（展葉時期、黄葉・紅葉、落葉時期）の観察を行った。フェノロジー観察は春季（5~6月）、秋季（9~11月）は毎週2回行い、夏季（7~8月）は毎月2~3回実施した。葉の展開や落葉は、当年枝長あたりの葉面積の変化から評価し、黄葉・紅葉は、定期的に採取した葉に含まれるクロロフィルa、クロロフィルbの合計濃度の変化から客観的に評価した。これらのフェノロジー情報に対して、上述2種類のカメラから得られる植生指数NDVI, GRVI, CCI, GRとの比較を行い、フェノロジー観測に有効な植生指数を選定した。

次に、簡易なフェノロジーセンサーとして市販デジタルカメラの利用を検討するため、任意の波長の光（単色光）が取り出せる光源であるモノクロメーターを用いて、市販されている野外観測用デジタルカメラや市販のデジタル一眼カメラの内部センサーの分光性能（波長感度）の評価を行い、分光感度評価手順とした。併せてデジタルカメラの機種や撮影モードの違いがフェノロジー観測に与える影響を評価するため代表的デジタルカメラ複数機種を用い、撮影設定を変えつつ屋外にてカラーチャートとカラマツ林の長期撮影を行った。

更に長期間デジタルカメラを屋外に設置しフェノロジーを観測するための、一眼レフ用、コンパクトカメラ用の汎用的な自動撮影ハウジングを開発し、JaLTERサイト等にて試験撮影を開始した。

最後に地上における詳細なフェノロジー観測と衛星による広域観測とをシームレスに繋ぐことを目的として、植生指数GRを地上設置カメラとMODIS衛星画像に適用し、同一対象における比較を試みた。

### (3) 森林キャノピーの光合成生産力とその季節性の観測手法の開発

研究は岐阜県高山市の岐阜大学・高山試験地に設置されている冷温帯落葉広葉樹林（通称：高山サイト）において行った。本研究は上述の「目的」のとおり、(1) 個葉レベル、(2) キャノピーレベルでの観測と解析を行った。

#### 1) 個葉レベル

研究対象とした冷温帯落葉広葉樹林の林冠（キャノピー）を優占するミズナラとダケカンバを対象として、林冠観測タワー上にて、個葉の光合成特性（LI-6400を使用）、クロロフィル含量（SPAD計を使用）、形態的特性（LMA）等を、展葉期（5月下旬）から落葉期（10月下旬）にかけて2～3週間間隔で測定した。各測定時には3～7枚の見かけ上ダメージの無い葉を選んだ。

#### 2) キャノピーレベル

キャノピーの光合成生産力を、①森林の総葉面積（LAI）と個葉光合成能力（ $V_{cmax}$ ）の積、②葉群の総光合成速度（Gross Primary Production: GPP）の日積算量（GPPday）、③晴天日のGPP瞬間値の最大値（GPPmax）によって表すこととした。またこれらの光合成生産力の指標を、葉群からの光学的反射スペクトルから算出される各種の植生指数（Vegetation Index）との対応関係を検討することにより、衛星観測によるVIから光合成生産力の時空間分布を推定する手法の検証を行った。GPPは、林冠木の個葉光合成特性（ $V_{cmax}$ ）と林冠の葉面積指数（LAI）、および気象パラメータを入力値として生態系炭素収支モデル（LSM, Bonan 1996）により推定した。検討すべきVIとして、NDVI (normalized difference vegetation index)、EVI (enhanced vegetation index)、GRVI (green vegetation index)、CI (chlorophyll index)、CCI (canopy chlorophyll index)を採用した。光合成生産力と各種VIの対応関係の普遍性を検出すべく、2004年から2009年までの期間について上述の生理生態学的観測とモデル計算およびデータ解析を行った。

### (4) 安定同位体による生態系機能評価手法の開発

新たな安定同位体比情報の取得（測定）、解析方法を開発するために、森林集水域の試験地（滋賀県桐生試験地、東京都田無試験地）を設定した。土壌中の窒素形態変化の季節的な変動を、実験室培養による同位体希釈法を用いて測定し、加えて、原位置土壌溶液中の硝酸（ $NO_3^-$ ）の安定同位体比をモニターすることで原位置での変化を把握した。さらに、こうした窒素の形態変化の活性がどのような微生物活動によって生じているのかを把握するために、遺伝子情報を用いた土壌微生物の群集構造に関する解析と同位体比情報を活用する活性測定を試みた。

### (5) 土壌無脊椎動物の地理分布と機能解析データベースの構築

#### 1) ピットフォールトラップによる地表徘徊性甲虫調査

モニタリングサイト1000の森林調査区のうち、苫小牧、カヌマ沢、佐渡（大佐渡、豊岡）、綾、田野、与那の各調査地でピットフォールトラップ調査と土壌動物の掘り取り調査を行った。

捕食者とその餌となる被食者との種間関係の強さは、連結度(Connectance)と呼ばれている。本調査では列島スケールでミミズのデータが得られているが、各サイトで正確にミミズとその捕食者との関係を確認することは困難である。また、ミミズ群集は限られた掘り取り調査では十分に把握できていない。そこで、各サイトで2009年から2011年の3年間にモニタリング1000によって捕獲された地表徘徊性甲虫のリストから総種数を得た。これらの甲虫の食性は、すべて肉食性もしくは雑食性であり、基本的にミミズの生体または、死体を摂食すると考えた。また、各サイトの

半径50kmの地点からこれまでに報告された大型ミミズ類のリストを作成し、機能群データベースを作成した。ミミズを被食者、地表徘徊性甲虫を捕食者と考え、各地点での最大となる種間関係数（ミミズ種数×捕食者種数）を、日本全体の種間関係数で割ったものを連結度とみなした<sup>8)</sup>。

## 2) カマアシムシ類地理分布解析

全国のカマアシムシ類の群集解析を行うため、2007年までに出版された日本におけるカマアシムシの分類学的論文や採集記録の報告をもとに、採集場所や植生、標高が明らかである地点について、種の在/不在データを収集した。緯度経度は世界測地系(WGS84)を用いて記述し、緯度経度が明記されていない記録については、採集地点の住所からアドレスジオコーディングを用いて座標値を得た。

採集記録の地理的な偏りを明らかにするため、行政区分と生物地理学的重要性を加味して、全国を10地域に分割した。この際、対馬・奄岐は朝鮮半島と共通の生物群が、琉球列島は固有種や中国・台湾と共通の生物群が多く独特な生物相を持つことが知られているため、九州とするのではなく、対馬、琉球として独立した地域とした。それぞれの面積あたり採集地点数を算出し、採集努力量とした。また、地域ごとの採集努力量を評価するために、EstimateS ver. 8.2.0のChao1指数を用いて総出現種数を予測した<sup>10)</sup>。種多様性の高い地域を明らかにするため、それぞれの地域の面積あたり予測総出現種数を算出した。

全国10地域の種組成を比較するため、各地域ごとの種の在/不在データを集計した。このデータをもとに、PC-ORD<sup>11)</sup>のTwinspan<sup>12)</sup>を用いて、地域ごとの種組成を類型化した。類型化された地域間の種組成の類似度を算出するため、統計ソフトR ver. 2.13.0<sup>13)</sup>を用いてJaccard指数を算出した。

共出現種を明らかにするために、出現種数の半数である6種以上が出現した地点の種組成を元にWard法を用いてクラスター分析を行った。6種以上出現する地点は比較的攪乱の少ない、安定した環境であると考えられ、人為的影響を排除できると考えられる。類型化された各グループの指標種Indval<sup>14)</sup>を明らかにするため、Borcard et al. (2011)<sup>15)</sup>に従って統計ソフトRにより算出した。また、植生、標高、気候（最高気温、最低気温、年平均降水量）を説明変数、各グループの有無を応答変数としたロジスティック回帰を行った。植生は広葉樹林を1、針葉樹林を0とした二値化を行った。各採集地点の気象条件（最高気温、最低気温、年平均降水量）は、メッシュ気候値2000<sup>16)</sup>より取得した1kmメッシュ気候値を利用した。応答変数の選択については、ベストモデルだけでなく、 $\Delta AIC$ が2未満のモデルを全て考慮した。

## 4. 結果及び考察

### (1) 指標生物群の特定と環境応答評価および総括

下記の大規模操作実験を実施し、あわせてこれまでに得られたデータをもとに統合的解析を進めた。研究は北海道大学・苫小牧研究林の冷温帯落葉広葉樹林において行った。苫小牧研究林はJaLTERおよびJapanFlux、モニ1000のコアサイトであり、1998年から微気象学的手法によるCO<sub>2</sub>フラックスの連続観測や樹木成長量、樹種毎のリターフォール等、2004年からピットフォールトラップによる地表徘徊性甲虫の継続的な観測が行われている。

#### 1) 落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響の解析

約550個体にデンドロメータを設置し、7年間毎月直径成長を測定したデータをもとに気象条件等の効果を解析した。

#### 2) ミズナラ林冠木の温暖化処理に伴う葉形質の変化とその分光学的評価

森林内において温暖化を模した土壌の加温処理を行い、林冠木の個葉特性と植食性昆虫による食害度を観測した。さらに個葉で観測した分光反射データ（波長451-2400 nm）を用いて加温処理による個葉特性の変化の非破壊での推定を試み、将来的なりモートセンシングの有効性について検討した。

#### 3) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリターフォール操作実験の開始

苫小牧研究林におけるモニ1000の調査データを利用し、地表徘徊性甲虫の種組成の年次変動が、気象条件や有機物堆積量の年次変動によってどの程度説明され得るかを検討した。また地表徘徊性昆虫の移動に配慮したリターの操作実験を行い、植物の生産の変化による土壌動物群集への影響を評価する研究を行った。

#### 4) 落葉広葉樹林における毎木調査データからの葉面積指数の推定方法の開発

苫小牧研究林で1998年から測定されている樹種毎のリターフォール量のデータと毎木調査デー



タを用いて、毎木調査データから葉面積指数を推定する方法を開発した。

## (2) 簡便な近接リモートセンシングセンサーの開発

従来から植生リモートセンシングで一般的に使われてきた植生指数NDVIについては、小型NDVIカメラなどを用い、樹種毎に閾値を決定することでフェノロジー観測が可能であることを示した。ハイパーカメラの解析により、連続分光の微分解析から算出するCCIを始め、市販デジタルカメラ画像から算出できる可視植生指数であるGRやGRVIがフェノロジーの観測に有効であることが判明した。実際に市販カメラの利用に際してはオリジナルに近い撮影情報を保存するRAWモードでの撮影が望ましいことが明らかとなった。様々な自然環境下にてカメラを長期運用するためのハウジングを開発し、特に湿度の高い環境下で問題となるハウジング内部の結露については湿度を調節する効果のあるメソポーラス多孔質セラミックプレートが乾燥材の定期交換と同様の効果があることが判明した。

可視系インデックスのGRをMODIS画像に適用し、2004年に台風の攪乱を受けた苫小牧国有林のカラマツ林における時系列変化を求めたところ、従来から用いられているNDVIよりもGRの方が攪乱と回復状況の観測に有効であった。地上に設置したカメラとMODIS観測による同一対象のGRについて比較したところ、指数値の絶対値は異なるものの季節変化パターンは極めて良く一致し、カメラによる詳細観測と衛星による広域観測において、可視系インデックスであるGRを用いたフェノロジー観測が可能であることを示した。

## (3) 森林キャノピーの光合成生産力とその季節性の観測手法の開発

### 1) 個葉レベル

高山サイトの冷温帯落葉広葉樹林の主要林冠木であるミズナラとダケカンバの個葉光合成能 ( $V_{cmax}$ ) およびクロロフィル含量指標 (SPAD) の観測結果 (図1) からは、これらの生理生態学的特性には明瞭な季節性と経年変動が見られることがわかった。さらに  $V_{cmax}$  の簡易指標を得るべく、SPADとの関係を調べた結果 (図2)、SPAD値は  $V_{cmax}$  の季節変化パターンを表す指標として有効であるものの、夏期はSPAD値が一定のレベルで飽和してしまうため  $V_{cmax}$  値を推定するには困難であることが示唆された。

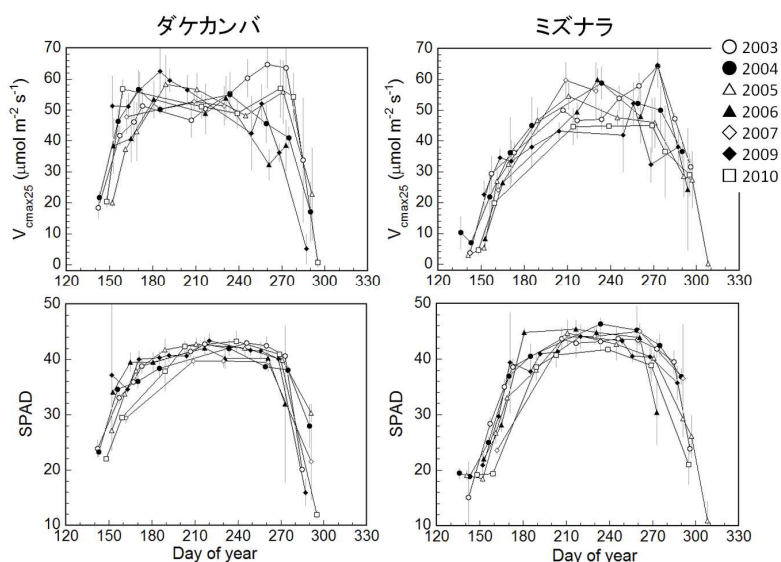


図-1 ダケカンバとミズナラの個葉光合成能 ( $V_{cmax}$ 、上段) とクロロフィル含量指標 (SPAD、下段) の季節変化と経年変動。(村岡・野田ら、未発表)

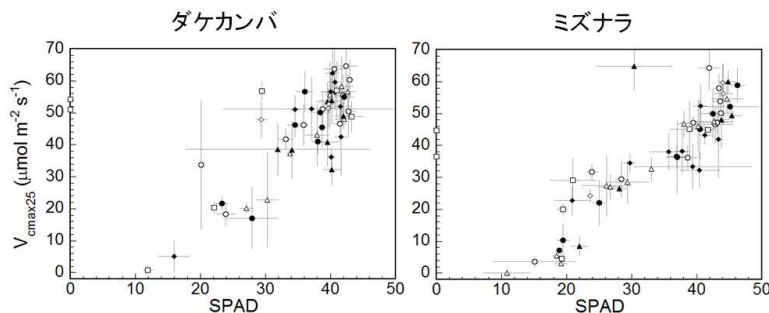


図2 個葉光合成能 ( $V_{cmax}$ ) とクロロフィル含量指標 (SPAD) との対応関係。季節を通じて得られた観測値をすべてプロットした。プロットは観測時点ごとの平均±標準偏差を示す。(村岡・野田ら、未発表)

2) キャノピーレベル

各種VIと光合成生産力指標との関係は、季節を通じて変化することに加えて、春～夏（展葉～成熟）と夏～秋（成熟期～紅葉・落葉）でパターンが異なった（図3）。この結果は、VIと光合成生産量が季節を通じて1つの直線的な関係を示すという既往研究とは大きく異なるものであり、今後の衛星観測による広域モニタリングの精度に影響を及ぼすものである。図(3)-3で示したEVIまたはNDVIとGPPmaxの関係から経験的な回帰式を得て、高山サイト（TKY）と北海道大学苫小牧研究林（TOEF）の冷温帯落葉広葉樹林を対象としたMODISデータに適用した結果、および、EVIとGPPmaxの関係式を中部地方と北海道地方の落葉広葉樹林地帯に適用した結果を図4に示す。現時点での解析結果にはまだ各地点での検証が必要とされるが、本研究によって、植生指数に基づいて光合成生産力の長期・広域評価が可能になった。

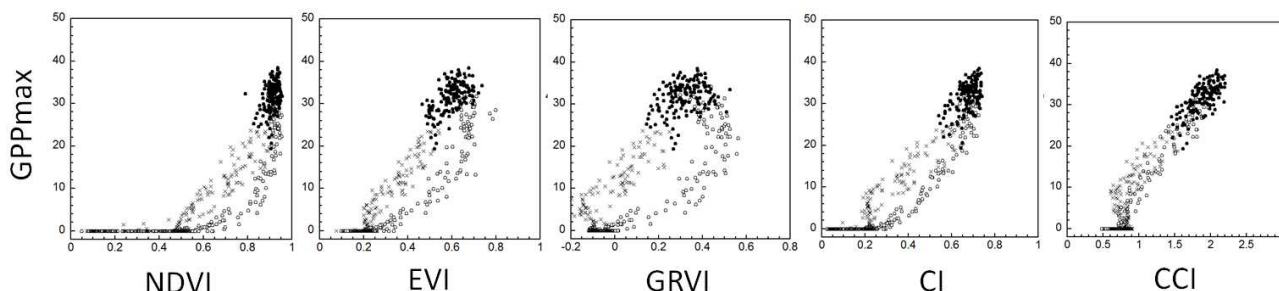


図3 植生指数 (NDVI, EVI, GRVI, CI, CCI) と光合成生産力 (GPPmax) との関係。(村岡ら、論文投稿中)

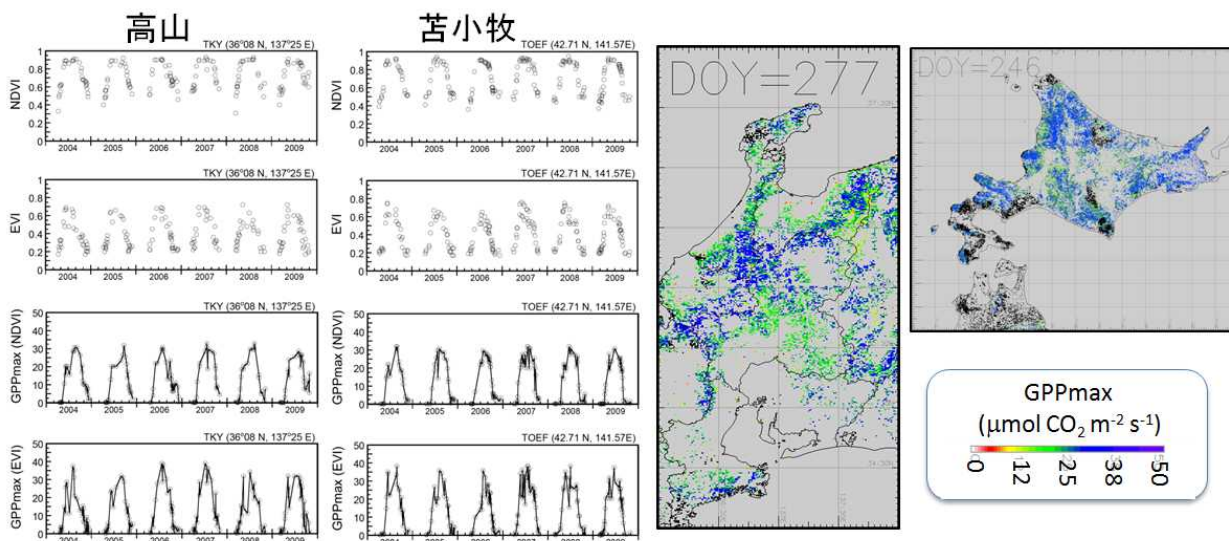


図4 高山および苫小牧の落葉広葉樹林を対象としたNDVIとEVI、およびこれらから推定した光合成生産力 (GPPmax) の季節・経年変動、および、中部地方と北海道の落葉広葉樹林を対象とした推定例。(村岡ら、論文投稿中)

## (4) 安定同位体による生態系機能評価手法の開発

土壌水中の硝酸の  $\delta 180$  から、マスバランスモデルを介することによって土壌中での総硝化量が推定可能であることが示された。同じ観測サイトの土壌試料を対象に行った、 $15\text{N}$ トレーサーを用いた同位体希釈法による培養実験の結果は、土壌中での総無機化速度、総硝化速度ともに、それぞれの純速度に比べて著しく大きく、両方の過程で不動化が活発に生じていることを示していた。また、土壌中の機能遺伝子の採取と解析を行うことで、森林土壌表層における脱窒菌の存在が明らかになった。同位体トレーサーを用いる活性測定の結果、嫌気条件で十分な脱窒活性が有ることが明らかになった。

## (5) 土壌無脊椎動物の地理分布と機能解析データベースの構築

## 1) 森林のミミズ現存量の地理分布と捕食者との関係

平均気温と現存量との関係は、全現存量は苫小牧で最も多く、豊岡で最も少なかったが、明瞭な関係はみられなかった。少なくとも北方でミミズ現存量が低くなる傾向は認められないと言える。

各調査地の甲虫とミミズの連結度は0.01から0.16の値をとり、温度との間に弱い負の相関関係が見られた ( $R_{\text{adj}}=0.3944$ ,  $p=0.075$ ) (図5)。各地に生息するミミズの種数は、苫小牧と与那でやや高い値が見られたが、地点間の大きな差がなく、連結度には各地の甲虫の種数の違いが影響していた。この連結度は実際にミミズが補食されたという観察に基づくものではなく、各地においても潜在的な数値を表していると考えの方がよいが、それでも温度との負の関係が見られた点で注目に値する。日本の温暖な地域では、地表性のミミズが少なく、地表徘徊性甲虫の餌資源が少ないことが示唆される。この原因としては、温暖な地域で落葉の分解速度が速く、ミミズに十分な資源量がなく、地表性が少ない可能性があるが、掘り取り調査の結果この仮説を支持しない。連結度の低さを、甲虫群集がより南の地点ではミミズへの依存度が低いと考えると、地表徘徊性甲虫以外の捕食者がミミズ群集を制御している可能性が指摘できる。

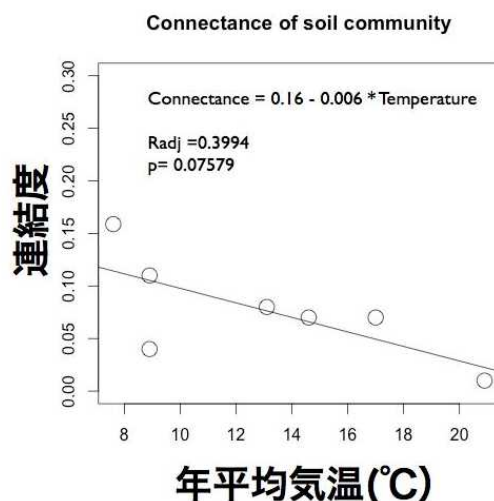


図5 ミミズ- 地表徘徊性甲虫群集の連結度と平均気温との関係 (右)。

## 2) カマアシムシ分布データ

植生や標高も明記されていた3103地点、71分類群 (64種3亜種4型) の情報から合計7077種・地点の採集記録を得ることができ、ファイルメーカーのデータベースとして整理できた。琉球や対馬では面積当たりの調査努力が大きかったが、出現種数は少なく、おおむね面積が広いほど多くの種が分布していた。特に、関東と中部では他の地域より多くの種が分布していた。

これを元に、森林で一箇所から6種以上出現した143地点の情報を用いてTwinspanでグループ分けを行い、大きく地理分布の異なる3グループを得た (図6)。グループ1は北海道から中部日本まで、グループ2は東北から西日本に、グループ3は関東から西日本まで分布していた (図6)。これら3グループの分布が重なる関東から東北南部が、日本でのカマアシムシ類の多様性が高い地点であった。これらのグループの分布を環境要因と一般化線形モデルを用いて関係を見たところ、グループ1は最高、最低気温が低い場所、グループ2は降水量が少ないところ、そしてグループ3は最高、最低気温

が高く、降水量が多いところに見られた。また、針葉樹と広葉樹という樹種の違いは、どのグループにも影響していなかった（図6）。

グループⅠは大陸から樺太を経て北海道、本州へと移動してきた種を含んでおり、低温に耐える特徴を持つ。一方、グループⅡ、Ⅲは朝鮮半島経由で九州、本州へと移動してきた種を含んでおり、これらの結果は、今立、中村によるこれまでの研究と一致する。グループⅡは降水量と負の、グループⅢが最高、最低気温および降水量と正の関係を持ち、本州のなかで異なる環境を利用していることがわかる。関東、本州中部でカマアシムシ類の種数が多くなっており、関東、本州中部でカマアシムシ類の種数が多くなっているのは3グループの分布が重なるためであることがわかった。

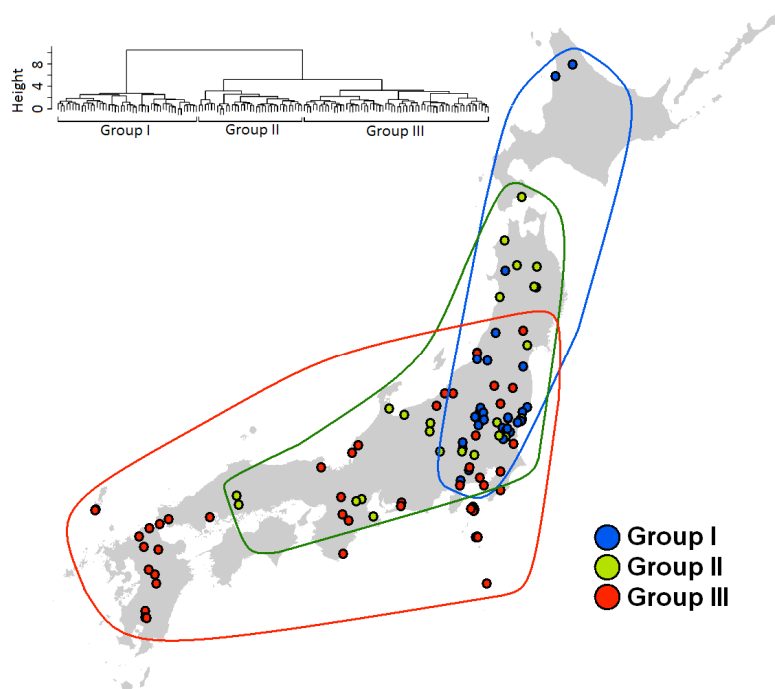


図6 日本列島のカマアシムシ群集の分布。左上は、Twinspanによる群集のクラスター分け。右下は、6種以上採取された地点の3グループの分布。

## 5. 本研究により得られた主な成果

### (1) 科学的意義

全国的に普通種であるミズナラが温暖化に対する指標種として有効である可能性が明らかとなり、森林植生の形質のモニタリングや食害の評価に役立つものと期待される。また地表徘徊性甲虫の一部が短期的な環境変化を敏感に反映しうることが示され、気候変動などの指標として有用である可能性が示された。

土壌加温処理に対する樹木の応答やそれと関連した植食昆虫との関係には樹種間差異が存在する可能性がある。今後、分光情報による推定モデルの精度を向上させてリンクすることができれば、地域スケールでの森林植生の形質のモニタリングや温暖化の影響評価に役立つ可能性がある。

### (2) 環境政策への貢献

本研究により栄養段階の異なる複数生物の環境変動に対する応答を明らかにしたことで、森林生態系への影響評価を行う方法確立に資することが出来る。

## 6. 研究成果の主な発表状況

### (1) 主な誌上発表

<査読付き論文>

- 1) Ohte, N., Tokuchi, N., and Osaka, K. (2010): Press. Hydrologic controls on the nitrogen dynamics of forested ecosystems investigated using water and nitrate isotope signatures. In: Ohkouchi, N., et al., (eds) Earth, Life and Isotope. Kyoto: Kyoto University.
- 2) Ide, R., Nakaji, T., Motohka, T., and Oguma, H. (2011): Advantages of visible-band spectral



- remote sensing at both satellite and near-surface scales for monitoring the seasonal dynamics of GPP in a Japanese larch forest. *Journal of Agricultural Meteorology*, 67, 75-84.
- 3) Nakaji, T., Oguma, H. and Hiura, T. (2011): Ground-base monitoring of leaf phenology of deciduous broad-leaved trees using high resolution NDVI camera image. *Journal of Agricultural Meteorology*, 67, 65-74.
  - 4) Nagai S., Saitoh T.M., Kobayashi H., Ishihara M., Suzuki R., Motohka T., Nasahara K.N. and 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.
  - 5) 徳地直子、大手信人、臼井伸章、福島慶太郎 (2011): 窒素負荷に伴う森林生態系の窒素循環過程の検討. *日本生態学会誌*, 61, 3, 275-290.
  - 6) N. OHTE.(in press): Tracing sources and pathways of dissolved nitrate in forest and river ecosystems using high-resolution isotopic techniques: A review. *Ecological Research*.
  - 7) OHTE, N., NAKAOKA, M. and SHIBATA, H. (in press): Their Missions and Linkage to Database Development in the Asia-Pacific Region. In *Biodiversity Observation Network in Asia-Pacific region: Towards further development of monitoring activities*, Springer "ILTER and JaLTER.
  - 8) Tokuchi, N., Ohte, N., Osaka, K. and Katsuyama, M. (in press): Separate estimation of N export into baseline N leakage without disturbance and N loss due to insect defoliation in a pine forest watershed in central Japan. *Environmental Monitoring and Assessment*.
  - 9) OHTE, N. (in press): Implications of seasonal variation in nitrate export from forested ecosystems: A review from the hydrological perspective of ecosystem dynamics. *Ecological Research*.

## (2) 主な口頭発表 (学会等)

- 1) Ide R., Oguma H. (2009): Use of digital cameras for observation of vegetation phenology. *AsiaFlux Workshop 2009*
- 2) 井手玲子, 中路達郎, 高木健太郎, 小熊宏之(2010):カラマツ林における群落光合成量と分光植生指標の関係. *農業環境工学関連学会 2009年合同大会同講演要旨集*
- 3) 井手玲子, 中路達郎, 小熊宏之 (2010):融雪と植生フェノロジー観察におけるデジタルカメラの利用とネットワーク化. *第57回日本生態学会, 同講演要旨集*
- 4) 中路達郎, 小熊宏之, 田柳史織, 日浦 勉 (2010):可視-近赤外魚眼カメラを用いた落葉広葉樹林のフェノロジー観察. *第57回日本生態学会, 同講演要旨集*
- 5) 井手玲子, 中路達郎, 小熊宏之 (2010): 融雪と植生フェノロジー観察におけるデジタルカメラの利用とネットワーク化. *第57回日本生態学会, 同講演要旨集*
- 6) Muraoka H. (2010) Ecological process and satellite ecology study on terrestrial carbon cycling in East Asia – interdisciplinary efforts to link Earth, ecosystem and biodiversity observations. 2<sup>nd</sup> Hydrology delivers Earth System Science to Society Joint meeting for GSWP/GLASS, AsiaFlux/FLUXNET, LandFlux-EVAL, CEOP, June 22-25, (Tokyo)
- 7) Muraoka H., Saigusa N., Ohtsuka T., Nasahara K.N., Noda H., Nagai S. and Koizumi H. (2010) Long-term ecological studies on carbon budget in a forest ecosystem at Takayama super-site. The 4<sup>th</sup> EAFES symposium, September 16<sup>th</sup>, (Sangju, Korea)
- 8) 橋本みのり, 中村修美, et al. (2010) 土壌動物の地理分布情報および機能解析データベースの構築にむけて～カマアシムシ類のデータを用いた分布図作成～. *第33回日本土壌動物学会. 同志社大学、京田辺市.*
- 9) 中路達郎: 「樹木光合成の分光リモートセンシング」, 第122回日本森林学会 (2011)
- 10) Nagai S., Motooka T., Kobayashi H., Suzuki R., Muraoka H., Nasahara K.N., and Saitoh T.M. International Long-Term Research Network (ILTER) Annual Meeting 2011, Hokkaido University, Sapporo, Japan, September 5-9."Ground-truthing and ecological examination of satellite remote sensing data for accurate detection of spring and autumn phenology in deciduous broad-leaved forests."
- 11) Muraoka H. (2011) TERRECO 2011 Science Conference, Germany, Oct 3-7, 2011"Satellite Ecology: An initiative to achieve integrated understanding of Asian ecosystem structure, functions, biodiversity and services."

- 12) 大手 信人:第58回日本生態学会 (2011)公開講演会講演「森林の水と物質の循環からわかる生態系の変化」(招待)
- 13) N. Ohte, N. Tokuchi, and M.Fujimoto: AGU (American Geophysical Union) Fall Meeting, San Francisco, USA, Dec., 2011 “Seasonal variations of nitrate discharge from forested catchments: Suggestions from Japanese Case Studies (Invited)”
- 14) 荒井見和 and 金子信博 (2011). 不耕起栽培圃場におけるミミズの土壌改変が土壌の炭素貯留に及ぼす影響. 日本生態学会第58回大会. 札幌.
- 15) 井手玲子, 小熊宏之 (2012):可視分光植生指標を用いたマルチスケール・リモートセンシングの可能性. 日本農業気象学会2012年全国大会, 同講演要旨集
- 16) Muraoka H. (2012) 'Satellite Ecophysiology' approach to assess spatial and temporal changes in canopy photosynthesis. Joint meeting of the 59<sup>th</sup> annual meeting of ESJ and the 5<sup>th</sup> EAFES international congress, Ryukoku University, Otsu, Japan
- 17) N. Ohte: Symposium on sustaining forest resources in a changing climate, Taipei, Taiwan, March, 2012 “Global comparisons on seasonal patterns of nitrate discharge from forested catchments” (Invited)
- 18) Arai, M., N. Kaneko, et al. (2012). Changes in soil carbon accumulation and soil structure in the no-tillage management after conversion from conventional managements. The 5th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES), Ryukoku University, Otsu, Shiga, Japan.
- 19) Miura, T., N. Kaneko, et al. (2012). Agricultural management alters soil microbial community, hence litter decomposition: Case study of a sugarcane plantation in Lampung province, south Sumatra, Indonesia The 5th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES), Ryukoku University, Otsu, Shiga, Japan.

## 7. 研究者略歴

課題代表者:日浦 勉

1963年生まれ、北海道大学農学部卒業、博士(農学)、現在、北方生物圏フィールド科学センター教授

研究参画者

(1):日浦 勉 (同上)

(2)1):小熊 宏之

1965生まれ、千葉大学園芸学部卒業、現在、(独)国立環境研究所環境計測研究センター主任研究員

2):村岡 裕由

1971生まれ、筑波大学生物科学研究科修了、現在、岐阜大学流域圏科学研究センター教授

3):大手 信人

1964年生まれ、京都大学農学部卒業、現在、東京大学大学院農学生命科学研究科准教授

4):金子 信博

1959年生まれ、京都大学農学部卒業、現在、横浜国立大学大学院環境情報研究院教授

**D-0909 指標生物群を用いた生態系機能の広域評価と情報基盤整備****(1) 指標生物群の特定と環境応答評価および総括**

北海道大学

北方生物圏フィールド科学センター 苫小牧研究林 日浦 勉

**<研究協力者>**

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 中路達郎、中村誠宏

財団法人自然環境研究センター 丹羽慈

平成21～23年度累計予算額：25,800千円

(うち、平成23年度予算額：8,400千円)

予算額は、間接経費を含む。

**[要旨]** 全国に広く分布する落葉広葉樹と地表徘徊性甲虫を対象として、環境変動にこれらの生物群がどのように応答するかを、パタン解析にとどまらず野外大規模操作実験によって明らかにし、そのうえで環境省モニタリングサイト1000森林分野調査における指標生物群としての有効性を検証した。本サブテーマでは北海道大学・苫小牧研究林の冷温帯落葉広葉樹林において下記の大規模操作実験を実施し、あわせてこれまでに得られたデータをもとに解析を進めた。1) 落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響の解析から、特にミズナラで前年の気温が高いと成長速度が速い傾向が顕著であり、他の種と異なった傾向を示した。2) ミズナラ林冠木の温暖化処理に伴う葉形質の変化とその分光学的評価から、土壌加温処理によって林冠木で二次代謝物質の含有率と食害度に変化が生じることが確認された。また、個葉の分光反射情報を元に構築したモデルを用いて、ミズナラの個体間での総フェノール量の差が確認でき、分光画像を用いて総フェノール含有率の分布を面的に評価することができた。3) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリターフォール操作実験を開始し、いくつかの種では、優占度とリター堆積量を含む環境変化との変動に対応がみられた。またリター操作実験ではリターの増減による効果の影響は、リターなど資源の利用様式が異なる分類群により強さが異なる可能性が示唆された。4) 落葉広葉樹林における毎木調査データからの葉面積指数の推定方法の開発によって、推定された葉面積指数は実測値と比較的よく合致したが、比葉面積(LMA)データを用いた種数に大きく依存した結果となった。

全国的に普通種であるミズナラが温暖化に対する指標種として有効である可能性が明らかとなり、森林植生の形質のモニタリングや食害の評価に役立てうるものと期待される。また地表徘徊性甲虫の一部が短期的な環境変化を敏感に反映しうることが示され、気候変動などの指標として有用である可能性が示された。

**[キーワード]** ミズナラ、直径成長、葉形質、温暖化、リターフォール

## 1. はじめに

IPCCの第4次報告書によると、地球の気候が温暖化していることには疑う余地がなく、20世紀半ばからの気温上昇には人間活動による温室効果ガスの放出が関与している可能性が極めて高いことが明らかになっている（IPCC, 2009）。さらに、温室効果ガスの排出量と気候モデルをもとにしたシミュレーションでは、今世紀末の平均気温が1.8～4.0度上昇する可能性も指摘されている。気温は生態系における多くのプロセスを制御している重要な要因であるため、開花や展葉の早期化や落葉の遅延、植物相の変化など、野外で観察される多くの現象が温暖化と絡めて議論されることが多い。しかしながら、多様な動植物相と多くの環境要因が複雑に作用する森林生態系が温暖化に対してどう応答するのかについては不明な点も多い。このため、より論理的に現状を評価し、将来を予測するためには、野外の長期観察や統計的な解析と同時に影響メカニズムを明らかにするための実験的な研究（操作実験）も有効である（Nakamura et al., 2010）。

森林における温暖化影響の研究は、1990年代から欧米を中心に行われるようになったが、比較的若い植物や林床植物の動態、土壌の微生物活性などを扱った研究が多く、樹高が高く林冠を形成する高木では、温暖化処理や観察が技術的に難しいこともあり、その上層部分（林冠部）の応答に着目した温暖化操作実験は世界中を見渡してもほとんど行われていないのが現状である。また、森林における生態系サービス（林木の生産や気候調節機能など）の維持には、森林を構成する樹木や周囲の生物の生理機能や生態系機能を多面的に評価する必要がある。つまり、森林生態系の現状評価と将来予測を行うモデル研究には、指標樹種を選定し、その成木を対象にして、生理機能や生物間相互作用の観点から多面的に評価することが重要であり、さらに、モニタリングの広域化につながる研究・観測手法の確立も強く望まれる。

環境省は2003年よりモニタリングサイト1000森林分野調査を開始し、現在60カ所程度の毎木調査、20カ所程度のリタートラップ調査とピットホール調査を全国の研究者の協力の下に行っている。これには全国の針葉樹林、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林など様々なタイプの森林が含まれるが、統一された方法で長期間調査が行われることから、環境変動が日本の森林生態系に与える影響を生物的側面からとらえることのできるデザインとなっている。そこで本課題では全国に広く分布する落葉広葉樹と地表徘徊性甲虫を対象とし、温度変化をはじめとする環境変動にこれらの生物群がどのように応答するかを、パターン解析にとどまらず野外大規模操作実験によって明らかにする。そのうえで環境省モニタリングサイト1000（以降、モニ1000）森林分野調査における指標生物群としての有効性を検証しようとするものである。

## 2. 研究開発目的

全国に広く分布する落葉広葉樹と地表徘徊性甲虫を対象として、環境変動にこれらの生物群がどのように応答するかを、パターン解析にとどまらず野外大規模操作実験によって明らかにし、そのうえでモニ1000森林分野調査における指標生物群としての有効性を検証した。本サブテーマでは北海道大学・苫小牧研究林の冷温帯落葉広葉樹林において（1）落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響の解析、（2）ミズナラ林冠木の温暖化処理に伴う葉形質の変化とその分光学的評価、（3）地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリタートフォール操作実験、（4）落葉広葉樹林における毎木調査データからの葉面積指数（LAI）の



推定方法の開発、の大規模操作実験や大規模観測を実施し、あわせてこれまでに得られたデータをもとに統合的解析を進めた。研究は北海道大学・苫小牧研究林の冷温帯落葉広葉樹林において行った。苫小牧研究林はJaLTERおよびJapanFlux、モニ1000のコアサイトであり、1998年から微気象学的手法によるCO<sub>2</sub>フラックスの連続観測や樹木成長量、樹種毎のリターフォール等、2004年からピットホールトラップによる地表徘徊性甲虫の継続的な観測が行われている。

(1) 落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響

樹木の直径成長は個体サイズや種、あるいは他の要因によって変動するだろう。しかし生物学的に妥当な仮定の下に気象条件による成長応答も考慮に入れてこのような変動を明らかにすることは、これまでほとんど行われてこなかった。温暖化による森林生態系への様々な影響の一つに植物の生産性への影響が挙げられ、空気中の二酸化炭素濃度や気温の上昇により、植物の生産量が増加することが予測されている。ここでは主要構成種の直径成長について気象要因との関係を長期モニタリングデータを用いて解析し、環境変動応答を明らかにすることを目的とした。

(2) 温暖化処理による林冠木の葉形質の変化とその分光学的評価

冷温帯林における指標樹種として、分布域が広くさらに優占樹種でもあるミズナラとダケカンバを選択し、その成木の特性と周囲の生物との関係に着目して技術開発的研究を進めた。森林の温暖化が植食昆虫による食害に対してどのような影響をもたらすか、また、その要因の一つである葉内の防御物質がどう変化するかを明らかにするため、森林内で温暖化操作実験を行い、野外での調査観察と室内化学分析を実施した。さらに、広域で温暖化影響を評価するための新しい技術として分光リモートセンシングに着目し、個葉から林冠スケールで光学観測を行い、その有効性について検証した。

(3) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリターフォール操作実験

植物の生産性の向上は林床へのリター供給の増加につながる。土壌動物群集の構造には栄養源の供給が制限要因として関わっているとされる(Chen and Wise 1999)。それと同時に、リターは林床に生息する地表徘徊性生物の住処となっている。そのため、植物の生産性が向上し、林床へのリター供給が上昇すると栄養源と住処の両方の側面から土壌動物群集へ影響を与えることが予測される。ここでは人為的攪乱の少ない森林において、地表徘徊性甲虫群集の年次変動がどのような要因によってもたらされているのか、気候変動などの環境変動の指標として有用か複数年のモニタリングデータをもとにした環境要因解析とリターフォール量を操作した野外実験によって検証する。

(4) 落葉広葉樹林における毎木調査データからの葉面積指数の推定方法の開発

森林のLAIは森林の生産性をモデリングする際にきわめて重要なパラメータの一つである。しかしその正確な推定は困難で、多大な労力も伴う。リモートセンシングによるLAIの広域推定のためにも地上検証データの整備が不可欠である。ここではモニ1000コアサイトの一つである苫小牧研究林で得られたデータをもとにリターフォール量と毎木調査データからLAIを推定する方法を開発した。

### 3. 研究開発方法

### (1) 落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響

ここでは苫小牧研究林の成熟林において約550個体にデンドロメータを設置し、7年間毎月直径成長を測定したデータをもとに気象条件等の効果を解析した。特に成長の盛んな6月の直径成長を一般化線形混合モデルを用いて個体サイズの効果も含めて解析した。従来の年輪解析などでも気象要因との関係が解析されているがそのほとんどすべてが気象要因と成長との関係に線形性を仮定し重回帰分析などを行っているが、この解析では温度光合成曲線、光光合成曲線、大気飽差応答を仮定することによって生物学的に妥当なものとした。解析対象としたのは全国に広く分布するミズナラ、イタヤカエデ、アサダ、サワシバ、ヤマモミジ、ホオノキの6種の落葉広葉樹である。

### (2) 林冠木の温暖化処理に伴う葉形質の変化とその分光学的評価

北海道大学苫小牧研究林において、冷温帯林の優占種であるミズナラの林冠木を対象として実験を行った。樹齢200年を超える個体から、処理個体と対照個体を各4個体ずつ選定し、2007年の春から樹木の周囲の地中(約10cm)を周辺より5℃高くなるように加温処理実験を実施した。葉形質(LMA、炭素・窒素バランス、二次代謝物質含量)と植食性昆虫による食害度の観測を定期的に行い、温暖化の影響について考察した。さらに、個葉における可視～短波長赤外領域の連続分光反射率(反射スペクトル)を観測し、葉の形質を光学情報から推定するリモートセンシングの基礎モデルを作成した。推定モデルにはPLS(Partial Least Square)重回帰モデルを応用した。また、観測タワーに設置したハイパースペクトルカメラを用いて、可視～近赤外波長域における樹冠の反射スペクトル画像を撮影し、推定モデルの面的な利用について検討した。さらに、北海道大学中川研究林において、ダケカンバの成木を対象として林冠の温暖化操作実験を実施し、個葉スケールでの諸測定を行い、ミズナラにおいて開発した手法の応用性について考察を行った。

### (3) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリターフォール操作実験

#### 1) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析

解析には、モニ1000森林・草原調査の苫小牧サイト(北海道大学苫小牧研究林)の地表徘徊性甲虫調査データ(2005～2008年)、堆積落葉層データ(2004～2008年)、および気象庁苫小牧測候所の気象データ(2004～2008年)を用いた。

モニ1000では、苫小牧サイトの4カ所の落葉広葉樹林(DB1:成熟林(1ha)、DB2～4:二次林(0.45～1.2ha))、3ヶ所の針葉樹人工林(AT1:アカエゾマツ林(0.2ha)、AT2:カラマツ林(0.2ha)、AT3:トドマツ林(0.225ha))に調査区を設置し、各調査区内の5カ所のサブプロットにおいて林床の調査を行っている。地表徘徊性甲虫は、各サブプロットに埋設された4つのピットホールトラップを年4回(5～6月、6～7月、8～9月、10月)3日間開放することによって採集している。また、各サブプロットにおいて、年1回(6～9月)、25cm四方の範囲の堆積落葉層(A<sub>0</sub>層)を採取している。

各年度に各調査区で採集されたオサムシ科甲虫(27種7747個体)の個体数を、種ごとに集計した。2005～2008年の7調査区のデータから得られた28のオサムシ科群集データ(種ごとの相対個体数)を目的変数とし、調査区(カテゴリー)、A<sub>0</sub>層乾重、年平均気温、年降水量、降雪量を説明変数とする冗長性分析(RDA)を行った。A<sub>0</sub>層乾重および各気象変

数については、それぞれ当年の値と前年の値とを用いた。ただし、前年の年降水量、当年および前年の降雪量は、他の変数との相関が高かったため、解析から除外した。また、2005年のアカエゾマツ林(AT1)とトドマツ林(AT3)は、前年(2004年)のA<sub>0</sub>層乾重が欠損値となっているため、解析から除外した。RDAにおいて、モデル全体および各軸の有意性を、999回のpermutationによって検定した。

## 2) ミズナラ林におけるリターフォール操作実験

北海道大学苫小牧研究林に一辺10mの三角形の調査区を設置し、トタン板で区切った壁あり区とオープン区を9プロット設置し、その中でリター倍加区、リター遮断区、コントロール区にわけ、それぞれ3セットずつ(合計18プロット)設置した。リターの操作は、2009年9月下旬から11月上旬にかけて、遮断区において地面に直径約1mのリター回収器を敷き詰め(図(1)-1)、回収したリターを倍加区に移すことで行った。リター操作時に各プロットに設置していたリタートラップを用いてプロットごとのリター落下量を計算した。2011年度の落葉期にも同様なリター操作を行った。



図(1)-1 リター回収器とリタートラップ

プロット内に生息する生物の事前調査として、2009年度は6月、7月、9月にピットホールトラップによる地表徘徊性昆虫類の調査を行った。各プロットの三角形の頂点とプロットの中に全4個のトラップを設置し、3日間見回り、すべての個体を目レベルで記録し、オサムシ目は種レベルまで同定した。記録後はプロット内に放逐した。2010、2011年度も同様に調査を行い、さらにゴミムシ類も同定を行った。一般的にピットホール調査は、一定面積あたりの生息数を測ることができないうえ、調査を複数日行った場合の得られる捕獲数は総個体

数と活動性の両方が捕獲数に反映されることが考えられどちらかを分離することができない問題があった。そこで、ピットホール調査での捕獲数から総個体数と活動性を算出するため、ネズミ類の個体数調査で一般的に行われている標識再捕獲法（森林野生動物研究会 1997）を用いて各プロットの総個体数の推定を試みた。マーキングは蛍光塗料を用いた。さらに捕獲数が総個体数に活動性がかかり決まると仮定すると、 $\text{捕獲数} = \text{総個体数} \times \text{活動性}$ という式が定義でき、式を変形して $\text{活動性} = \text{捕獲数} \div \text{総個体数}$ として活動性を算出して、リター操作による甲虫の捕獲数、総個体数、活動性の関係性を求めた。なお、総個体数と活動性の推定は壁なし区でのマーク個体の再捕獲数が少なかったため、壁あり区でのみ実施し、3日目にマーク個体が捕れないと非数になってしまうため欠損値と扱い、各月のそれぞれの操作における非数が1つ程度にとどまったのが、ゴミムシ類とハネカクシ類でのみ計算が可能であったのでこの二つの分類群で検討をした。

地表徘徊性昆虫以外の餌資源となりうる大型土壌動物であるミミズ類、クモ類、ヒメフナムシの状況を測るため、2009年7月と2010年7月、9月に大型土壌動物相調査を行った。各プロットにおいてランダムに3カ所を選び、25cm方形枠を用いたリター層と地中10cm層を回収し、実験室に持ち帰り、ハンドソーティング法で土壌動物を採集し、70%エタノールで保存し、実態顕微鏡を用いて、目レベルまで同定をした。

解析は、負の二項分布を仮定したGLMs法を用いて、リター操作、季節変化、壁のありなしを説明変数とし検定した。リター操作は対照区を基準としてワルド検定量をもとに有意性の判断をおこなった。ピットホール調査で行った甲虫類の群集組成は、捕獲数の大多数を占めるオサムシ亜科、ゴミムシ類、ハネカクシ科、シデムシ科、センチコガネ科を用いて科レベルおよび種レベルでNMDSの座標付けを行い、Multiple permutation testで年の効果、壁の効果、リター操作の効果とそれぞれの交互作用の有意性を検定した。

#### (4) 落葉広葉樹林における毎木調査データからの葉面積指数の推定方法の開発

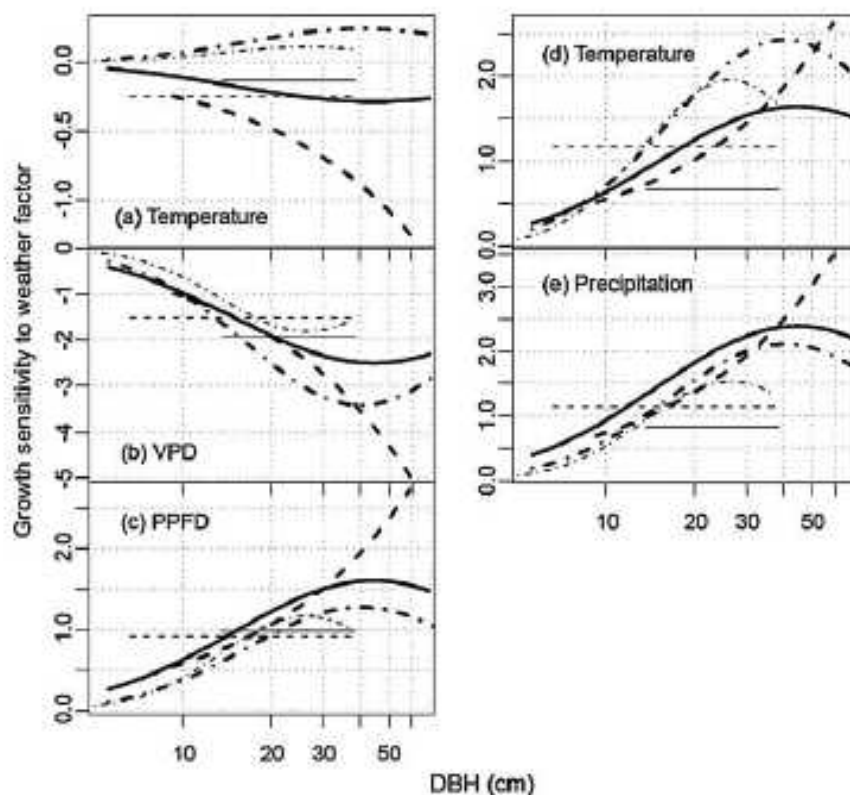
ここでは苫小牧研究林で1998年から測定されている樹種毎のリターフォール量のデータと毎木調査データを用いて、毎木調査データから葉面積指数を推定する方法を開発した。具体的には、森林内25箇所をLAIを、既存の報告から推定された樹木の平均LMAの逆数とトラップごとの年間リターフォール重量、およびトラップから10m以内にその種がしめる胸高断面積の積として求めたものである。10mとしたのは、リターフォールの分散カーネルを推定した結果、幹から半径10m以内に大部分のリターが落下していたためである。

## 4. 結果及び考察

### (1) 落葉広葉樹林冠木6種の直径成長に与える気象要因の影響の解析

気象条件に対する応答は種毎に異なったが、個体サイズの効果はすべての種で明瞭ではなかった。気温や降水量などの気象条件に対する直径成長の感度分析では個体サイズと種の感度が検出された（図(1)-2）。このうち特にミズナラで前年の気温が高いと成長速度が速い傾向が顕著であり、他の種と異なった傾向を示した。従って、全国的に普通種であるミズナラが温暖化に対する指標種として有効である可能性がある。しかしこのような広域分布種ではブナのように生理機能も地理的に分化している（Tateishi et al.2010、本課題分担者大手の報告も参照）可能性も残されているので、今後各地のモニタリングサイト1000毎木調査データを

用いて同様の解析を行っていく必要がある。

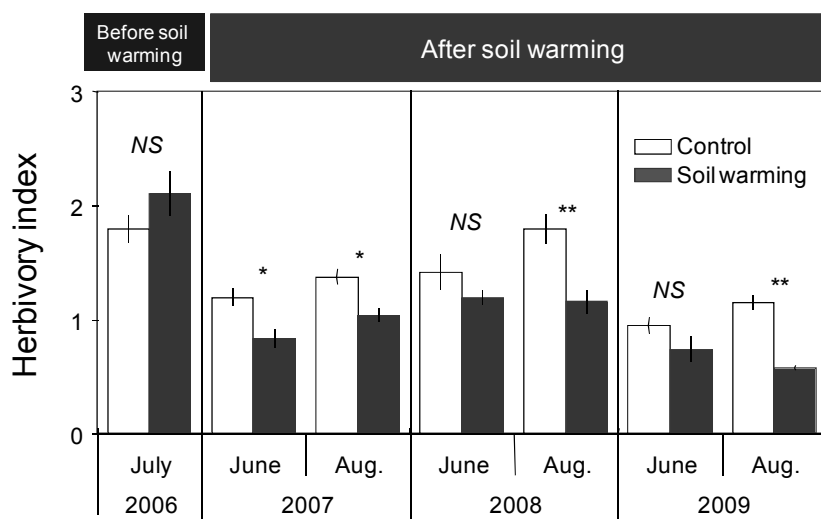


図(1)-2 苫小牧研究林における落葉広葉樹6種の直径成長量の感度分析の結果。(a)-(c)は前年の気象条件、(d)-(e)は当年の気象条件。太い一点破線がミズナラを示す。

## (2) 林冠木の温暖化処理に伴う葉形質の変化とその分光学的評価

ミズナラの葉のフェノロジー（春の展葉、黄葉、落葉のタイミング）には、明確な地中の加温処理の影響は認められなかった。葉内の窒素含量は盛夏では地温上昇区において若干低下する傾向があったが、食害調査時期にあたる6月、9月の窒素濃度には有意な処理影響は認められなかった。ミズナラの林冠の食害程度は、地温上昇区において軽減する傾向にあった（図(1)-3）。

食害の減少原因を探るために葉を毎年採取し、その形質（比葉面積LMA、全窒素、タンニン、フェノール、リグニンおよびセルロースの濃度）を分析したところ、葉の厚さの指標であるLMAには大きな変化はなかったが、葉内の窒素とリグニンの濃度は地温上昇によって若干低下する傾向にあった。その一方で、植食生昆虫に対して化学的防御物質として働くタンニンやフェノールの濃度は増加する傾向にあった（2009年9月のフェノール濃度のP値=0.10）。さらに、ステップワイズ回帰分析によって関連性をスクリーニングすると、特に葉内のフェノールが高い有意性で選択され、傾きも負であることが判明した（表(1)-1）。これらの結果は、土壌の温暖化処理によるミズナラの食害低下が、葉内のフェノール化合物といった化学防御物質濃度の増加と関係していることを示唆している。



図(1)-3 実験開始から3年間のミズナラの食害程度の経年変化と処理影響。食害指数が高いほど、植食生昆虫による食害が大きいことを示す。図中のアスタリスクは、地温上昇による影響が有意であることを示す (\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ 。2010年および2011年も同様の傾向であった。

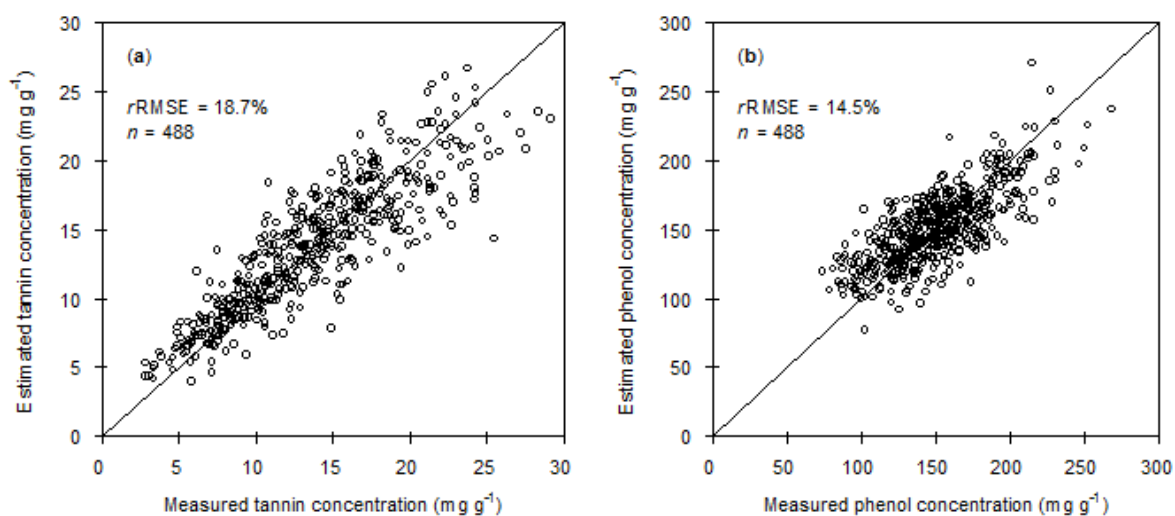
表(1)-1 ステップワイズ回帰分析の結果。2009年9月における分析結果を示す。

Variable	b	SE	T value	P value
(Intercept)	15.95	2.77	5.76	< 0.01
LMA	-0.04	0.03	-13.5	0.18
Tannin	0.56	0.23	2.42	<b>0.02</b>
Phenols	-0.07	0.02	-4.49	<b>&lt; 0.01</b>

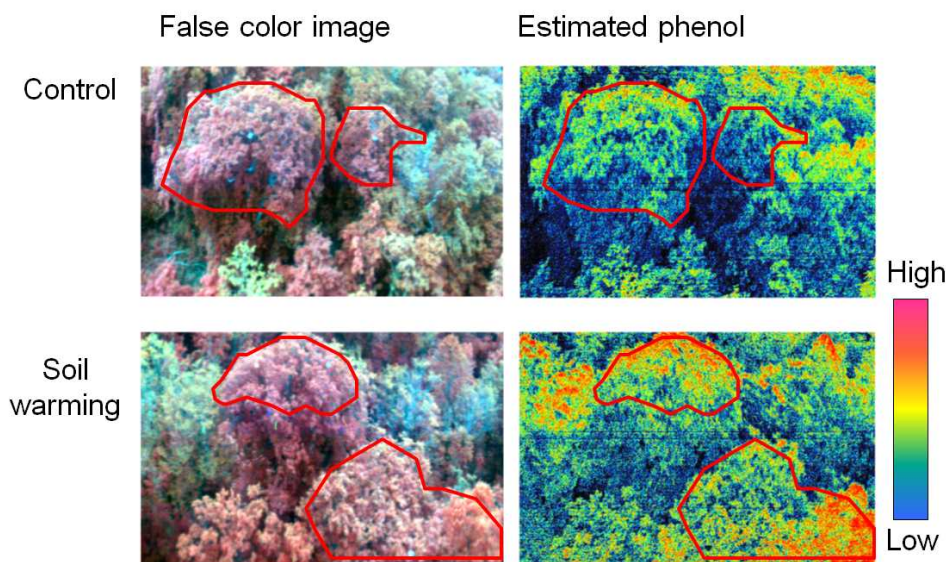
次に、個葉488枚で計測した分光スペクトルと葉の形質データを教師データとしてPLS回帰モデルによりミズナラの葉内のタンニンとフェノール濃度の推定モデルを作成したところ、その推定誤差は、平均値に対する相対RMSE（平均二乗誤差、Root Mean Square Error）で14～19%の範囲であった（図(1)-4）。

推定に用いる使用波長を480～960nmにトリミングした場合でもほぼ同様の推定精度が得られることが確認されたため、ハイパースペクトルカメラで撮影したミズナラ樹冠の分光反射率画像においてPLSモデルを応用したところ、対照区に比べて林冠のフェノール濃度が相対的に高いことが再現された（図(1)-5）。

一方、ダケカンバ林で行った温暖化実験では、林冠の昇温処理によって葉のフェノロジーが早まり、成長が促進するが、食害も増加傾向になることが明らかになった（データ示さず）。葉内のタンニン濃度およびフェノール濃度には処理の有意な影響は認められず、メカニズムが異なる可能性が示唆された。



図(1)-4 PLS回帰モデルによるタンニンおよびフェノールの推定誤差



図(1)-5 ハイパースペクトルカメラ画像解析による林冠のフェノール分布図。赤線で囲ったエリアが調査対象のミズナラ成木を示す。フォルスカラー画像は、赤：緑：青に、800、650、480nmを当てはめて合成した。

表(1)-2 ダケカンバ個葉で作成したPLS回帰モデルの推定誤差 (Original model)とミズナラのモデルを利用した場合の誤差の変動。

	Range of true value (mg g <sup>-1</sup> )	Original model RMSE (mg g <sup>-1</sup> )	Original model rRMSE (%)	Model of oak RMSE (mg g <sup>-1</sup> )	Model of oak rRMSE (%)
Tannin	20.8-52.4	4.67	13.6	14.15	41.4
Phenol	50.8-118.6	9.35	11.7	24.28	30.3



ダケカンバにおいてミズナラと同様にPLS回帰モデルを作成したところ、ミズナラとほぼ同じレンジの推定精度が得られることが判明した(表(1)-2)。しかし、その一方で、ミズナラの推定モデルをそのまま当てはめると、推定精度が低下し、約3倍の誤差が生じることも明らかになった(表(1)-2)。これらの結果は、分光リモートセンシングが特定の指標樹種における環境応答のモニタリングに利用可能であるものの、今後、樹種の範囲を広げる際には、モデルの樹種間精度差を検討する必要性を示している。

### (3) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析およびミズナラ林におけるリターフォール操作実験

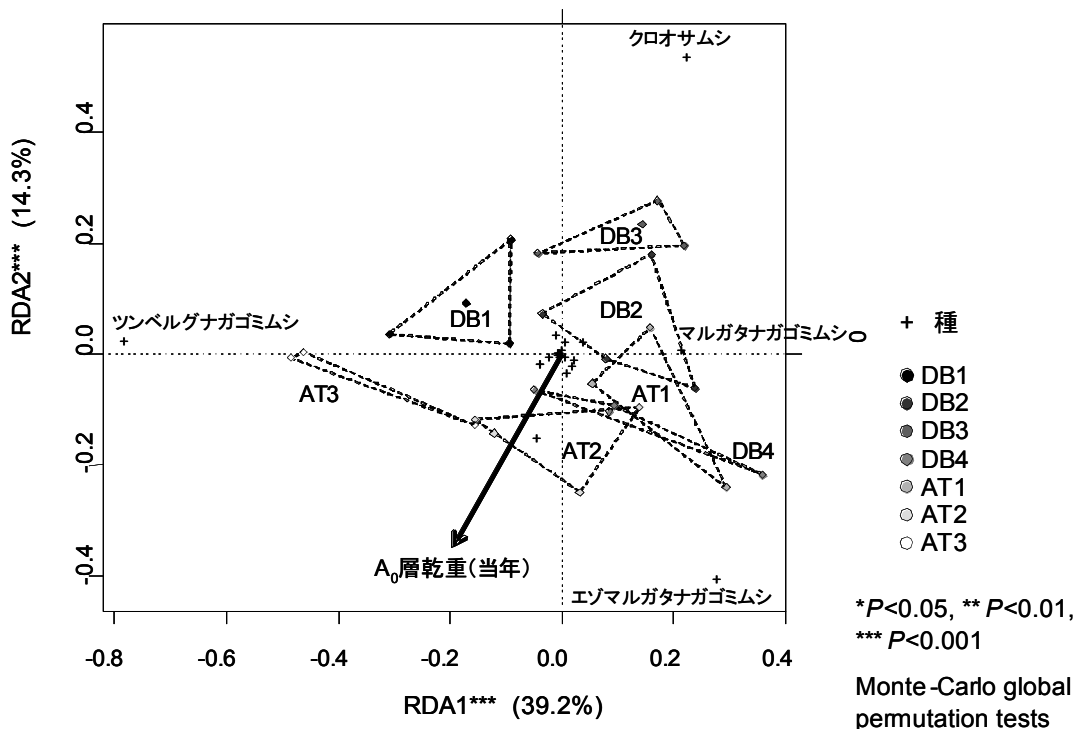
#### 1) 地表徘徊性甲虫の群集構造と環境要因解析

まず、調査区ごとの群集の違いを調べるために、調査区と当年のA<sub>0</sub>層乾重を説明変数とするRDAを行った(図(1)-6)。2説明変数を合わせると全体のばらつきの69.4%が有意に説明され、1軸と2軸によってばらつきの53.5%が有意に説明された。さらに、A<sub>0</sub>層乾重を共変数としてその影響を除いた場合でも、調査区のみで全体のばらつきの63.7%を説明していた。これらの結果から、苫小牧サイトのオサムシ群集の構造は、有機物堆積量以外の立地条件(地形、林相、林齢など)によって大きく規定されており、有機物堆積量の差によるばらつきや、群集の短期的な年次変動によるばらつきは、林分による違いに比べると小さいと考えられた。同じ落葉広葉樹林、針葉樹人工林でも調査区ごとに群集構造が異なることが示された。ほぼ全ての調査区、年度でツンベルグナガゴミムシの優占度が最も高く、オサムシ科の個体数、種数が非常に少ないAT3では、その優占度が特に高かった。他の調査区は、主にクロオサムシとエゾマルガタナガゴミムシの優占度の違いによって、2軸に沿った群集構造の違いがみられた。有機物堆積量の多い針葉樹林であるAT1とAT2、およびDB4で、エゾマルガタナガゴミムシの優占度が高く、クロオサムシの優占度が低いという特徴がみられ、一方で有機物堆積量が少ない落葉広葉樹林であるDB1、DB3では逆の傾向がみられた。DB2は、クロオサムシ、エゾマルガタナガゴミムシの優占度がともに高く、DB4はエゾマルガタナガゴミムシに加えマルガタナガゴミムシの優占度も高いという特徴がみられた。

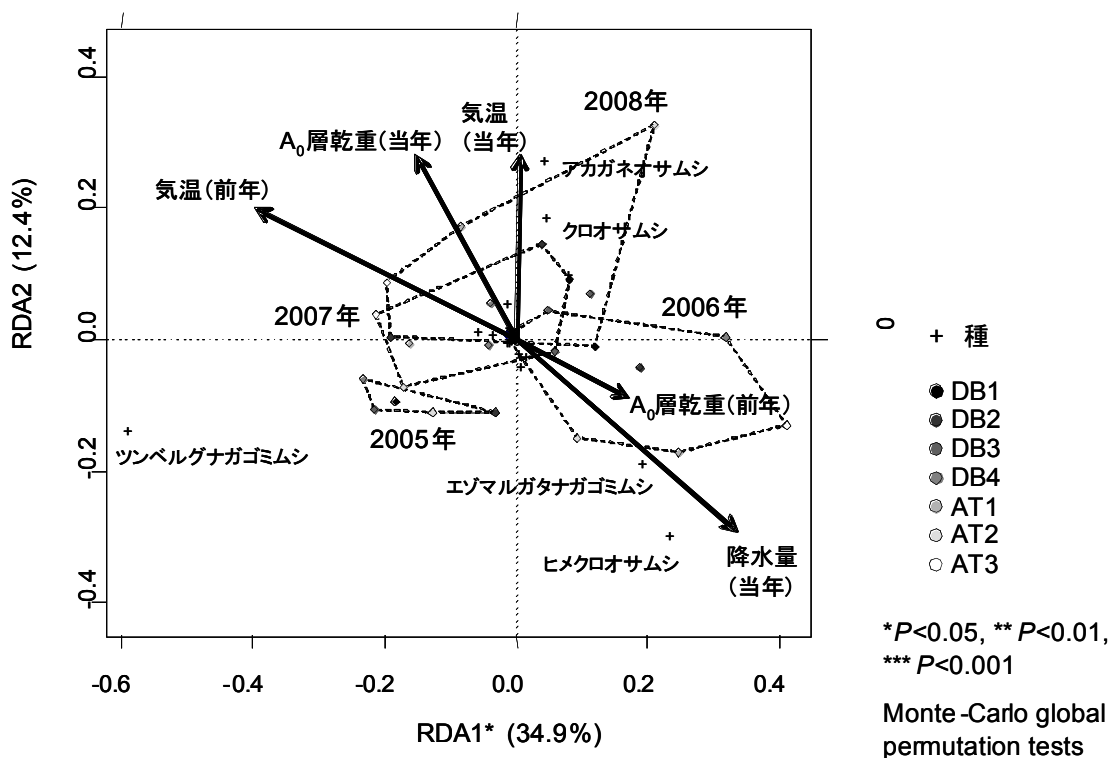
次に、各調査区における群集構造の年次変動が、気象条件や有機物堆積量の変動によってどの程度説明され得るのかを調べるために、調査区を共変数とし、気象条件とA<sub>0</sub>層乾重を説明変数とするRDAを行った(図(1)-7)。共変数として調査区の影響を除いた条件下で、全説明変数によって群集データのばらつきの51.8%が有意に説明された。軸ごとの検定では、1軸のみが有意となり、1軸によって群集データのばらつきの34.9%が説明された。当年の降水量が多い、前年の気温が低い、または当年の有機物堆積量が少ない場合、ヒメクロオサムシ、エゾマルガタナガゴミムシの優占度が上昇し、当年の気温が高い場合、アカガネオサムシとクロオサムシの優占度が上昇する傾向がみられた。また、ツンベルグナガゴミムシの優占度は常に高く、年次変動と環境要因との明瞭な関係は認められなかった。2005年は年平均気温が低く、2006年は降水量が多く、当年の有機物堆積量が少なかった。この環境変化と対応して、2005年から2006年にかけて多くの調査区でヒメクロオサムシ、エゾマルガタナガゴミムシの優占度の上昇がみられた。また2007年、2008年は、2006年に比べて気温が高く、降水量が少なく、有機物堆積量が増大した。この環境変化と対応し、2007年と2008年は多くの調査



区で、アカガネオサムシとクロオサムシの優占度が高い傾向がみられた。



図(1)-6 調査区とA<sub>0</sub>層乾重を説明変数とする冗長性分析 (RDA) の結果



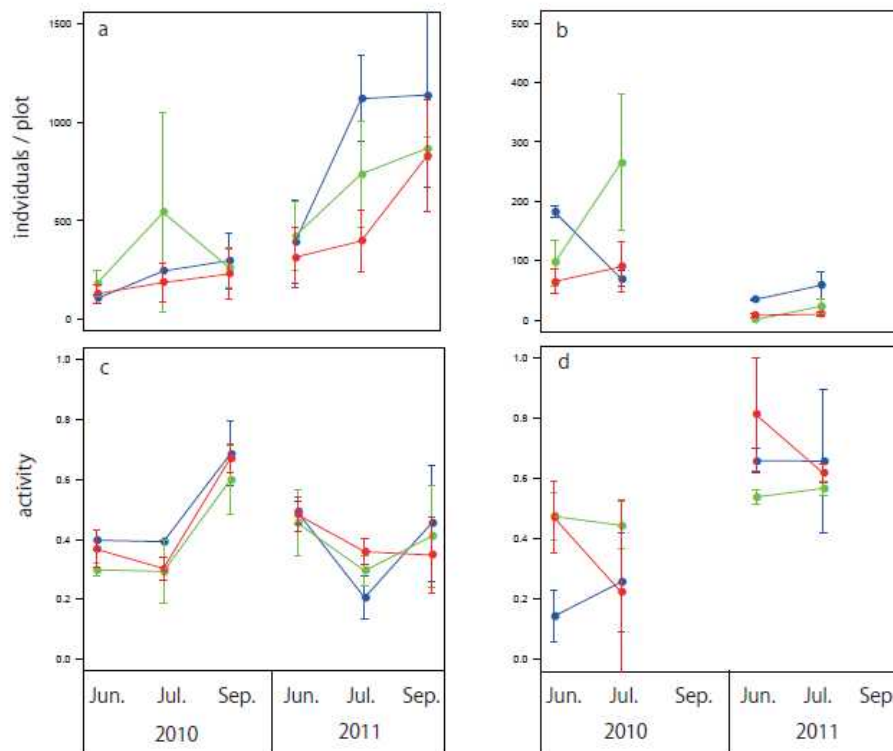
図(1)-7 調査区を共変数とし、気象要因とA<sub>0</sub>層乾重を説明変数とする冗長性分析(RDA)の結果



ムシ、ハネカクシ、シデムシでは操作区間での差は見られなかった。2011年では、シデムシがリター倍加により個体数を増加させ、ハネカクシとセンチコガネが壁あり区でリター倍加により個体数を増加させ ( $p<0.05$ )、ゴミムシとセンチコガネはリター排除により壁あり区で個体数を減少させた ( $p<0.05$ )。地表性徘徊甲虫は、分類群によりリター操作効果の反応が異なった。これには、それぞれのエサ資源とハビタットの利用様式の違いが考えられるが、それぞれがどのエサを利用するかは、はっきりせず今後詳細に資源利用の違いを調べる必要がある。環境省によるモニタリングサイト1000の調査により、リター量と地表徘徊性甲虫の個体数に相関関係が見られた (環境省2009) が、今回の実験でそれを支持する形となった。

ゴミムシとハネカクシの推定総数と活動性を算出した結果 (図(1)-9)、ハネカクシの2011年の総数がリター倍加により増加しており ( $p<0.05$ )、さらに活動性も向上していた ( $p<0.05$ )。捕獲数の推移と推定総個体数の推移は概ね一致しており、ピットホール調査による各個体の増減は、活動性よりも総数を反映していると考えられる。つまり、枠外への移動を強く制限した壁の内側で個体数を増加させているので、リター増加により甲虫類の繁殖力が増加していることを示唆している。

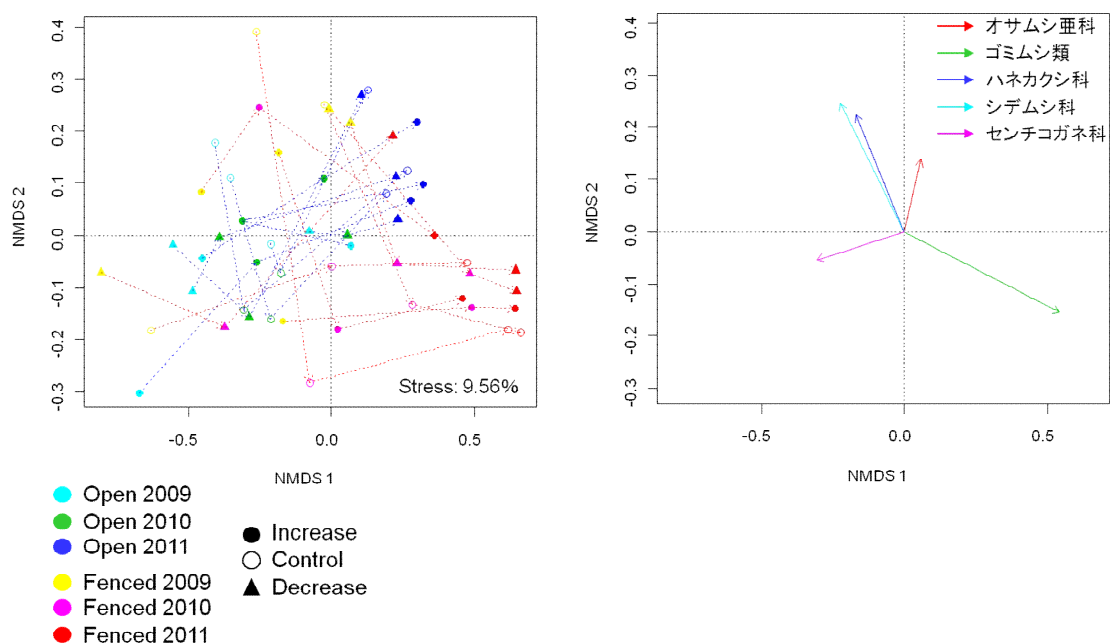
群集解析の結果、科レベルおよび種レベルともに年度と壁の効果は認められたものの、リター操作の効果は見られなかった (図(1)-10)。2年間のリター供給量の変動では、群集構造を変えるほどのインパクトはないことが示唆された。



図(1)-9 ゴミムシとハネカクシの推定総数と活動性 a: ゴミムシの推定総個体数, b: ハネカクシの推定総個体数, c: ゴミムシの活動性 d: ハネカクシの活動性

甲虫が壁あり区で多く捕獲できるのは二つの可能性が考えられる。1つは甲虫類は壁にぶつかる壁伝いに歩くため、壁沿いにあるピットフォールトラップにかかりやすくなり、捕獲効率が上がっている可能性で、もう一つはタヌキやトガリネズミなどの地表徘徊性甲虫の天敵となりうる動物のプロットへの進入を排除しているため、捕食者からのトップダウンを弱めて壁の内側の個体が増加している可能性である。前者は、壁伝いにあるトラップの方が壁伝いがないトラップよりも明確に個体数が多く採れているため、支持できる。後者も全体的に壁あり区の甲虫の個体数が年々増加傾向にあるので、捕食者の排除効果が働いている可能性が高い。

以上より、リターの増減による効果の影響は、リターなど資源の利用様式が異なる分類群により強さが異なる可能性が示唆された。もし環境変動によりリターの地表への供給量が変化した場合、種ごとに環境変動に強い分類群と弱い分類群で異なる反応を示し、種ごとの個体数の変動が土壌動物群集構造へのインパクトに繋がると予想でき、実証にはさらに数年の継続調査を要することが考えられる。今後も調査を継続して実施することで、より予測の確度が向上することが期待できる。



図(1)-10 科レベルの群集構造の変化

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

全国的に普通種であるミズナラが温暖化に対する指標種として有効である可能性が明らかとなり、森林植生の形質のモニタリングや食害の評価に役立てうるものと期待される。また地表徘徊性甲虫の一部が短期的な環境変化を敏感に反映しうることが示され、気候変動などの指標として有用である可能性が示された。

土壌加温処理に対する樹木の応答やそれと関連した植食生昆虫との関係には樹種間差異が存在する可能性がある。今後、分光情報による推定モデルの精度を向上させてリンクすることができれば、地域スケールでの森林植生の形質のモニタリングや温暖化の影響評価に役立つ可能性がある。このようなりモートセンシングの研究事例は限られており、まだ樹種間の違いを考慮した温暖化影響評価の一般的な手法は開発されていない。本サブテーマの結果には、まだ課題があるものの、森林をはじめとする環境モニタリングにおいてある一定の推定が可能になることを示している。

## (2) 環境政策への貢献

本研究により栄養段階の異なる複数生物の環境変動に対する応答を明らかにしたことで、森林生態系への影響評価を行う方法確立に資することが出来る。

## 6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない。

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) 日浦勉（2009）森を丸ごと知りたいー森林生態系の研究ネットワーク。生物の科学遺産 63:33-38
- 2) Nakamura, M., Muller, O., Tayanagi, S., Nakaji, T. and Hiura, T. (2010) : Experimental branch warming alters tall tree leaf phenology and acorn. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 1026-1029.
- 3) Nakamura, M., Asanuma, M. and Hiura, T. (2010) Different responses of herbivore communities and herbivory on canopies to host plant hybridization in a cool temperate forest. *Oikos* 119: 1445-1452.
- 4) Takafumi, H., Kawase, S., Nakamura, M. and Hiura, T. (2010) A typhoon disturbance alters herbivory due to changes in leaf traits and herbivore abundance in understory plants having different timings of leaf expansion, in a deciduous forest. *Ecological Entomology* 35: 576-585.
- 5) Ishihara, M. and Hiura, T. (2011) Modeling leaf area index from litter collection and tree data in a deciduous broadleaf forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 1016-1022
- 6) Nakaji, T., Oguma, H. and Hiura, T. (2011) Ground-based monitoring of the leaf phenology of deciduous broad-leaved trees using high resolution NDVI camera images. *Journal of Agricultural Meteorology* 67: 65-74
- 7) Aiba, M., Hino, T., and Hiura, T. (online) Interspecific differences in environmental and spatial controls on plant species distribution and the relationships with functional traits. *Journal of Ecology*
- 8) Matsunaga, S.N., Muller, O., Nakamura, M, Nakaji, T., and Hiura, T. (in press) Effect of experimental warming on isoprene basal emission rate measured in *Quercus crispula* trees. *Geochemical Journal*

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項ない

<その他誌上発表（査読なし）>

特に記載すべき事項ない

## (2) 口頭発表（学会等）

- 1) Nakaji, T., Tayanagi, S., Muller O., Nakamura, M., Oguma, H. and Hiura, T.: UK-Japan workshop on Forests and Climate Change, British Embassy, Tokyo, Japan, 25 Aug., 2010  
“Estimation of leaf chemical defensive materials by hyperspectral reflectance in experimentally warmed oak trees”
- 2) 中路達郎・小熊宏之・田柳史織・日浦 勉（2010）可視-近赤外魚眼カメラを用いた落葉広葉樹林のフェノロジー観察. 第57回日本生態学会講演要旨集
- 3) 南波興之・丹羽滋・日浦勉（2011）林床へのリター供給量変化に対する土壌動物群集の反応. 第58回日本生態学会講演要旨集
- 4) 饗庭正寛・日野貴文・日浦勉（2010）亜寒帯林床草本における空間分布決定要因の種間比較. 第57回日本生態学会講演要旨集中路達郎：日本植物学会北海道支部大会（2010）「温暖化操作実験によるミズナラの被食防御物質の変化とその光学的評価の試み」
- 5) Muller, O., Nakamura, M., Hikosaka, K., Hiura, T. : 第57回日本生態学会（2010）“Change in leaf traits by experimental warming adult oak trees.”
- 6) Nakamura, M. : The 4th EAFES International Congress (2010) “Experimental warming in a forest ecosystem and its effect on herbivory.”
- 7) 松永壮、O. Muller、中村誠宏、中路達郎、日浦勉. : 第16回大気化学検討会(2010) 「温暖化を仮想したミズナラのイソプレレン放出」
- 8) 日浦勉, 中路達郎, 田柳詩織, 中村誠宏, Onno Muller, 小熊宏之 : 第58回日本生態学会（2011）「温暖化処理に伴うミズナラ林冠木の被食量の変化とハイパースペクトル画像による葉の防御物質の評価」
- 9) Nakamura, M. : Sustainability Weeks 2011 Finland Days (2011) “Simulated warming effects on plant-insect interactions in a cold temperate region”
- 10) Muller, O., Hikosaka, K., Hiura, T. (2011) Seasonal N allocation within an oak canopy exposed to experimental warming. Proceedings of ESJ58
- 11) Aiba, M., Takafumi, H., Hiura, T. (2012) Relationships between species richness and functional diversity in an understory herb community. Proceedings of ESJ59
- 12) 鍋嶋絵里・久保拓弥・安江恒・日浦勉・船田良（2012）気候変動下におけるミズナラの幹肥大成長と解剖学的特性の長期変化. 第59回日本生態学会講演要旨集
- 13) Nakamura, M., Nakaji, T., Hiura, T., Muller, O. : 第59回日本生態学会（2012）“Simulated warming effects on plant-insect interactions in a cold temperate region”

- 14) Miyazaki, Y., Kon, H., Muller, O., Nakamura, M., Nakaji, T., Satake, A., Hiura, T. (2012) Does warm temperature drive interannual variation of seed production in *Quercus crispula*? Proceedings of ESJ59
- 15) Yamaguchi, D., Muller, O., Nakaji, T., Hiura, T., Hikosaka, K. (2012) Seasonal change in temperature response of photosynthesis in *Quercus serrata* canopy leaves exposed to experimental warming. Proceedings of ESJ591)

**(3) 出願特許**

特に記載すべき事項ない

**(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）**

特に記載すべき事項ない

**(5) マスコミ等への公表・報道等**

ネットワークニュース北海道「研究最前線 北の大地で温暖化実験」、NHK札幌放送局、2011年8月24日 午後6:10～7:00

**(6) その他**

特に記載すべき事項ない

**8. 引用文献**

- 1) Nakamura, M., Muller, O., Tayanagi, S., Nakaji, T. and Hiura, T. (2010) : Experimental branch warming alters tall tree leaf phenology and acorn. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 1026-1029.
- 2) Makiko, T., Tomoomi, K., Yoshihisa, S. and Hiura, T. (2010): Differences in transpiration characteristics of Japanese beech trees, *Fagus crenata*, in Japan. *Tree Physiology* 30:748-760.
- 3) Chen BR, Wise DH (1999) Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80:761-772

## (2) 簡便な近接リモートセンシングセンサーの開発

独立行政法人国立環境研究所

地球環境研究センター陸域モニタリング推進室 小熊宏之

<研究協力者>

独立行政法人国立環境研究所

地球環境研究センター陸域モニタリング推進室 井手玲子

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 中路達郎

平成21～23年度累計予算額：6,500千円

(うち、平成23年度予算額：2,000千円)

予算額は、間接経費を含む。

**[要旨]** 気候変動に対する森林生態系の応答を解明するためには、森林の季節変動（フェノロジー）の長期観測が有効である。これまでも直接的な目視観察や定点撮影による判読が行われてきたが、広域かつ多点での観測が困難であり、観測者による判読（判定）が主観的となるといった問題が存在していた。そのため、統一的な観測手法・判定基準で森林生態系のフェノロジーを多点観測する方法が必要とされていた。本サブテーマでは、森林植生の開葉から紅葉に至る反射特性の季節的な変動を基にしたフェノロジーの観測に適した指数を検討するとともに、その指数を広域かつ簡便に取得するためのセンサーを開発した。更に同じ指数を衛星観測画像にも適用し、地上での詳細なフェノロジー観測と衛星による広域観測との融合を試みた。

**[キーワード]** フェノロジー、デジタルカメラ、可視バンド、ハイパースペクトル、NDVI

### 1. はじめに

人工衛星や空中写真、地上観測点に設置した定点自動撮影などから得られる植生の画像情報は、植生のフェノロジーや多様性、生産性といった生態系機能の評価を行う際の有効なツールとして期待されている。従来の衛星観測では、緑や赤などの可視バンドと近赤外域の反射値を用いた指数（正規化植生指数 Normalized Difference Vegetation Index, NDVI）を計算し、それをもとにフェノロジーの観測が広く行われてきた。その一方で、最近では、デジタルカメラ（以下「カメラ」）を多地点に設置して行うフェノロジーの観測が注目されており、国内だけでなくEUROFLUXなど世界各地においてタワー観測と同様の広がりを見せつつある<sup>1)</sup>。日本国内でも、2002年より有志の研究者によって植生のフェノロジーと定点カメラ画像の観測が始まり、Phenological Eyes Network (PEN, <http://www.pheno-eye.org/>) が地上観測と人工衛星情報の相互比較を研究するネットワークとして活動中である<sup>2)</sup>。気候変動に対する森林生態系の応答を解明するためには、森林植生のフェノロジーの長期観測が有効である。これまでも直接的な目視観察や定点撮影による判読が行われてきたが、広域かつ多点での観測が困難であり、観測者による判読（判定）が主観的とな



るといった問題が存在していた。そのため、統一的な観測手法・判定基準で森林生態系のフェノロジーを多点観測する方法が必要とされていた。そこで、本サブテーマでは、地上でのカメラ観測の詳細なスケールから、衛星による広域スケールでの観測において、森林植生のフェノロジーといった生理生態機能を評価する効果的な植生指数を検討すると共に、費用対効果を勘案し多点でのフェノロジー観測を行うための簡易センサーの開発を目的としている。堅牢な観測センサーを開発するためには、必要となる観測項目を把握するための諸元や解析方法を検討した上で、安価かつ頑健なシステムとして開発していく必要がある。また、開発したセンサーによる観測と、従来の観測の間で整合性がとれることも重要である。

したがって本サブテーマでは、以下に示す4つのステップで研究を進めた。

- (1) 従来、衛星リモートセンシングで行われてきたフェノロジー観測法（NDVIを用いた方法）について、詳細な地上観測により課題や有効性について再検証を行う。
- (2) 可視から近赤外域までを連続撮影できるハイパースペクトルカメラを用い、連続分光観測値の利用を始め、利用波長の組み合わせ方などを検討し、正確にフェノロジーを推定するための新たな指数の検討を行う。同時に、多点展開のための簡便なセンサーとして市販されている安価なカメラの利用を視野に入れ、可視バンドのみを使用した指数の有効性を検証する。
- (3) これまでにも、赤、緑、青といった可視域の波長の反射特性を利用した指数Green excess index (2G\_RBi) やGreen Ratio (GR)、赤と緑の正規化指数Green Red Vegetation Index (GRVI) などがフェノロジー等の観測手法として提案されている<sup>3),4),5),6)</sup>。しかしながら、多くのカメラが利用されているにも関わらず、カメラの機種別の感度差や光学特性はカメラメーカーから公表されることがなく、多点・長期観測に対して統一的な基準を適用することへの障害となっている。そこで、リモートセンシングセンサーの基盤となるカメラの感度差や光学特性の評価手順を確立し、更にカメラの撮影モードや機種の違いがフェノロジー検出に与える影響を調査する。また、実際の野外観測ではカメラの耐環境性能が要求され、無操作で安定的に観測するための電源や制御システムも必要である。そこで、可視域の指数を簡便かつ安定的に観測できるセンサーの開発を行う。
- (4) (3) で開発された自動観測センサーを用いた屋外観測を行い、多様な樹種のフェノロジー観測を行う。更に、台風による攪乱とその回復過程における森林の変化について、人工衛星観測と地上でのカメラ観測との連携を試みる。

## 2. 研究開発目的

- (1) フェノロジー観測における植生指数NDVIの問題点と有効性の確認

人工衛星や空中写真、地上観測点に設置した定点自動撮影などから得られる植生の画像情報は、植生のフェノロジーや多様性、生産性といった生態系機能の評価を行う際の有効なツールとして期待されている。従来の人工衛星観測では、緑や赤などの可視域と近赤外域の反射値を用いたNDVIを計算し、それをもとにフェノロジーの観測が広く行われてきた。しかしながら、衛星の観測頻度や空間解像度の制約から、多様な樹種のフェノロジーを対象とした詳細な検証は十分に行われていない。そこで、NDVIを算出できるカメラを森林樹冠上に設置し、複数樹種のフェノロジー検出におけるNDVIの適用限界を明らかにすると共に、効果的な

解析手法を検討する。

## (2) ハイパースペクトルカメラによる植生指数の検証

ハイパースペクトルカメラとは、可視から近赤外域までを連続分光して撮影するセンサーである。連続分光観測値を用いた研究を始め、任意の波長の組み合わせや、分光感度特性が既知である衛星センサーやカメラによる観測シミュレーションが可能である。よって、簡便な観測センサーのスペック検討に際し、達成すべき観測内容・項目に対する最低限必要な観測諸元や、新たな解析手法に基づいた撮影諸元（観測波長幅、観測バンド数）の検討に対して重要な情報が得られる。ここでは、ハイパースペクトルカメラによる森林観測データを用いて利用波長の組み合わせ方などを検討し、正確にフェノロジーを推定するための新たな指数の検討を行う。また、簡便なフェノロジー観測センサーの開発に際しては、入手性、汎用性に優れた市販品を活用し、光学系の改造などを必要としない指数であることが望ましい。そこで簡便なセンサーとして市販品カメラの利用を視野に入れ、可視域のみを使用した指数の有効性を検証する。

## (3) 市販カメラの性能評価と自動撮影カメラの開発

カメラの利用によるフェノロジー観測法については、赤、緑、青のデジタルカウントを用いた指数GRや赤と緑の正規化指数GRVIなど、植生の季節変化に伴う可視域の反射特性の変動（色変化）に着目した指数が提案されている。そのため、カメラメーカーや機種の違いによる色再現性の差が、統一した基準（指数）を用いた観測の障害となる可能性がある。しかしながら、多くのカメラが利用されているにも関わらず、分光感度特性などの詳細な性能は未公表である。更に観測を長期継続した場合、経年劣化に伴う色再現性の変化も想定されることから、カメラの分光感度特性の評価手順を確立させておく必要がある。

次に、カメラの多くは自動色調補正を始めとした様々な撮影設定機能を有しており、それらがフェノロジー観測に与える影響の評価を行うと共に、カメラの機種や撮影設定条件による特性をさらに詳細に調査し、フェノロジー観測のための適切な撮影条件を検討する。

屋外での長期かつ安定した撮影を実現させるため、カメラの消費電力やタイマーコントロールの可否など代表的市販カメラを調査し、フェノロジー観測用の簡易センサーとして太陽電池を電源とした自立撮影を可能とする汎用的なカメラハウジングの開発を行う。

## (4) フェノロジー観測の実施と衛星観測との融合

本サブテーマの最終目的は、陸域植生の生理生態機能を評価するための簡便なリモートセンサーと解析手法を開発し、地上での多点かつ詳細な観測と衛星による広域観測とを接合することにある。カメラベースによる近接リモートセンシングは、人工衛星による広域のリモートセンシングとの連携が可能になれば、さらに有効なツールとなり得る。そこで、(3)で開発された自動撮影カメラを用いたフェノロジー観測をJaLTERサイトをはじめとする落葉広葉樹林で行い、有効性を実証すると共に、カメラハウジングの問題点等の洗い出しを行う。更に地上のカメラと人工衛星（MODIS）の同時観測から得られた可視植生指数（GR）の時系列変動を比較し、フェノロジー観測の広域化やカメラによる衛星データの補間の可能性など、

カメラ観測の新たな利用と今後の展開について検討する。

### 3. 研究開発方法

#### (1) フェノロジー観測におけるNDVIの問題点と有効性の確認

衛星リモートセンシングによる植生観測にて一般的なNDVIを算出できる近赤外+赤・緑の三波長カメラの有効性を確かめるため、葉のクロロフィル量を指数とした地上検証を行った。北海道大学苫小牧研究林内の落葉広葉樹林内に設置された林冠クレーン（タワー部分高さ35m）に、可視2波長+近赤外1波長の画像を撮影できる小型カメラ（Tetracam製 ADC3）をベースにした自動撮影システム<sup>7),8)</sup>を設置し、クレーン周囲の半径40mの範囲に立地している代表的な6樹種（アサダ、ミズナラ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、シウリザクラ、オオバボダイジュ）について展葉前の春先から落葉期まで連続撮影を継続した（図(2)-1）。樹冠との距離を15mとして設置した今回のケースでは、ADC3をベースにした撮影システムは中心から半径約30mの範囲内で10~50cmの空間解像度をもつ。そのため、クレーン周囲の半径30mの範囲に立地している代表的な6樹種（アサダ、ミズナラ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、シウリザクラ、オオバボダイジュ）の成木を各2~4個体選定し、クレーンを用いて観察個体にアクセスすることで画像解析と同じ場所の枝のフェノロジー（展葉時期、黄葉・紅葉、落葉時期）の観察を行った。フェノロジー観察は春季（5~6月）、秋季（9~11月）は毎週2回行い、夏季（7~8月）は毎月2~3回実施した。葉の展開や落葉は、当年枝長あたりの葉面積の変化から評価し、黄葉・紅葉は、定期的に採取した葉に含まれるクロロフィルa、クロロフィルbの合計濃度の変化から客観的に評価した。これらのフェノロジー情報と植生指数値の増減のタイミングを比較するために、時間分解能の異なるすべてのデータを日にちを変数にしてカーブフィッティング<sup>9)</sup>し（式(2)-1）、さらに時間方向に微分することで変曲点を抽出して項目間の増減時期を比較した。

$$F(t) = a_1 + a_2 t + \sum(a[2i+1] \sin(2\pi i t) + a[2i+2] \cos(2\pi i t)) \quad \dots \quad \text{(式(2)-1)}$$

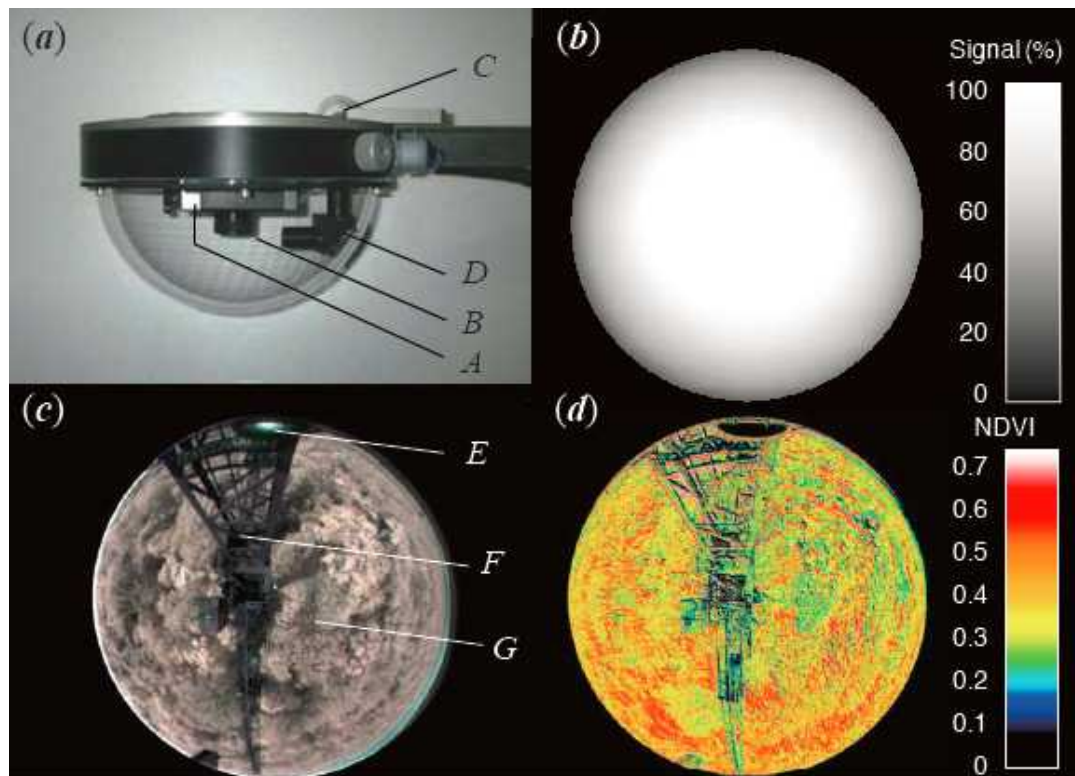
ここで、t: DOY,  $i \leq 13$  である。

同時に撮影個体の枝のフェノロジー（展葉時期、黄葉・紅葉、落葉時期）の観察を行った。適宜、観測枝の近傍の葉をサンプリングし、葉面積とクロロフィル量の分析を行った。非破壊で計測した分光画像から、NDVIを計算し、2種類の解析法（微分法、閾値法）を用いて、実際のクロロフィル基準のフェノロジーとの対応関係を調査した。ここで用いたカメラは、緑（500-600nm,  $R_G$ ）、赤（600-800nm,  $R_R$ ）、近赤外（800-900nm,  $R_N$ ）の反射率画像を撮影することができる。これらの波長帯における反射率を計算し、NDVIを下記の式(2)-2により算出した。

$$NDVI = (R_N - R_R) / (R_N + R_R) \quad \dots \quad \text{(式(2)-2)}$$

ここで、 $R_N$ : 近赤外波長域（中心波長830 nm）  $R_R$ : 赤色波長域（中心波長620nm）の反射率

である。



図(2)-1 (a)NDVIカメラシステム、(b)補正用周辺減光係数画像、(c)撮影したフォルスカラー画像および(d)NDVI計算画像 (Nakaji et al., 2011) .

図中のアルファベット: A 分光カメラ本体、B 魚眼レンズ、C 日射導入用透過拡散板、D 折り曲げミラー、E 日射リファレンス、F 林冠クレーン、G 林冠

## (2) ハイパースペクトルカメラによる植生指数の検証

北海道大学苫小牧研究林内の林冠クレーンに、395～1042nmの反射率を約10nm半値幅で撮影することができるハイパースペクトルカメラ (Specim製ImSpector V10) を設置し、前述(1)と同様にクレーン周囲の半径40mの範囲に立地している代表的な6樹種 (アサダ、ミズナラ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、シウリザクラ、オオバボダイジュ) の林冠を定期的に撮影した。NDVIに加えて、可視波長における複数の連続分光反射率をもとに、GR (Green Ratio)、GRVI (GreenRed Vegetation Index) およびCCI (Canopy Chlorophyll Index) も算出した (式(2)-3～式(2)-5)。

$$GR = R_G / (R_R + R_G + R_B) \quad \dots \quad \text{(式(2)-3)}$$

$$GRVI = (R_G - R_R) / (R_G + R_R) \quad \dots \quad \text{(式(2)-4)}$$

$$CCI = D_{720} / D_{700} \quad \dots \quad \text{(式(2)-5)}$$

$R_B$ : 青色波長域 (中心波長466 nm)  $R_G$ : 緑色波長域 (中心波長 554nm) の反射率、 $R_R$ : 赤色波長域 (中心波長647nm) の反射率、 $D_{720}$ : 720±10nmにおける微分反射率、 $D_{700}$ : 700±10nmにおける微分反射率

また、これらの指数と同時に、クロロフィル量を基準としたフェノロジー（春の展葉、秋の落葉、着葉期間）の観察も行い、各指数を用いて推定したイベント時期や着葉期間の誤差を評価した。

### （3）市販カメラの性能評価と自動撮影カメラの開発

#### 1）カメラの分光感度特性の評価

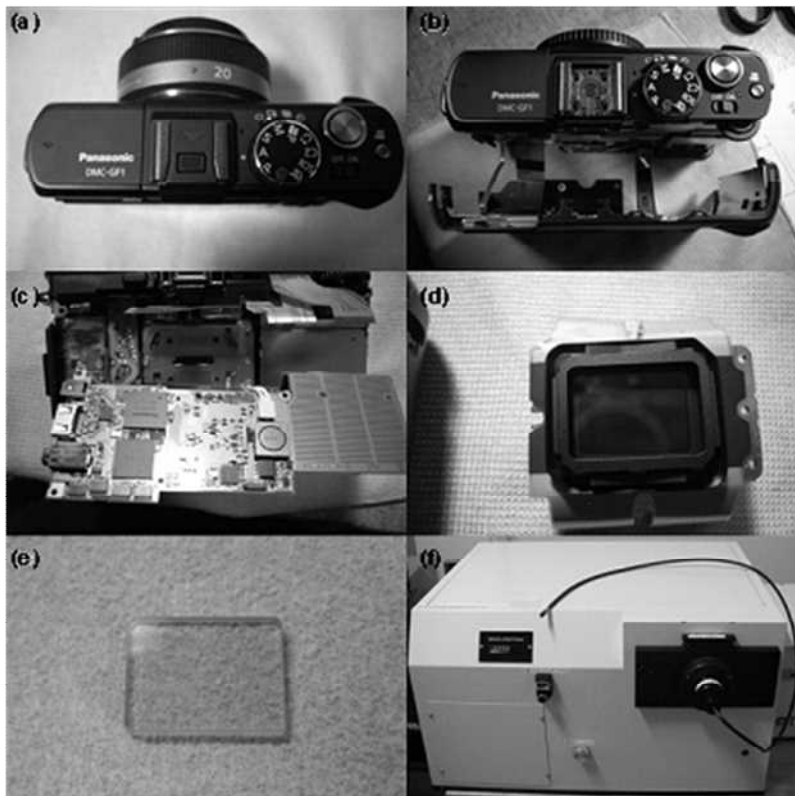
任意の波長の光（単色光）が取り出せる光源であるモノクロメーターを用いて、市販されている野外観測用カメラやデジタル一眼レフカメラの内部センサーの分光性能（波長感度）の評価を行い、分光感度評価手順とした。

- ①モノクロメーター（日本分光製 二次照射源 SN668808）によって作り出される単色光（波長半値幅約17nm、400～1000nm@20nmステップ）を暗室内で50%標準反射板（Labsphere製）に照射させ、拡散された単色光を評価対象カメラで撮影する。
- ②単色光の分光放射輝度を分光放射計フィールドスペックFR（ASD社製）で同時測定する。
- ③単色光撮影画像のデジタルカウントをRGBバンド別に取り出す。
- ④カメラのデジタルカウントと分光放射輝度から、カメラの分光感度曲線を求める。

試験機種は未圧縮データの出力の可否、機材の価格や重量などから選定し、野外観測で既使用されている機種と合わせて評価した（表(2)-1）。ノースワン製KADEC-EYEは野外自動撮影が可能なバッテリー式のカメラであり、Nikon製CoolPix4500は、PENにおける撮影システムとして国内外で採用されている。Canon製EOS Kiss X3、Canon製Power Shot G11およびPanasonic製GF-1は解像度が優れた最新のカメラであり、今後の観測ネットワークでの導入が期待される。これらのカメラは、素子上のRGBマイクロフィルターと素子～レンズ間の近赤外カットフィルターによって青、緑、赤の可視域3波長の画像を撮影している。本課題では、可視域情報に加えて、近赤外の反射情報を用いた植物葉の生理生態情報を得ることも視野に入れている。そこで前述のカメラについては波長感度を計測した後に内部フィルターを交換することで近赤外域に感度を持たせた（図(2)-2）。なお、Tetracam製ADC3は、既に同様の改造が施されている海外製の市販カメラである。

表(2)-1 感度試験および近赤外改造を行ったデジタルカメラ

製造元/機種名					
市販カラーデジタルカメラ	ノースワン	Nikon	Canon	Panasonic	Canon
	KADEC-EYE	CoolPix4500	EOS X3	GF1	G11
可視-近赤外カメラ	Tetracam	Nikon	Canon	Panasonic	Canon
* 本課題で改造	ADC3	CoolPix P6000*	EOS X3*	GF1*	G11*



図(2)-2 カメラ内部のフィルター改造作業. (a-c)カメラの分解、(d)取り外したCMOSセンサー、(e)フィルターおよび(f)評価に用いたモノクロメーター

## 2) 色調制御機能の評価

カメラは撮影時の光環境に対する色補正（ホワイトバランス）や、細部の強調などの画像補整メニューを有しており、人間の目視感覚上は最適となる画像を出力する一方で、フェノロジー観測に適しているのかは不明であり、これまで確認されたことは無い。そこで、屋外にて植生（アカマツ林）及びグレースケールをカメラの様々なモード・諸元で撮影し、得られたカメラのデジタルカウント値から植生指数を求め、比較した。

撮影実験は2010年3月5日（快晴日）と2010年3月9日（曇天日）の両日に、Canon製 EOS Kiss X2を用いて、撮影時の測光方式、ホワイトバランスやピクチャースタイルの設定を変えて行った。画像は①JPEG圧縮画像（多くのカメラ、特に既存の屋外定点撮影用カメラが画像保存方法として採用しデータ容量も小さい）②圧縮を行わないRAW現像画像（16bit TIFF）の二種類を使用し、画像に写し込んだグレースケールのダークグレーと、アカマツ葉群を解析対象とした（図(2)-3）。対象内のRGBそれぞれのデジタルカウントを平均し、RGB合計出力値に対する各RGBの割合（RGB比）を求め、可視植生指数としてGR（式(2)-3）およびGRVI（式(2)-4）を算出した。なお、画像解析にはフリーソフトウェアZeGraph（<http://www.Zegraph.co.jp/>）を用いた。



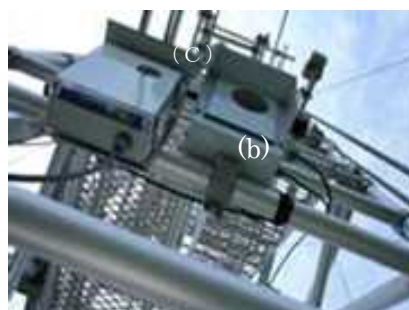
図(2)-3 撮影した画像と解析対象のグレー(右)とアカマツ葉(左)

### 3) 異なるカメラ機種によるフェノロジー観測の評価

カメラでは機種ごとに色調が異なることが指摘されているため、富士北麓フラックス観測サイト（山梨県富士吉田市、[http://asiaflux.net/network/001FHK\\_1.html](http://asiaflux.net/network/001FHK_1.html)）において、2009年から2010年の2年間、デジタルカメラ3機種（表(2)-2）を用いてカラマツ林の樹冠部を毎日1～3時間毎に撮影した（図(2)-4）。

表(2)-2 観測に用いたデジタルカメラの機種と撮影方法

メーカー、機種	撮影高度、方角 方向	ホワイトバ ランス設定	画素数 (Pixel)	ファイル形式
Nikon CoolPix 4500 (Fisheye lens)	30m、南、 真下向き	自動	2272×1704	JPEG
Canon EOS KissF	23m、北、 斜め下向き	自動 (2009) 屋外 (2010)	3888×2592	RAW、JPEG
Ricoh Caplio R4	32m、北、 斜め下向き	自動 (2009) 屋外 (2010)	2816×2112	JPEG



図(2)-4 富士北麓サイトと (a) Nikon CoolPix, (b) EOS KissF, (c) Ricoh CaplioR4.





図(2)-5 左から、CoolPix4500、EOS KissF、Caplio R4による画像の例。CoolPixのタワーなどを除いた森林部分（赤線内）、EOSとCaplioの（白矩形内）を解析の対象とした。

画像解析には南中時に近い時刻に撮影された画像を使用し、対象範囲内のR,G,Bの各チャンネルデジタルカウント値を抽出、平均した（図(2)-5）。R,G,Bから植生指数GR（式(2)-3）およびGRVI（式(2)-4）を算出し、カメラ機種および、撮影方向やホワイトバランス設定、JPEGとTIFFなどの撮影方法による差を調べた。

#### 4) 自動撮影システムの開発

PENやEUROFLUXなどで実施されている定点撮影の大半はCO<sub>2</sub>フラックス計測タワーにカメラを装着しており、商用電源などの安定した電源環境が得られている。一方、JaLTERの定点観測サイトでは電源等のインフラが充実している場所はむしろ稀であり、それに対応した撮影システムを用意する必要がある。市販されているバッテリー及び太陽電池駆動のカメラを表(2)-3にまとめた。全体的に共通している点として、ノイズの多い高圧縮の画像保存や、天候条件等による色調変化の大きさなど、市販されているコンパクトデジタルカメラに画素数、画質ともに劣るものとなっている。

表(2)-3 現在入手可能な屋外用インターバル撮影カメラの比較

製品名	画素数	ファイル形式	電源	通信
KADEC-EYE	100万画素	jpeg	バッテリー	無し
Blink Shot	200万画素	jpeg	太陽電池	FOMA
Garden Watch Cam	120万画素	jpeg	乾電池	無し
Moultrie Game Spy 6.0	600万画素	jpeg	太陽電池	無し

そこで、市販カメラの利用を前提として、太陽電池での電源供給とインターバルタイマー機能を有したハウジングを開発し、JaLTERサイトにおける試験撮影を開始した。カメラの選定に際しては、待機中（スリープモード）の消費電力が非常に小さいことを最重要視し、次いでレンズフォーカスがマニュアル設定可能であること（瞬間的な電源遮断が生じた際、フォーカスやズーム設定が初期状態になるのを避けるため）、外部制御・電源供給が可能であること条件により、市販カメラのうち、Canon製EOS Kiss X3、同 PowerShot G11、Nikon製CoolPix P6000、Sigma製DP1、Panasonic製GF-1を評価対象とし、画質設定、待機モード、待機中の消費電力などを調査した。この中ではEOS Kiss X3とGF-1の待機中の消費電力は検出限界以下であり、共に太陽電池化に相応しいことからカメラハウジングと電源コントローラーの開発を行った。ハウジ



ング開発のポイントとして、1) レンズ窓が曇らないように2重窓を採用し、内部空気を逃がすベンチレーション機構を備える、2) 太陽電池・商用電源利用のどちらも対応可能とする、3) カメラのモデルチェンジ等、異なるカメラの装着を可能とするために内部治具を調整可能とする、4) ケースの開閉は容易かつ高い気密性を持つ、といった4項目を掲げた。

次に、定点撮影カメラは寒冷地から熱帯まで様々な気象条件での動作保証が要求される。そこで厳しい寒冷環境下での試験として、 $-20^{\circ}\text{C}$ まで気温が低下する場所にて太陽電池一眼レフカメラ (EOS Kiss X3) を始め市販の屋外カメラを2ヶ月間常設し、耐寒試験を行った。大半の一眼レフ及びコンパクトデジタルカメラの動作温度保証範囲は $0^{\circ}\text{C}$ ~ $40^{\circ}\text{C}$ までとなっており、それを越えた温度範囲での動作状態を予め得ておく事により、防寒・防熱対策や運用上の工夫が可能となる。近年、コンパクトデジタルカメラの中でもJIS/IEC保護等級8 (IPX8) 相当の防水性を保証している製品が複数メーカーから登場しており、これらは $-10^{\circ}\text{C}$ からの動作を保証している製品もある一方で、外部からの電源供給やシャッター操作には多くの改造を必要とするため対象から外した。試験は2010年2月15日から北海道芽室町内の農業試験場にて、地上約1.5m高にカメラを設置し連続撮影を行った。太陽電池一眼レフカメラは撮影時のみに本体の電源が入り、それ以外は電源offとなる。一方、PowerShot G11は仕様上、常時通電 (但し撮影時以外は、液晶off、本体はスリープ状態) とした。これ以外の市販インターバルカメラについてはそれぞれの仕様のままとした。温度ロガー (HIOKI製Data Pico 3650) により一時間おきの気温、太陽電池カメラハウジング内部温度を記録した。

#### (4) フェノロジー観測の実施と衛星観測との融合

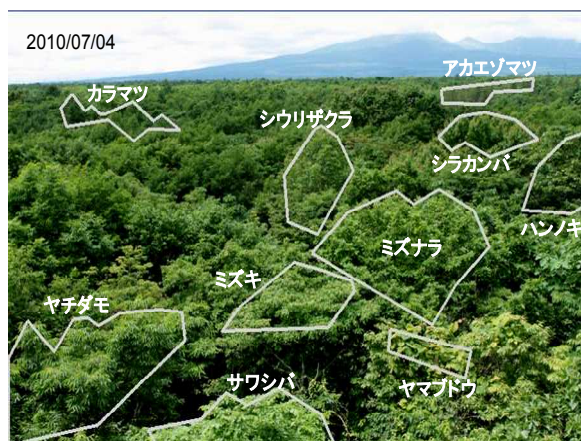
##### 1) 樹種別のフェノロジー観測

カメラを用いた近接リモートセンシングによる植生樹種ごとのフェノロジーを解析することを目的として、北海道大学苫小牧研究林のフラックスタワー (21m) に2010年5月からEOS KissX3を設置し連続撮影を行った (図(2)-6)。画像は $4752 \times 3168$ 画素のRAWとJPEG形式で保存した。ホワイトバランスは「太陽光」に設定した。

解析対象として画像上から10種類の植物を選択し、対象範囲内のR,G,Bデジタルカウントを抽出し、植生指数GR (式(2)-3) とGRVI (式(2)-4) の時系列変化を調べた。対象とした植物種は、アカエゾマツ (常緑) の他、カラマツ、シウリザクラ、シラカンバ、ミズナラ、ハンノキ、ミズキ、ヤチダモ、サワシバ、ヤマブドウの9種の落葉樹 (図(2)-7) とした。



図(2)-6 北海道大学苫小牧研究林のフラックスタワー(左)と開発したセンサー(右)



図(2)-7解析対象とした植生樹種

## 2) カメラベースでのGRと衛星のGRとの比較

衛星観測による植生指数の算出には、NASAによるTerra/MODISの大気補正済み地表面反射率の8日間コンポジットデータ (MOD09A1, collection 5) を利用した。データはFLUXNETの提供しているMODIS Land Products Subsets からダウンロードして使用した

([http://daac.ornl.gov/cgi-bin/MODIS/GR\\_col5\\_1/mod\\_viz.html](http://daac.ornl.gov/cgi-bin/MODIS/GR_col5_1/mod_viz.html))。フラックスサイトに相当する1ピクセル (500×500m) を抽出し、バンド1 (Red)、2 (Nir)、3 (Blue)、4 (Green) の反射率からNDVIとGRを算出した。品質管理のため、MOD09 state flagを利用して雲被覆の多い日のデータを除外した。

2001年から2004年まで、苫小牧フラックスリサーチサイト ([http://asiaflux.net/network/006TMK\\_1.html](http://asiaflux.net/network/006TMK_1.html)、以下、「苫小牧国有林」) のタワー上に設置したカメラ (横河電機株式会社製 Fieldeye FC13) を用いてカラマツ林樹冠部の定点観測を行った (図(2)-8)。画像は30万画素 (640×480ピクセル) のJPEG形式のファイルで保存した。

また、2004年の台風によるカラマツ林倒壊跡地において、Panasonic製GF1カメラを地上約4mの電柱上に設置し、2011年6月から11月まで植生の定点撮影を行った。画像は1210万画素 (4000×2672ピクセル) のRAWおよびJPEG形式で保存した (図(2)-9)。

画像の対象部分から抽出したR, G, Bデジタルカウント値をもとに植生指数GRを算出した。



図(2)-8 2001年から2004年まで使用したFieldeyeカメラと2002年夏(a)と冬(b)カラマツ林の画像例。白色矩形部分を解析対象とした。



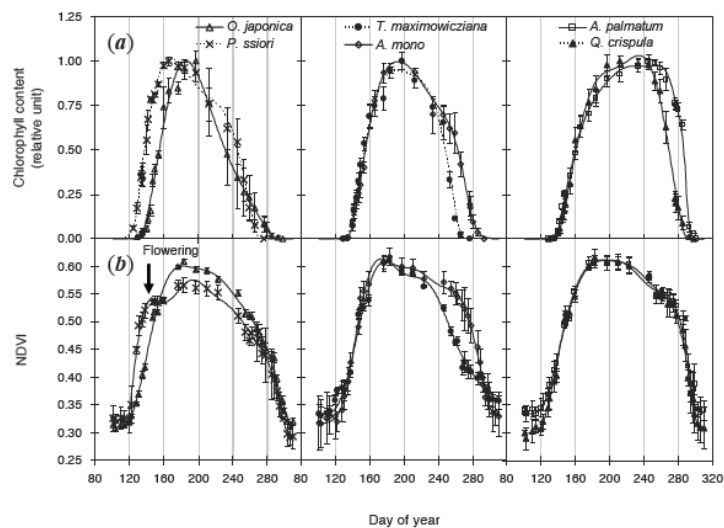
図(2)-9 GF1 カメラと 2011 年 7 月画像例。白色矩形部分を解析対象とした。

#### 4. 結果及び考察

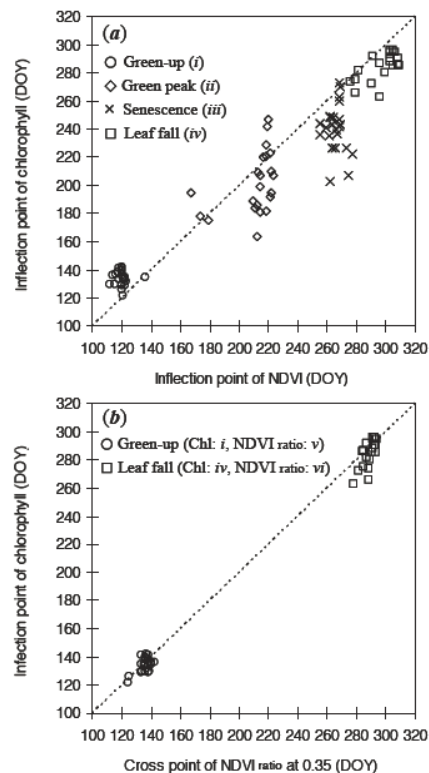
##### (1) フェノロジー観測におけるNDVIの問題点と有効性の確認

葉内のクロロフィル含量（相対値）とNDVIの季節変化の観測結果を図(2)-10に、NDVIとフェノロジーとの整合性を図(2)-11に示す。NDVIはLAIやバイオマスを推定する指数である。本研究では、春先の展葉期は反応が早過ぎる一方、植生の光合成活動が低下する紅葉開始の検出感が悪い、花を林冠上に咲かせるシウリザクラなどで推定誤差が大きくなるといった特徴が明らかになった。微分解析や特定の閾値によるフェノロジー決定を試みたところ、老化パタンの異なる葉や開花で誤差が生じるものの、閾値の調整（閾値法）により樹種別のフェノロジー変化を検出できることが判明した（図(2)-11）。この結果は、樹種による特性を考慮する必要があることを示しているが、閾値法を選択すれば、1980年代からの地表面観測が継続されてきた人工衛星であるNOAA/AVHRRによるNDVIを再解析し、30年以上にわたる広域フェノロジーの変動の解明に適用可能であることも示唆している。

近接撮影カメラでは、高解像度の解析が可能のため樹種ごとの評価が可能になり、さらに、高い時間分解能のデータを用いることで生理生態イベントと対応したシグナルの増減の正確な解析も可能になる。春先の展葉イベントについては他の波長を用いた指数を交えてより詳細な調査が必要である。しかし観測波長幅の比較的大きい情報をもとにしたNDVIであっても、老化時期の利用が可能であること、さらに、たとえば変極点間の長さを計算することなどで相対的な植物活性時期の相対的な年変動などを評価できる可能性もある。



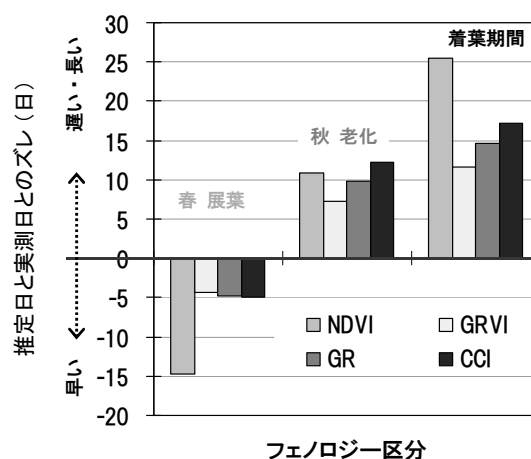
図(2)-10 (a)葉内のクロロフィル含量（相対値）と(b)NDVIの季節変化



図(2)-11 NDVIを用いたフェノロジーイベント（Green-up 展葉期、Green peak 完全展葉、Senescence 老化、Leaf fall 落葉）の推定結果と実測値との比較。(a) 変曲点法と(b)閾値法を示している。

## (2) ハイパースペクトルカメラによる植生指数の検証

ハイパースペクトルカメラによる樹冠画像の例を図(2)-12に示す。各種指数を比較したところ、NDVIに比べて、GRやGRVI、CCIなどの可視バンドを用いた指数のほうが推定誤差が小さいこと、特にレッドエッジ領域における連続分光の微分解析から求められるCCIが極めて良い推定精度をもつことが明らかになった（図(2)-13）。この結果は、一般的なカメラで撮影される赤と緑の反射情報がフェノロジーの推定に有効であることを強く示している。CCIは、赤色領域の撮影に加え、710nmと730～750nmあたりの2つのバンドを設けることで、ハイパースペクトルカメラのような連続分光値を用いなくても類似した指数を算出できることも報告されており、簡易型CCIセンサーの開発も現実的である。現在の地球観測衛星においてもレッドエッジ領域に複数の観測バンドを有するセンサーが登場している。中でもENVISATに搭載されたMERISによる植生指数MTCIは赤～近赤外の4波長から算出される指数で炭素固定能力の季節性などの広域観測が研究されており、衛星～地上といった異なるスケールでのフェノロジー観測体制への発展が期待される。



図(2)-12 ハイパースペクトルカメラによる樹冠画像の例 図(2)-13 推定誤差の指数間比較

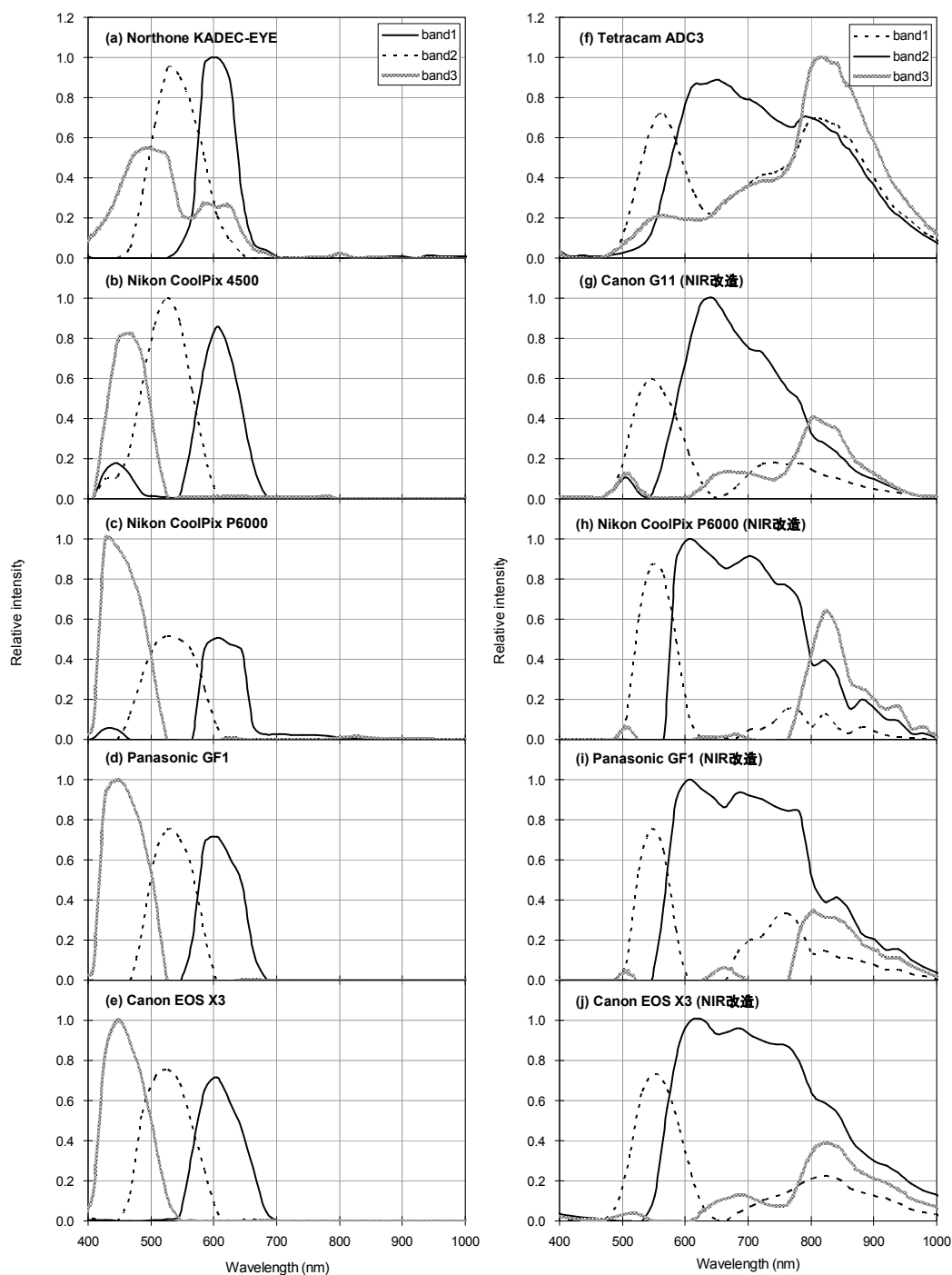
### (3) 市販デジタルカメラの性能評価と自動撮影カメラの開発

#### 1) デジタルカメラの分光感度特性の評価

図(2)-14に代表的なデジタルカメラおよび近赤外カメラの波長感度を示す。KADEC-EYEを除くデジタル一眼カメラでは、青、緑、赤の可視域3バンドの波長幅は類似していた(図(2)-14, a-e)。光強度あたりのシグナル値には若干の機種間差があったが、これは観測時にリファレンスで補正することで対応可能である。一方で、内部フィルターを改造した近赤外デジタルカメラでは、その感度波長は機種によって大きく異なった(図(2)-14, f-j)。緑バンドの感度波長帯(500-600nm)にはほとんど差がないものの、赤バンドおよび近赤外の感度波長幅やシグナル強度が大きく異なった。これは、撮像素子上のマイクロフィルターの性能によると思われる。

以上の結果は、野外観測におけるカラーデジタルカメラの機種間差はさほど大きな問題ではないが、近赤外域の情報を用いたNDVIなどの植生指数の算出や人工衛星データとの比較を行う際には、機種選定が重要な要因になることを意味しており、カメラの開発と利用の両面において重要な情報を提供している。





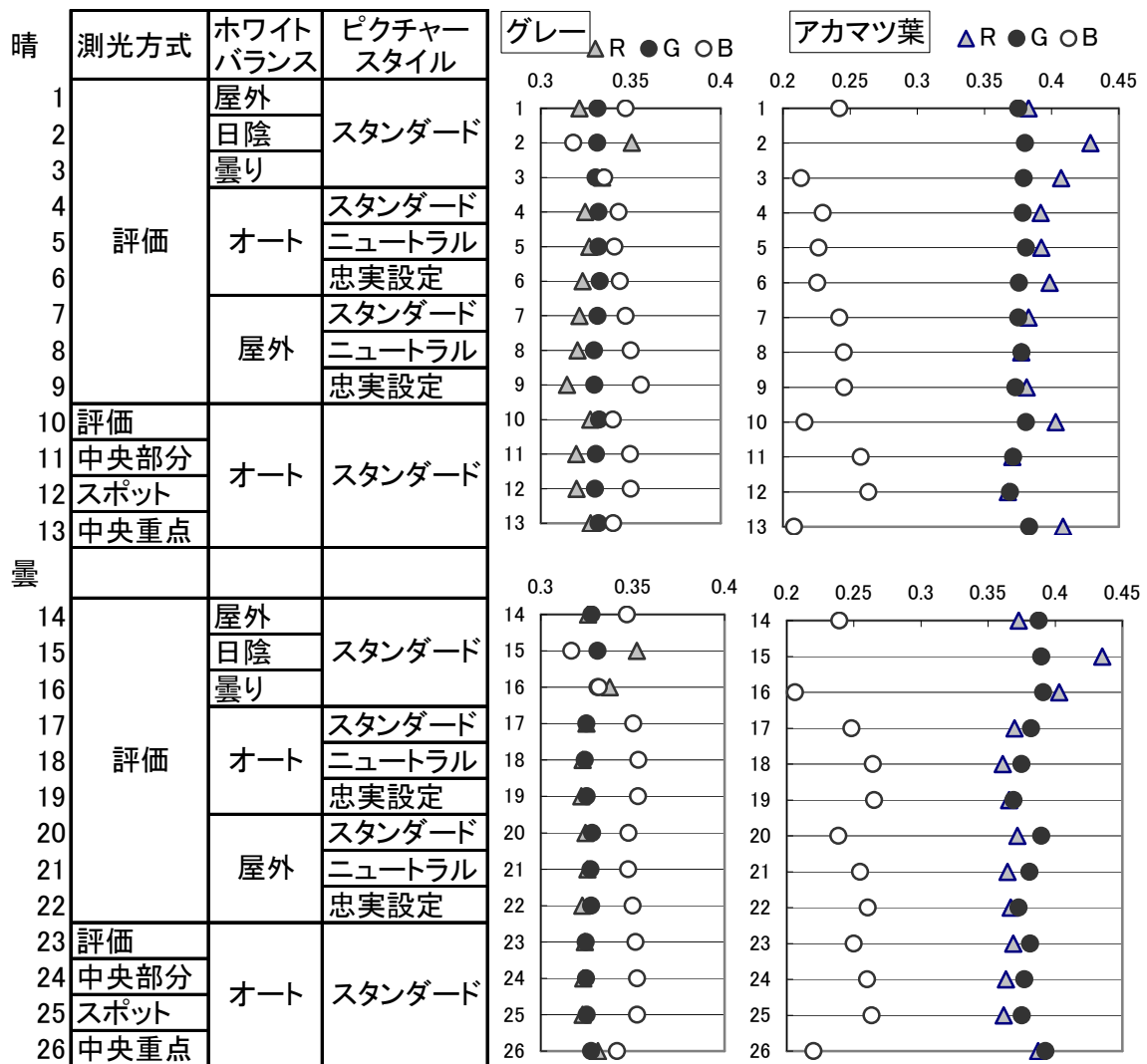
図(2)-14 主要なカラーデジタルカメラおよび可視-近赤外改造カメラの波長感度。

可視-近赤外カメラ (f-j) では、緑や赤のバンドにも近赤外の感度があるが、実際の運用時にはバンド間演算によって緑、赤、近赤外のシグナルを分離する。

## 2) 色調制御機能の評価

図(2)-15に示すとおり、天候、測光方式、ホワイトバランス、ピクチャースタイルの設定ごとに、RGBの構成比(色調)が異なることが分かった。設定条件によるRとBの変動が大きく、G

は比較的変動が小さく安定していた。オートホワイトバランスでは、晴天日に比べて曇天日にはBが高くなる傾向が認められ、晴天日のオートと「屋外（晴）」、曇天日のオートと「曇り」設定でもそれぞれの色調が異なる結果となった。晴天でも暗い部分を中心に測光した場合には、Bが高くRが低くなった。ピクチャースタイルの設定では、「忠実設定」「ニュートラル」「スタンダード」の順に、Gが低くBが高い傾向が認められた。これらの傾向はRAW現像画像でもほぼ同様であった。

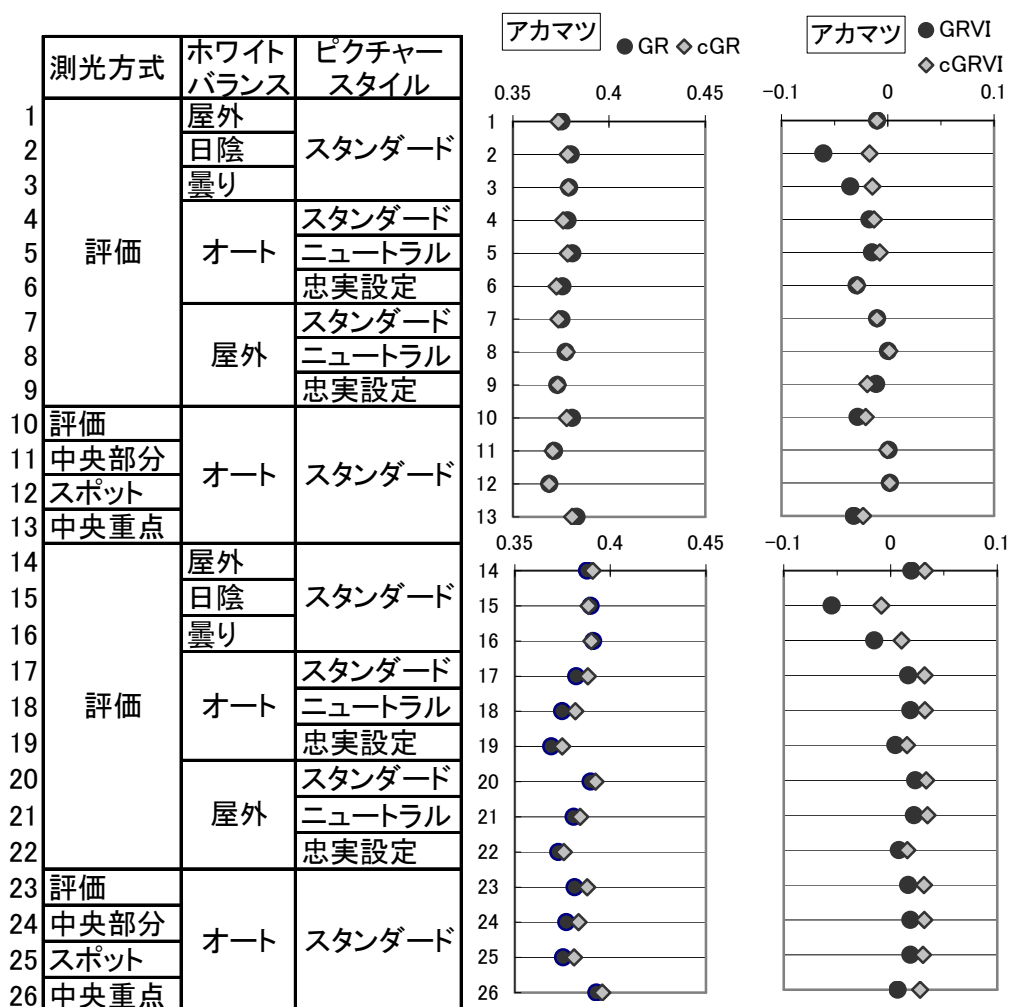


図(2)-15 カメラ設定条件によるグレー(左)とアカマツ葉(右)の各RGB比 (JPEG画像)

これらを植生指数GR、GRVI値で比較すると、GR値は曇天日においてピクチャースタイルと測光方式の設定条件による差が大きく、曇天日にスタンダード設定にすると、晴天日よりも高くなった(図(2)-16)。GRVI値はホワイトバランス設定によるRの変動に影響されて変動幅が大きくなった。レファレンスとして撮影したグレーの色調が一定になるようにGとRを補正すると(cGR、cGRVI)、晴天日と曇天日の差はやや拡大したが、設定条件による変動には縮小傾向がみられた。これらの結果は、入射光に対するRGB出力値がカメラ固有のソフトウェアによっ



て非線形に演算されていることが原因と考えられるが、レファレンスによる色調の補正効果が期待できる。



図(2)-16 カメラ設定条件によるアカマツ葉のGR(左)とGRVI(右)。

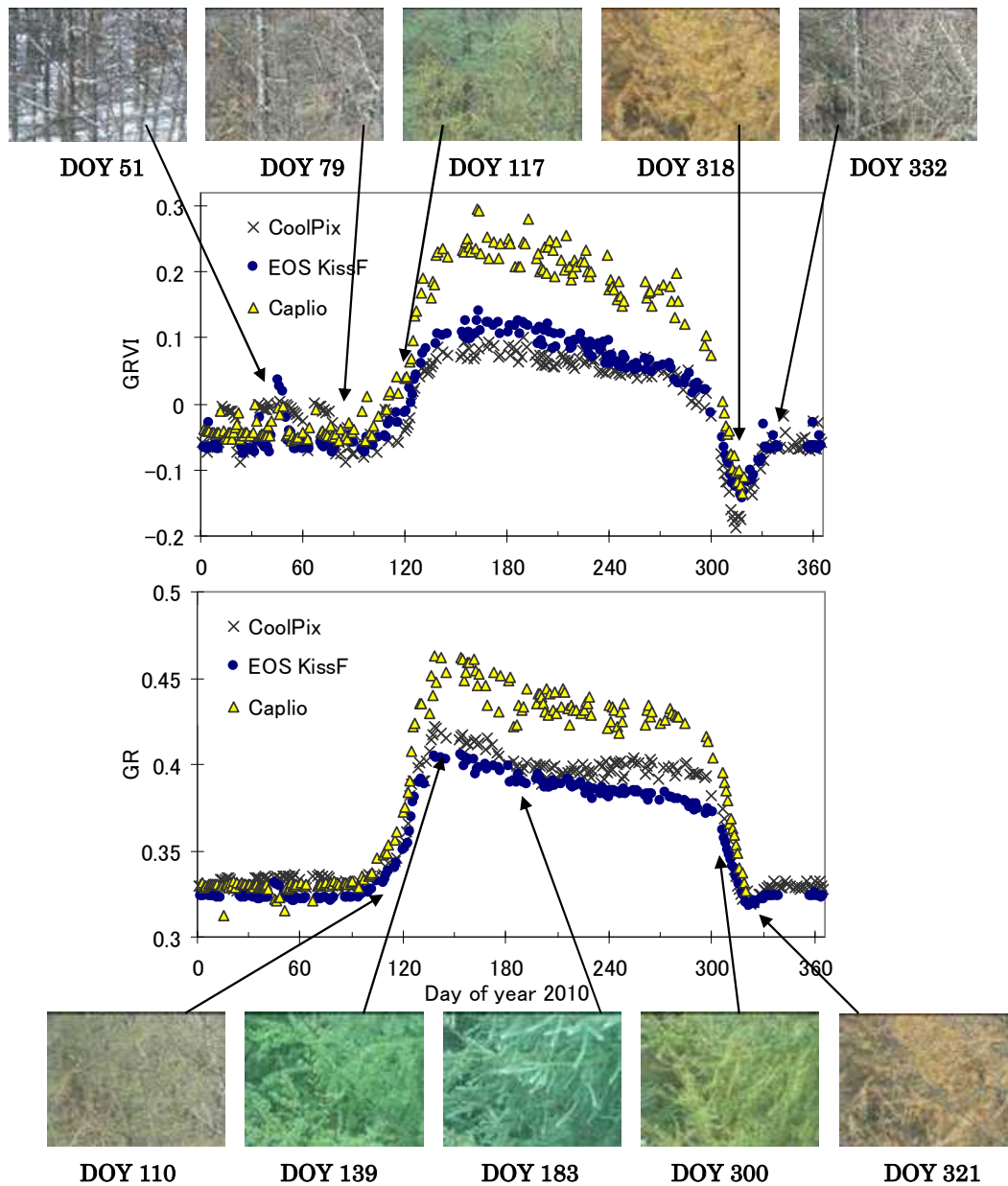
cGRとcGRVIはグレーをレファレンスとして補正を行った値（JPEG画像）。

このように、市販のデジタルカメラでは、ソフトウェアの設定条件によって色調が変化し、観測値に影響する可能性がある。今後、実際の植生の季節変化において、設定条件による色調の変動影響と補正効果についての詳細な解析が必要である。本結果は、広域観測を進めるにあたってはカメラの諸元だけでなく設定に関しても厳密なルール作りが必要であることを示唆している。

### 3) 異なるデジタルカメラ機種によるフェノロジー観測の評価

#### a. カメラ機種による可視植生指数の比較

富士北麓サイトに設置した3機種のカメラの画像解析から得られた植生指数の2010年の季節変化を図(2)-17に示す。



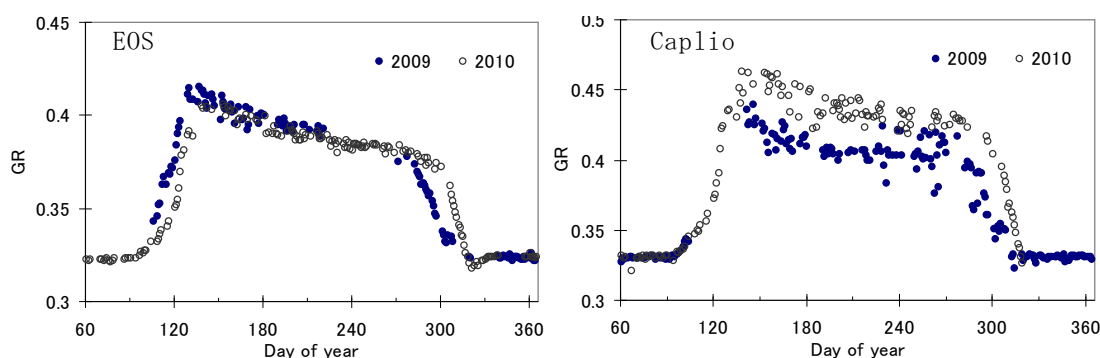
図(2)-17 3機種のカメラ画像の解析により得られたGRVI、GRの2010年の季節変化と近接撮影画像。DOYはday of yearを表す。

3機種から得られた植生指数はいずれも同じような季節変化を示した。ほぼ同じ画角で同一個体を撮影したEOSとCaplioでは植生指数の値は異なるものの、季節変化パターンはよく一致した。GRVI、GRともにDOY110ごろからカラマツの展葉に伴って上昇し、DOY140ごろ最大値に達した。GRVIとGRは、展葉によって樹冠が覆われた状態の時に最大値をとり、さらに葉が重なり合い樹冠の色が濃緑色になると低下する。

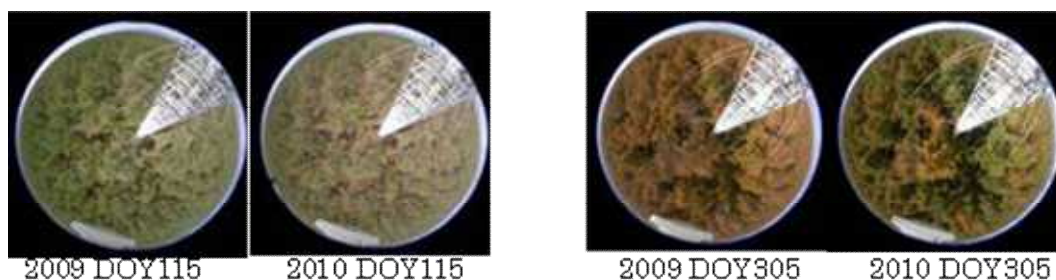
Caplioの夏期の値は、EOS、CoolPixの約2倍高い値になり、バラツキも大きかった。指数の値の差はカメラごとのR,G,Bの波長感度の差による違いと考えられ、Caplioの画像は他の機種画像に比べて明らかにGが強かった。冬期はいずれの機種においても、GRVIでは地面が雪に覆われ

ているときの $\approx 0$ から地面が露出しているときの $-0.1$ までの値で変動したが、GRは約 $0.33$ でほぼ一定値になった。GRVI、GRの定義式から理論的には、雪面などの白色や黒色のピクセルに対しては $GRVI=0$ 、 $GR=1/3$ となり、茶色の土壌面のピクセルに対しては $GRVI < 0$ となる。この値からカメラのカラーバランスを確認することができる。富士北麓では積雪時でもカラマツの茶色の樹幹や枝が撮影されているため、GRVIは $0$ に近いマイナス値になった。GRVIは秋の黄葉全盛期に顕著な低下が見られ、黄葉時期の有効な指数となり得る。GRはGRVIよりも $2\sim 3$ 日遅れて最小になった。2009年と2010年のEOSによるGRを比較してみると、2009年の展葉が早く、黄葉の開始も早かったことが明瞭であり(図(2)-18)、樹冠上からの撮影画像からも確認できた(図4-19)。

一方、Caplioの2009年と2010年のGRを比較すると、最大値が異なっていた(図(2)-18右)。これはCaplioのホワイトバランス設定が2009年は「自動」、2010年は「屋外(太陽光)」であったことが原因と考えられた。



図(2)-18 2009年と2010年のEOS(左)とCaplio(右)によるGRの比較

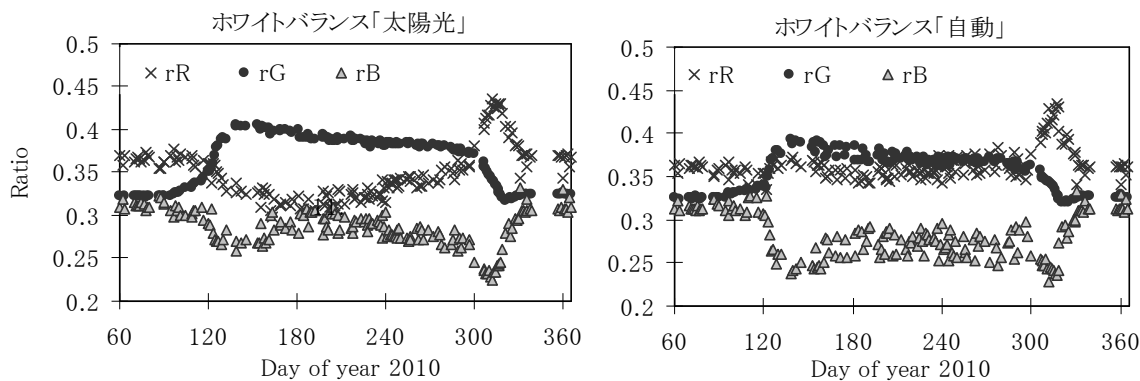


図(2)-19. CoolPix撮影による2009年と2010年の展葉期(左)と黄葉期(右)のカラマツ林

#### b. カメラ観測の問題点—カメラの設定による差

次に、ホワイトバランスの設定によって植生指数と季節変化パターンにどのような影響があるかを調べるため、EOSカメラの専用ソフトウェアを使って、同一のRAW画像からホワイトバランスの設定を「太陽光」と「自動」に変えてそれぞれJPEG画像に現像した。対象範囲のR,G,Bの比率( $rR=R/(R+G+B)$ など)の時系列変化を調べた(図(2)-20)。ホワイトバランス「自動」では、「太陽光」に比べて夏期に $rR$ が高く、 $rG$ が低かった。そのために、夏期のGRとGRVIの値が低下し、季節変化パターンに影響を与えたことがわかった。ホワイトバランスを「太陽光」にしたほうが撮影時の天候によるバラツキが小さいことも明らかになった。このような現像のレン

ピはカメラメーカーによって異なるが、一般に、ホワイトバランスの設定を「太陽光」に固定したほうが、安定した指数が得られると考えられる。



図(2)-20. 同一のRAW画像からホワイトバランスを「太陽光」と「自動」に設定した画像のrR,rG,rBの時系列変化

同一のRAW画像から同一のホワイトバランス設定で16bit TIFFとJPEGに現像した場合、色の階調はそれぞれ $2^{16}=65536$ 、 $2^8=256$ と異なるが、GRVI、GRの値にはほとんど影響がなかった。今回の解析対象範囲では差が出なかったが、R,G,Bのいずれかが飽和するピクセルでは多少の影響があると考えられる。

RAW画像で撮影していれば、TIFF・JPEGのいずれでも現像できるうえに、現像段階でホワイトバランスなどの設定を変更できるメリットがある。RAW画像はファイルサイズが大きくなるデメリットはあるが、RAW画像で撮影することが望ましい。

#### 4) 自動撮影カメラの開発と耐寒試験



図(2)-21 試作した太陽電池型自動撮影カメラ

図(2)-21に試作したカメラを示す。太陽電池は5Wのパネル1枚を利用する。ハウジング内部には蓄電池として三洋電機製エネループ（単三型）6本を用いている。インターバルシャッターユニットには市販のインターバルタイマー基盤（ガレージショップ製）を用いた。タイマーユニットの設定により、撮影時間帯（昼のみ撮影、夜間は停止などの設定）をはじめ、詳細な撮影インターバルの設定が可能である。タイマーユニットからはカメラの外部シャッター端子へ



接続する。環境研屋上における連続動作試験では、2009年8月から12月まで、7時から17時まで1時間おきにインターバル撮影を継続したが、1回も欠測を生じさせる事なく、また内部バッテリーの電圧低下も見受けられなかった。図(2)-22はJaLTERサイトに展開し、試験撮影を開始した様子である。この試験撮影で明らかになったこととして、内部空気を逃がすベンチレーション機構やケーブル引き込み部分からの水分の侵入が深刻であり、ハウジング内部の結露が頻繁に発生することである。シリカゲル、ゼオライト等の吸湿剤をハウジング内部に充填し、暫定的な対処を行った。



図(2)-22 JaLTERサイトにおける試験撮影風景

次に芽室町における耐寒試験では、試験を開始した2月15日から4月6日までの間、最低気温が $-10^{\circ}\text{C}$ 以下となったのが17回あった。太陽電池版EOS KissX3は撮影開始後1日後に、ハウジング内部温度が $-5.5^{\circ}\text{C}$ に低下した時点で停止した。後にカメラの主電源を再度入れ直すことにより撮影を開始したが、翌日の明け方の気温低下により撮影を停止した。またG11のみ、試験開始が3月5日からとなったが、終了までの1ヶ月の間は問題なく撮影を継続していた。待機中は完全に電源offとなるEOS Kissとは異なり、待機中でも微少ながら通電しているG11の内部発熱が、耐寒性に貢献したとも考えられる。以上まとめると、太陽電池版EOS KissX3では、 $0^{\circ}\text{C}$ 付近までの低温では安定して動作するものの、 $-5^{\circ}\text{C}$ 以下では停止する。他の研究活動においても同様の現象が報告されており、寒冷地を対象とした観測においてはカメラ選定に配慮する必要がある。

次に、デジタル一眼レフカメラの利用による撮影システムは、カメラ本体の制御や電源管理が比較的容易である反面、ハウジングの大型化が設置場所の制約となることが問題である。そこで、オリジナルの画像データであるRAW画像が記録できるコンパクトカメラの比較・選定を行うと同時に、電源管理や任意のシャッター間隔での撮影を可能とするコントロールボードを作成した。併せて、ハウジング内部の結露がJaLTERサイトでの試験撮影に大きな問題とされ、定期的な乾燥剤の交換が必要とされてきたことから、ハウジング内部の湿度を調整し結露を緩和する調湿プレート（メソポーラス多孔質セラミックプレート）の性能評価を行なった。評価は2011年6月から11月の間、苫小牧国有林内で実施された。カメラとしてPanasonic製のGF-1を用い1日10枚の撮影を継続した。全画像を調査した結果、結露は全く発生しておらず調湿プレートの有効性が確認された（図(2)-23）。

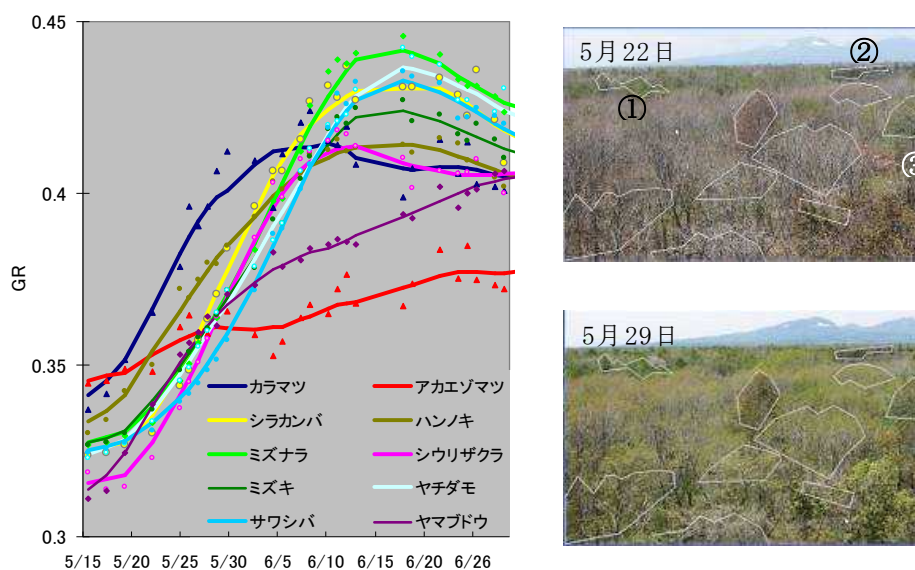


図(2)-23コンパクトカメラによる自動撮影カメラ(左)、内部(右上)、制御ボード(右下)

#### (4) フェノロジー観測の実施と衛星観測との融合

##### 1) カメラ観測の利点—植生樹種毎のフェノロジー

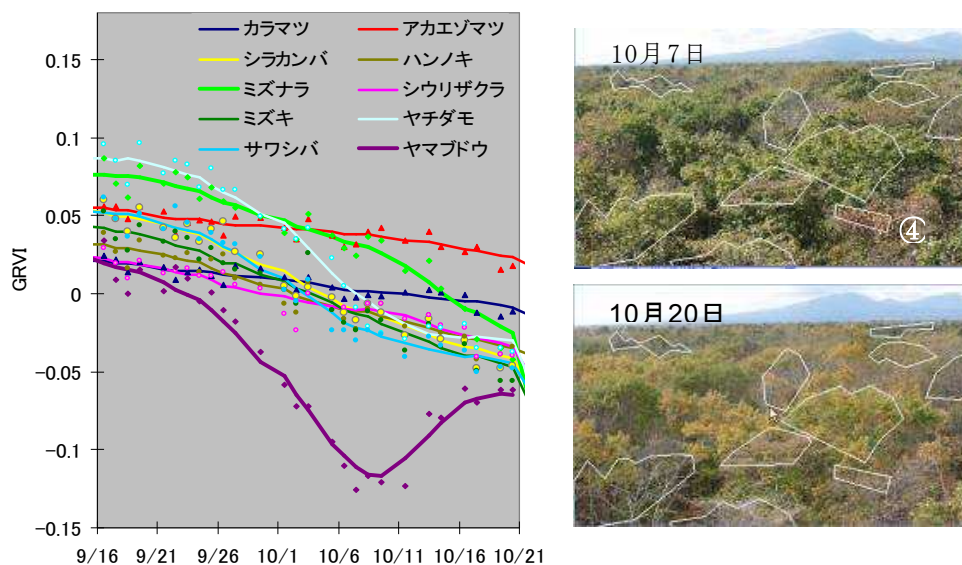
カメラを利用した植生フェノロジー観測の利点の一つは、樹種が混在する森林において樹種や個体などのスケールでの解析ができることである。北海道大学苫小牧研究林のフラックスタワーに設置したカメラの画像から、10種類の樹種ごとの植生指数を算出した結果、樹種ごとに異なるフェノロジーを把握できた。(図(2)-24)。



図(2)-24 展葉期の樹種ごとのGRの変化と森林の様子

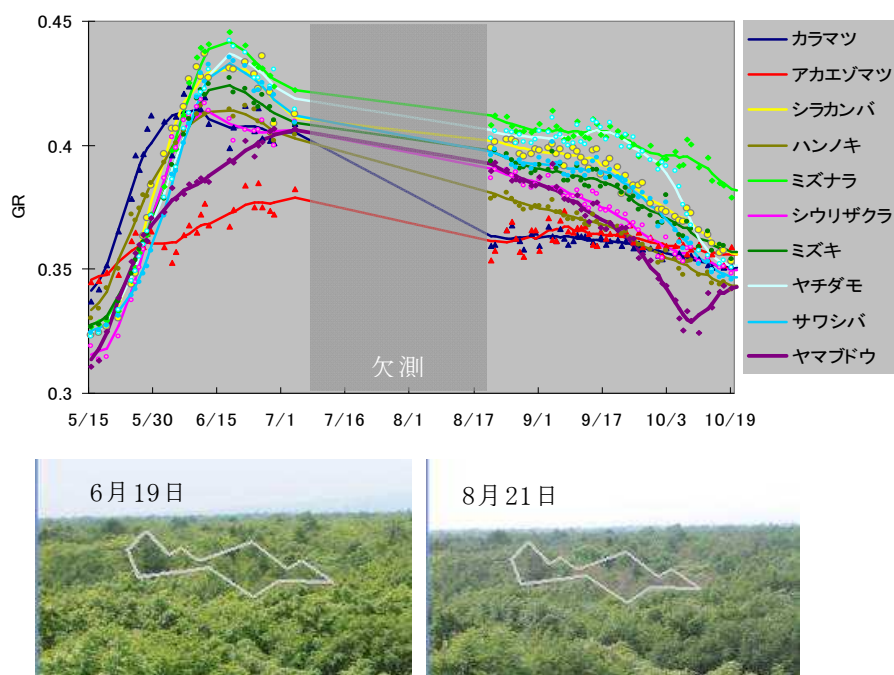
GRの上昇から、常緑のアカエゾマツ、カラマツが展葉し、続いてハンノキの順に展葉を開始したことがわかる(5月22日の画像中の①、②、③)。29日ごろにはその他の樹種も一斉に展葉した。6月15~20日ごろに、多くの樹種でGRが最大になったが、シウリザクラでは低下した。画像を確認すると、シウリザクラの白い花が開花したことがわかった。秋のGRVIの変化をみると、10月7日ごろにヤマブドウのGRVIが大きく低下し、紅葉のピークが認められた(図(2)-25 ④)。

ミズナラの葉はそのときはまだ緑色であり、GRVIは高い値を保っていたが、10月20日ごろになって黄葉しGRVIが低下した。



図(2)-25. 紅葉（黄葉）期のGRVIの変化と森林の様子

7月初めから8月半ば過ぎまでカメラの撮影が停止してデータが欠測になったが、5月から10月までのGRの季節変動が得られた（図(2)-26）。常緑のアカエゾマツのGRは夏でも低く、年間の変動幅が小さかった。カラマツのGRは最も早く上昇したが、7月から8月の間に大幅に低下した。害虫によるカラマツの葉の被食がGRの低下に反映された。このように、定点撮影画像の解析から、樹種ごとのフェノロジーや、バイオマスの変化を感度良く把握できることがわかり、生態系の長期観測におけるカメラの活用が期待される。



図(2)-26. 5月から10月までのGRの変化と、害虫により被食されたカラマツ。



## b. カメラベースでのGRと衛星のGRとの比較

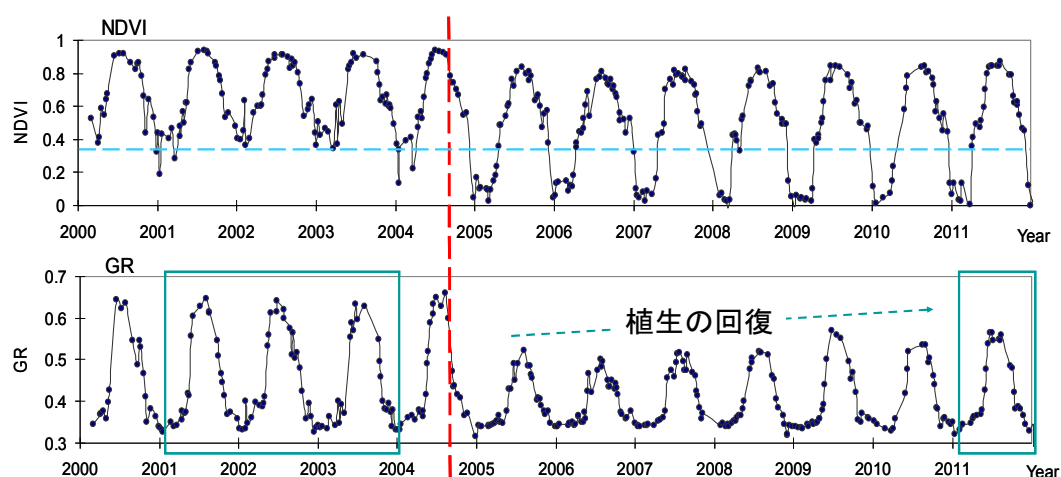
北海道では2004年9月の台風18号の強風により約37,000haの森林が被害を受けた<sup>10)</sup>。とくに支笏湖周辺で被害が大きく、苫小牧国有林では約100haのカラマツ林が倒壊した。その後、2004年から2005年にかけて倒木の大部分はサイト外に撤去され、カラマツ林跡地はエゾイチゴ (*Rubus idaeus*) の優占する灌木と草地の植生に変化した (図(2)-27)。



図(2)-27 台風18号によるカラマツ林の攪乱と回復の様子 (苫小牧国有林)

このような攪乱に伴う植生の変化に対応して、2000年から2011年までのMODISによるNDVIとGRの時系列変化を調べると、2004年の森林倒壊後から大幅な変化が認められた (図(2)-28)。とりわけ、NDVIの冬季の最小値(ベースライン)が倒壊後に著しく低下した。ベースラインは、倒壊前にはカラマツの落葉後の幹や枝を反映して約0.3であったが、倒壊後は全面的に雪に覆われたためほぼ0まで低下した。一方、GRは土壌面と雪面のいずれに対しても $GR \approx 1/3$ になり、倒壊前後の地表面の状態に関わらず非着葉期間には安定した値を示した。

2001年から2004年のベースラインを基準にして、倒壊前後の夏季(6月から8月平均)の各指数値を比較すると、倒壊後の2005、2006年にGRは倒壊前の約48%まで低下したが、NDVIは約67%の低下にとどまった。現地観測によると、森林倒壊以前には年最大 $91.8 \text{ Mg ha}^{-1}$ あった地上部バイオマスが2006年には約3%の $2.7 \text{ Mg ha}^{-1}$ に、年最大LAIも倒壊以前の $9.4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ から2006年には約39%にあたる $3.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ に減少した<sup>11)</sup>。

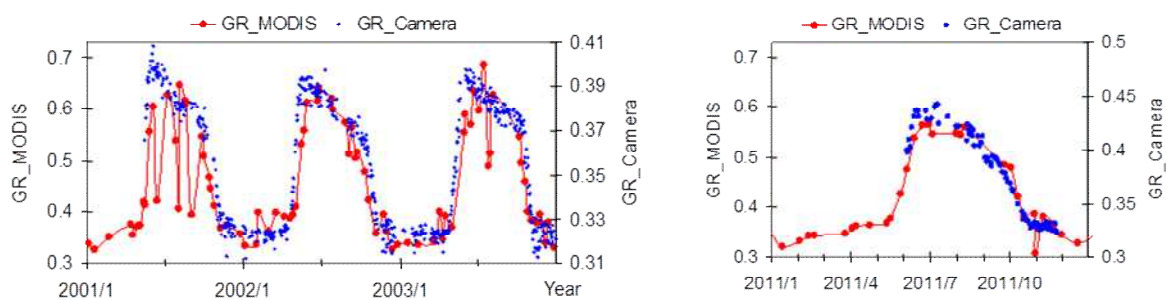


図(2)-28 MODISによるNDVI, GRの変動と植生の変化。植生指数の算出には苫小牧における1ピクセルを使用、解像度500m。赤破線は台風による森林倒壊、青破線はNDVIのベースライン、緑線はカメラによる同時観測が行われたときを示す。

2006年の地上部バイオマスおよびLAIが大幅に減少したにもかかわらず、NDVIは植生の変化をあまり反映しなかった。NDVIは葉の量の変化を反映すると考えられているが、倒壊後に大きく低下しなかったのは、2004年以前のカラマツ林ではNDVIが飽和していたことが原因と考えられる。一方、GRは葉の色に反応し、植生の変化に対する感度が高かった。

これらの結果から、NDVIに比べてGRのほうが攪乱による植生の変化を感度良く反映することが明らかになった。さらに、GRは土壌や積雪などの地表面の状態に影響されず、生育期間と非生育期間の相違を明瞭に示した。一方のNDVIはベースラインが変動するため、フェノロジーの検出が難しいという問題がある。したがって、森林のフェノロジーの評価にはGRが有効であると判断した。

可視植生指数の利点のひとつに衛星とカメラの両方で同じ指数による同時観測ができることが挙げられる。そこで、苫小牧国有林のカラマツ林（2001年から2003年）と倒壊跡地（2011年）において、MODISとカメラによって観測されたGRを比較した（図(2)-29）。いずれの年次も、MODISとカメラによるGRは、指数値の絶対値は異なるものの、季節変化パターンは極めて良く一致した。

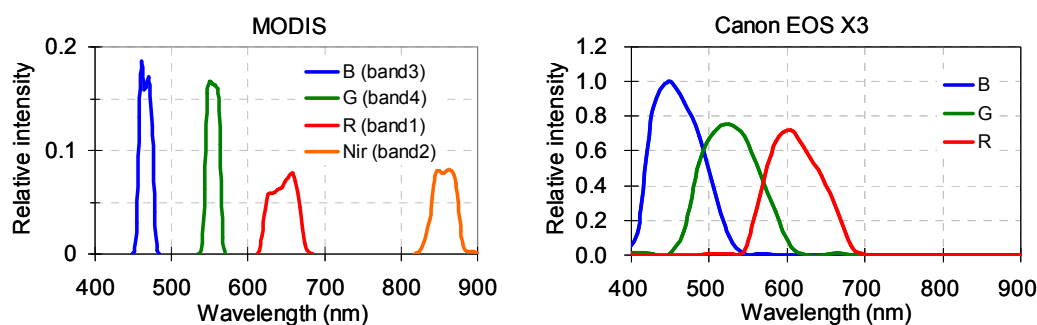


図(2)-29 苫小牧国有林におけるMODISとカメラによるGRの季節変動。  
2001年から2003年のカラマツ林(左)と2011年の倒壊跡地(右)。

カラマツ林で撮影したカメラ画像によるGRでは、春に葉が展開し終わったときに最大値を示し、さらに葉量が増加して樹冠が濃緑色になるとGRの値は低下する（図(2)-29左）。一方、MODISのGRではこのようなピークは認められず、衛星観測の空間的・時間的解像度が低いため平滑化された可能性が考えられる。

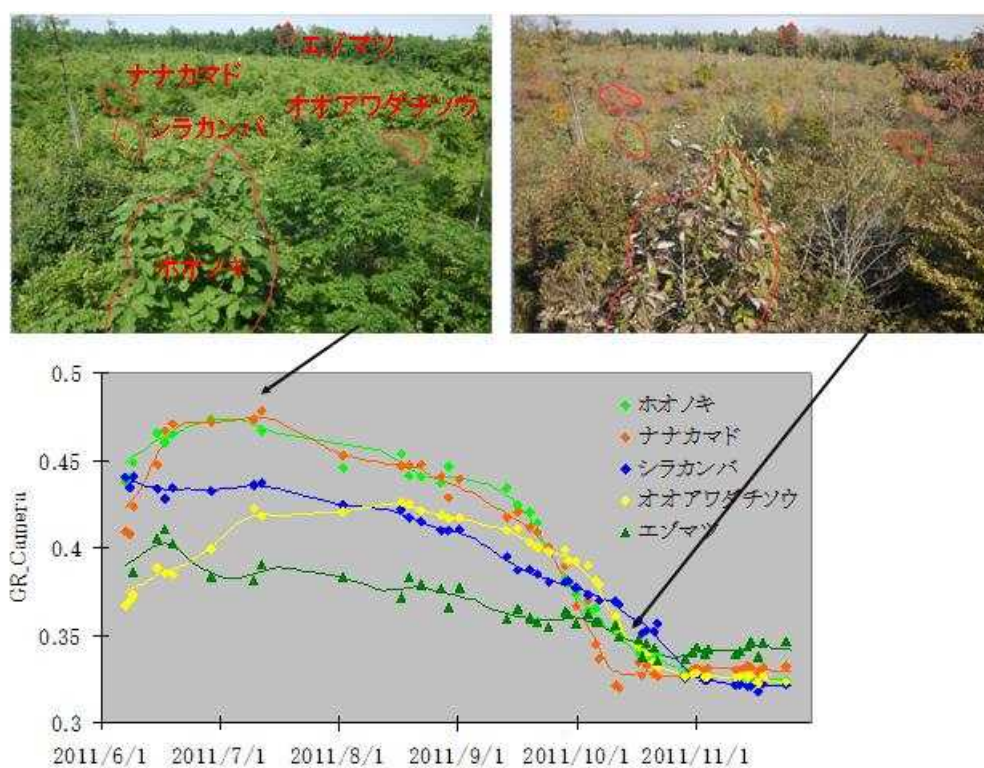
MODISとカメラでは観測対象範囲、時間・空間解像度、センサーの光学特性やR、G、B各チャンネルの波長範囲や感度などの違いがある。モノクロメーターを使用した市販カメラの波長感度の測定の結果、EOS Kiss X3では、R、G、Bの各チャンネルの波長範囲がMODISに比べて広いうえに重複があることが判明した（図(2)-30）。植生指数値の差は、MODISとカメラのこのような波長感度の差に起因すると考えられる。

カメラによるGRは、MODISによる値に比べて初夏と晩夏の値がやや過大評価される傾向も見られるが、MODISとカメラの観測上の様々な相違にも関わらず、得られた植生指数の季節変化パターンの差は小さい。カラマツ林においては、衛星の解像度に対して均質な植生が分布し、カメラの撮影対象範囲にも十分な空間代表性があったため、両者から得られたGRがほぼ一致した。



図(2)-30 MODIS(左)と EOS Kiss X3 カメラ(右)の波長感度の比較。

MODIS の波長感度は NASA の公表値より作成。



図(2)-31 苫小牧国有林における種ごとのGRの季節変化

同様に、苫小牧の倒壊跡地における2011年のMODISとPanasonic製GF1カメラによるGRを比較した結果からも、初夏から秋にかけての季節変化の一致が確認された(図(2)-29右)。MODISによるGRは、地上解像度約500mの対象範囲内の平均的な反射率をもとに算出される。一方、カメラによるGRでは、ホオノキ、ナナカマド、シラカンバなどの落葉広葉樹と草本のオオアワダチソウ、常緑針葉樹のエゾマツのそれぞれのGRの季節変動から樹種ごとに異なるフェノロジーの特性が認められた(図(2)-31)。このように、カメラによるフェノロジー観測では、撮影された画像内の任意の植生部分を対象として選択することにより、種・個体スケールの詳細なフェノロジーの検出が可能になる。今後予想される植生遷移に対して、カメラによる定点観測は土地

被覆やフェノロジーの変化の把握に有効であると期待される。

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

これまで、衛星画像から得られるNDVIを用いたフェノロジーの観察は複数報告されているが、いずれも樹種ごとの誤差の評価を詳細に行ったわけではなく、さらに、主流となっている閾値法と微分法の比較もなされていなかった。本研究では、小型カメラを用いた高解像度の分光情報と、クロロフィルを基準とした詳細なフェノロジーを対応させることで、NDVIを用いる際の樹種間差異や誤差、有効な手法について初めて明らかにすることができた。1980年代から観測が継続されてきた人工衛星であるNOAA/AVHRRは大気・海洋観測が主目的であったため可視域は1バンドのみの観測であることから、地表面観測としてはNDVIの算出が主に行われてきた。本研究で示した閾値法によりNOAA/AVHRRによるNDVIを再解析し、30年以上にわたる広域フェノロジーの長期変動の解明に適用可能であることを示すことが出来た。

可視バンドを用いた指数でフェノロジー推定誤差が小さいことが明らかになったことから、NDVIだけでなく、一般的なカメラで出力が可能な情報を用いて、GRやGRVIといった指数を利用できることが示唆された。さらに、ハイパースペクトル情報の活用面についても、CCIの有効性を明らかにし、今後の地上モニタリングや広域のリモートセンシングに対して重要な知見を提供している。

センサー開発に関しては、野外観測での利用が期待されている複数のカメラの性能評価を行い、可視域での類似性と近赤外域の機種間差異を明らかにした。このような感度波長の機種間差異を明確にすることで、今後、機材更新時のデータの連続性の保証や、人工衛星情報との比較が可能になると思われる。NDVIの解析が可能な海外の可視-近赤外カメラは、非常に高価であり汎用性も低いため、本課題で開発した高解像度で比較的安価なデジタル一眼レフカメラの利用も有効と思われる。その一方で、カメラのファームウェアには色調補正などの機能が付随しているため、科学研究での利用には設定条件を吟味する必要があることも明らかになった。また、今回の結果からは、Nikon製 CoolPix P6000やCanon製 G11などが比較的高い近赤外感度をもつことも明らかになった。可視バンドを使用したカメラ機材が有効であると思われるが、必要に応じて、開発に成功した太陽電池一眼レフ撮影システムとの併用を行えば、市販の近赤外カメラ（ADC3など）のように定点観測カメラとしての展開も期待される。

カメラによるフェノロジー観測では、詳細な時・空間スケールでの観測が可能であるが、その結果と人工衛星による広域観測との連携が課題となっていた。本研究では衛星とカメラベースで同じ可視植生指数による比較を行った。その結果、カメラとMODISの波長特性の相違により、それぞれのGRの絶対値は異なるものの、空間代表性の高い均質な植生地点においては、カメラによって人工衛星によるGRと同様に植生の季節変動を把握できることを明らかにした。均質な植生においては、両者から得られたGRの季節変化や年々変動が一致することから、カメラの多点配置によって衛星観測の時間的および空間的解像度を補間する利用方法が考えられる。それによって群落、樹冠、種、あるいは個体スケールなど細かい空間スケールで広域を網羅し、しかも高頻度でフェノロジーを把握することが可能になる。

一方、異なる土地利用や植生の混在するいわゆるミクセルにおいては、カメラによる画像解析を用いることによって、植生あるいは種など対象を任意に選択して解析し、それぞれの要素のフェノロジーを把握できることから、衛星とデジタルカメラの併用によりミクセルを分解し、詳細な解析を行うことが可能である。

カメラ観測のネットワーク化の推進と、衛星観測との併用によるリモートセンシングは、広域かつ詳細なフェノロジー観測に貢献する新しい方法として今後の発展が期待される。

## (2) 環境政策への貢献

環境省モニタリングサイト 1000 陸水域調査、高山帯調査分科会において、定点撮影カメラの導入が進められており、分科会にて本課題で開発した手法による解析結果を報告した。また、環境省生物多様性センターが運営するインターネット自然研究所における国立公園のライブカメラ画像の解析方法として本研究での成果が利用できると考えられる。

## 6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) Ide, R., Nakaji, T., Motohka, T., and Oguma, H. (2011) : Advantages of visible-band spectral remote sensing at both satellite and near-surface scales for monitoring the seasonal dynamics of GPP in a Japanese larch forest. *Journal of Agricultural Meteorology*, 67, 75-84.
- 2) Nakaji, T., Oguma, H. and Hiura, T. (2011): Ground-base monitoring of leaf phenology of deciduous broad-leaved trees using high resolution NDVI camera image. *Journal of Agricultural Meteorology*, 67, 65-74.

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表（査読なし）>

特に記載すべき事項はない

### (2) 口頭発表（学会等）

- 1) Ide R.,Oguma H.\_(2009): Use of digital cameras for observation of vegetation phenology. AsiaFlux Workshop 2009
- 2) 井手玲子, 中路達郎, 小熊宏之 (2010): 融雪と植生フェノロジー観察におけるデジタルカメラの利用とネットワーク化. 第57回日本生態学会, 同講演要旨集

- 3) 井手玲子, 小熊宏之 (2012): 可視分光植生指数を用いたマルチスケール・リモートセンシングの可能性 日本農業気象学会2012年全国大会, 同講演要旨集
- 4) 中路達郎, 小熊宏之, 田柳史織, 日浦 勉(2010):可視-近赤外魚眼カメラを用いた落葉広葉樹林のフェノロジー観察. 第57回日本生態学会, 同講演要旨集
- 5) 井手玲子, 中路達郎, 小熊宏之 (2010): 融雪と植生フェノロジー観察におけるデジタルカメラの利用とネットワーク化. 第57回日本生態学会, 同講演要旨集
- 6) 中路達郎 (2011) : 「樹木光合成の分光リモートセンシング」 第122回日本森林学会

### (3) 出願特許

特に記載すべき事項はない

### (4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

特に記載すべき事項はない

### (5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

### (6) その他

特に記載すべき事項はない

## 8. 引用文献

- 1) Wingate, L., Richardson, A. D., Weltzin, J. F., Nasahara, K. N. and Grace, J. (2008). Keeping an eye on the carbon balance: linking canopy development and net ecosystem exchange using a webcam. *FluxLetter* 1(2), pp. 14-17.
- 2) Nishida, K. (2007) Phenological Eyes Network (PEN) --- A validation network for remote sensing of the terrestrial ecosystems. *AsiaFlux Newsletter*, 21, pp. 9-13.
- 3) Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V. and Smith, M. -L. (2007). Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. *Oecologia*, 152, 323-334.
- 4) Ahrends, H.E., Brügger, R., Stöckli, R., Schenk, J., Michna, P., Jeanneret, F., Wanner, H., Eugster, W., 2008. Quantitative phenological observations of mixed beech forest in northern Switzerland with digital photography. *J. Geophys. Res.* 113, G04004, [doi:10.1029/2007JG000650](https://doi.org/10.1029/2007JG000650).
- 5) Harazono, Y., Chikamoto, K., Kikkawa, S., Iwata, T., Nishida, N., Ueyama, M., Kitaya, Y., Mano, M., and Miyata, A., 2009: Applications of MODIS-visible bands index, greenery ratio to estimate CO2 budget of a rice paddy in Japan. *J. Agric. Meteorol.* 65, 365-374.
- 6) Motohka, T., Nasahara, K., Oguma, H., and Tsuchida, S., 2010. Applicability of green-red vegetation index for remote sensing of vegetation phenology. *Remote Sens.* 2, 2369-2387..



- 7) Nakaji, T., Oguma, H. and Hiura, T. (2008). Development of ground-based NDVI camera system for phenology monitoring. 2nd International Symposium of 21st Century COE Program "Satellite Ecology" at Gifu University, 2008/07/31.
- 8) Nakaji, T., Oguma, H. and Hiura, T. (2011) Ground-base monitoring of leaf phenology of deciduous broad-leaved trees using high resolution NDVI camera image. *Journal of Agricultural Meteorology*, 67, 65-74.
- 9) Dlugokencky, E J. Masarie, K A. Tans, P P. Conway, T J. Xiong, X. (1997) Is the amplitude of the methane seasonal cycle changing? *Atmospheric Environment*, 31, 21-26.
- 10) 北海道森林災害リモートセンシング研究会(2005) : リモートセンシングによる森林風倒被害解析報告書—2004年台風18号による被害調査—
- 11) Sano, T., Hirano, T., Liang, N., and Fujinuma, Y., 2010. Carbon dioxide exchange of a larch forest after a typhoon disturbance. *Forest Ecol. Manage.* 260, 2214-2223.



### (3) 森林キャノピーの光合成生産力とその季節性の観測手法の開発

岐阜大学

流域圏科学研究センター 植生資源研究部門 植生生理生態学研究分野 村岡裕由

北海道大学

北方生物圏フィールド科学センター 苫小牧研究林 日浦 勉

#### <研究協力者>

筑波大学 生命環境科学研究科 野田響

独立行政法人海洋研究開発機構 地球環境変動領域 永井信

独立行政法人宇宙航空研究開発機構 地球観測研究センター 本岡毅

岐阜大学 流域圏科学研究センター 斎藤琢

独立行政法人国立環境研究所 地球環境研究センター 三枝信子

筑波大学 生命環境科学研究科 奈佐原顕郎

平成21～23年度累計予算額：3,000千円

(うち、平成23年度予算額：1,000千円)

予算額は、間接経費を含む。

**[要旨]** 森林生態系は、地球環境調節と生物多様性保全の両面において重要な生態学的機能をもつ。生態系スケールでの光合成生産力の評価には微気象学的観測やモデルシミュレーションなどが用いられるのが一般的であるが、物理環境や生態系構造の多様性を含む広域を対象とした評価のためには衛星リモートセンシングデータの利用が有効である。本サブテーマでは、衛星リモートセンシングデータにより陸域生態系の光合成生産力の時間的変動と地理的分布を簡易的に推定する手法を開発することを目的として、冷温帯落葉広葉樹林（岐阜県高山市：高山サイト）において、植物生理生態学と生態系炭素収支モデル、近接リモートセンシング観測を組み合わせることにより、森林の個葉ならびにキャノピーレベルでの光合成生産力と反射スペクトル特性との関係を検証した。個葉光合成能力ならびにクロロフィル含量は明瞭な季節変化を示し、またそれは年変動を示した。光合成能力はクロロフィル含量指標であるSPADと高い相関を示し、SPADが光合成能力の季節変化パタンの指標となり得ることが明らかになった。またキャノピースケールの光合成生産力の指標として、葉面積指数、葉面積指数と個葉光合成能力の積、生態系炭素収支モデルにより求めた総光合成速度（GPPmax）の各々について、森林内のタワー直上で計測した分光反射スペクトルから求めた植生指数（NDVI, EVI, GRVI, CI, CCI）との対応関係を調べた結果、NDVIやGRVI, EVIはGPPmaxとの間に曲線的な関係を持ち、CIやCCIとの間には直線的な関係を持つことがわかり、これらの植生指数が森林キャノピーの光合成生産力の指標として有効であることが明らかになった。

[キーワード] 森林キャノピー、光合成、葉面積指数、リモートセンシング、モデリング

## 1. はじめに

森林生態系は、地球環境調節と生物多様性保全の両面において重要な生態学的機能をもつ。それらの生態学的機能のうち、特に地球規模での気候変動下で注目されるのは、森林生態系による炭素吸収能力の空間分布と時間的変動である。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、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。そのため広範囲な時空間スケールを対象とした光合成生産力の観測・解析は、生態系および生物多様性の現状診断と、気候変動や人間活動に対する脆弱性評価、および将来予測研究において共通の研究課題である。報告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により、岐阜県高山市の冷温帯落葉広葉樹林サイト（TKY）において落葉広葉樹林キャノピー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。

## 2. 研究開発目的

本サブテーマの目的は、森林（落葉広葉樹林）の光合成生産力を規定する生理生態学的要素のリモートセンシング観測手法を開発することである。本研究では（1）個葉レベルでの光合成生産力の季節性とその簡易推定手法の検討、（2）キャノピーレベルでの光合成生産力の季節性とそのリモートセンシング観測手法の検討について、植物生理生態学的観測、モデルシミュレーションによる個葉光合成から森林キャノピーレベルの光合成へのスケーリング解析、近接および衛星リモートセンシング観測を行った。なお生態系の光合成生産力は植物の生理生態学的特性の季節・年変動、および葉の季節的成長や光合成活性に対する気象条件の経年変動の影響を強く受けるため、本課題では担当者らが継続してきた観測データも利用した解析を行った。それにより、森林キャノピーのリモートセンシング観測手法の確実性を得ることができるとともに、気候変動に対する植物および生態系の反応について柔軟に検出できる手法の開発が可能となる。

## 3. 研究開発方法

研究は岐阜県高山市の岐阜大学・高山試験地に設置されている冷温帯落葉広葉樹林（通称：高山サイト）において行った。本研究は上述の「目的」のとおり、（1）個葉レベル、（2）キャノピーレベルでの観測と解析を行った。

### （1）個葉レベル

研究対象とした冷温帯落葉広葉樹林の林冠（キャノピー）を優占するミズナラとダケカンバを対象として、林冠観測タワー上にて、個葉の光合成特性（LI-6400を使用）、クロロフィル含量（SPAD計を使用）、形態的特性（LMA）等を、展葉期（5月下旬）から落葉期（10月下旬）にかけて2－3週間間隔で測定した。各測定時には3－7枚の見かけ上ダメージの無い葉を選んだ。

### （2）キャノピーレベル

キャノピーの光合成生産力を、①森林の総葉面積（LAI）と個葉光合成能力（ $V_{cmax}$ ）の積、

②葉群の総光合成速度（Gross Primary Production : GPP）の日積算量（GPPday），③晴天日のGPP瞬間値の最大値（GPPmax）によって表すこととした。またこれらの光合成生産力の指標を，葉群からの光学的反射スペクトルから算出される各種の植生指数（Vegetation Index）との対応関係を検討することにより，衛星観測によるVIから光合成生産力の時空間分布を推定する手法の検証を行った。GPPは，林冠木の個葉光合成特性（ $V_{cmax}$ ）と林冠の葉面積指数（LAI），および微気象パラメータを入力値として生態系炭素収支モデル（LSM, Bonan 1996）により推定した。

キャノピーの反射スペクトルは，全天候型分光放射計（MS700, 英弘精機）により10分間隔で計測し，午前10時から午後2時までのデータについて解析した。検討すべきVIとして，NDVI（normalized difference vegetation index），EVI（enhanced vegetation index），GRVI（green vegetation index），CI（chlorophyll index），CCI（canopy chlorophyll index）を採用した。各植生指数の計算式は次のとおりである。

$$NDVI = (B2 - B1) / (B2 + B1) \quad (1)$$

$$EVI = G \times (B2 - B1) / (B2 + C1 \times B1 - C2 \times B3 + L) \quad (2)$$

$$GRVI = (B4 - B1) / (B4 + B1) \quad (3)$$

$$CI = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705}) \quad (4)$$

$$CCI = D_{720} / D_{700} \quad (5)$$

式中のB1, B2, B3, B4はそれぞれMODISの波長バンド（1: 620-670nm, 2: 841-876nm, 3: 459-479nm, 4: 545-565nm）に対応している。またG, C1, C2, Lは定数である。R750とR705はそれぞれ745-755nmおよび700-710nmの平均反射強度である。D720とD700はそれぞれ715-725nmと695-705nmの一次微分値である。

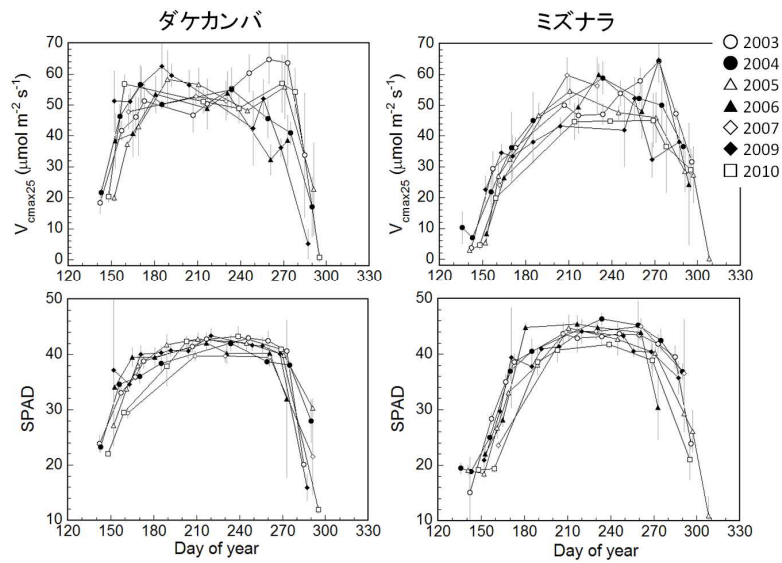
光合成生産力と各種VIの対応関係の普遍性を検出すべく，2004年から2009年までの期間について上述の生理生態学的観測とモデル計算およびデータ解析を行った。

## 4. 結果及び考察

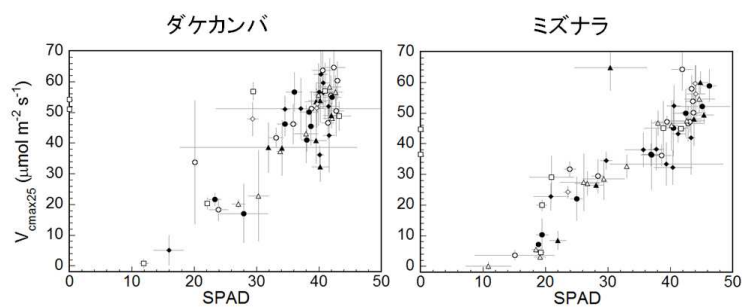
### (1) 個葉レベル

高山サイトの冷温帯落葉広葉樹林の主要林冠木であるミズナラとダケカンバの個葉光合成能（ $V_{cmax}$ ）およびクロロフィル含量指標（SPAD）の観測結果（図(3)-1）からは，これらの生理生態学的特性には明瞭な季節性と経年変動が見られることがわかった。ダケカンバは展葉開始とともに高い光合成速度を示し，光合成能力とクロロフィル含量は急激に増加して初夏にはピークに達した。その後，クロロフィル含量は一定のレベルを保ったままで光合成能力は緩やかに低下し，秋には老化が進んだ。一方，ミズナラの光合成能力とクロロフィル含量は展葉開始から盛夏まで緩やかに増加し，光合成能力は盛夏にピークに達した。その後，秋には葉の光合成能力の老化が進み，ダケカンバよりもやや遅い時期に落葉した。

$V_{cmax}$ の簡易指標を得るべくSPADとの関係を調べた結果を図(3)-2に示す。SPAD値は $V_{cmax}$ の季節変化パターンを表す指標として有効であるものの，夏期はSPAD値が一定のレベルで飽和してしまうため $V_{cmax}$ 値を推定するには困難であることが示唆された。



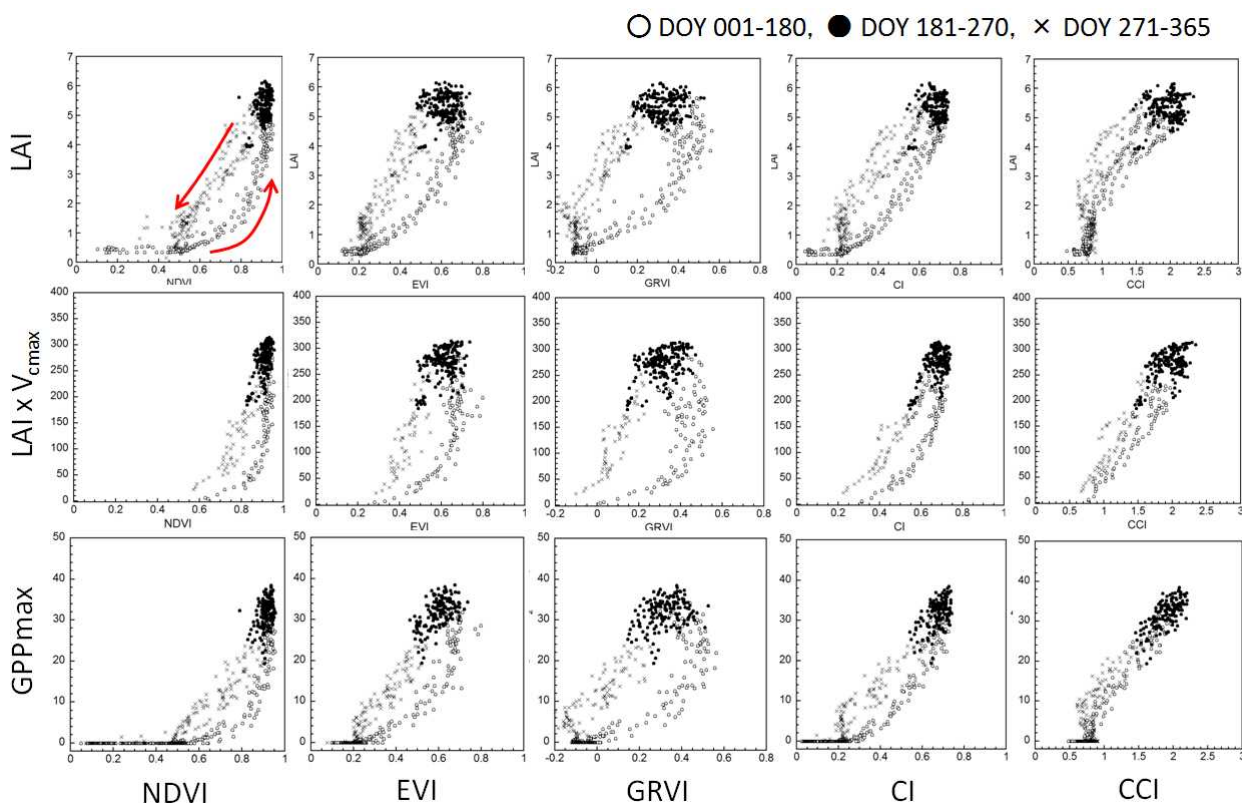
図(3)-1 ダケカンバとミズナラの個葉光合成能 ( $V_{cmax}$ 、上段)とクロロフィル含量指標 (SPAD、下段)の季節変化と経年変動。(村岡・野田ら、未発表)



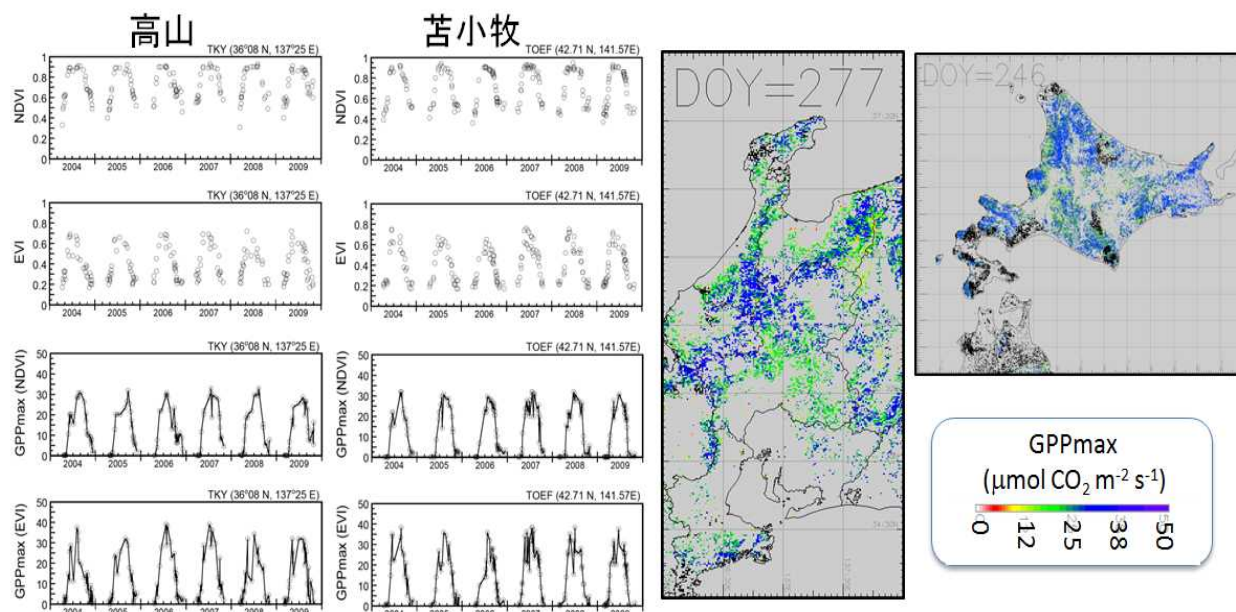
図(3)-2 個葉光合成能 ( $V_{cmax}$ )とクロロフィル含量指標 (SPAD)との対応関係。季節を通じて得られた観測値をすべてプロットした。プロットは観測時点ごとの平均±標準偏差を示す。(村岡・野田ら、未発表)

## (2) キャノピーレベル

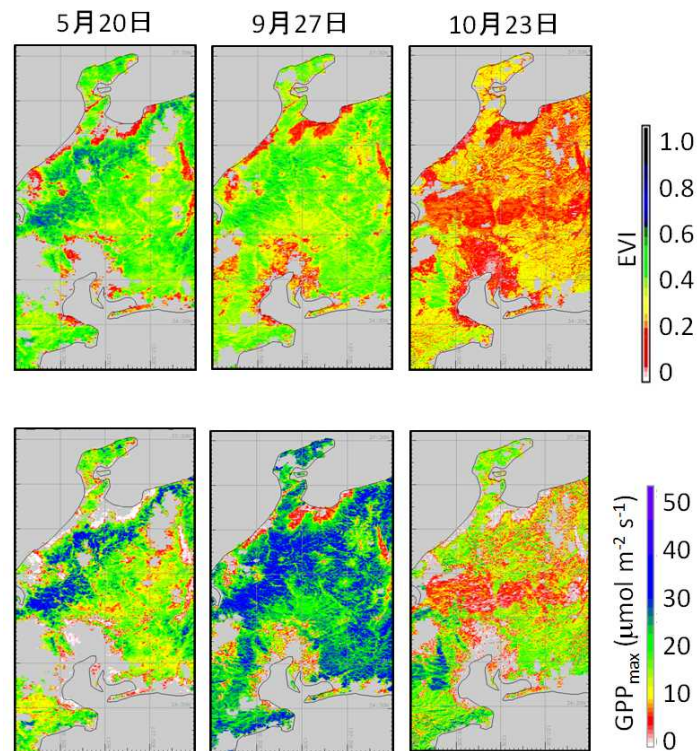
キャノピーの反射スペクトルから計算した各種植生指数と、キャノピーレベルでの光合成生産力との関係を図(3)-3に示した。各種VIと光合成生産力指標との関係は、季節を通じて変化することに加えて、春～夏(展葉～成熟)と夏～秋(成熟期～紅葉・落葉)でパターンが異なった。この結果は、VIと光合成生産量が季節を通じて1つの直線的な関係を示すという既往研究とは大きく異なるものであり、今後の衛星観測による広域モニタリングの精度に影響を及ぼすものである。ただしCCIについては光合成生産力を示すGPPmaxとの間に直線的な相関を示しており、この植生指標はキャノピー光合成能力の季節性を最も適切に推定できることが示唆された。



図(3)-3 植生指数 (NDVI, EVI, GRVI, CI, CCI) と光合成生産力の指標 (葉面積指数LAI, LAIと個葉光合成能力Vcmaxとの積, モデル推定したキャノピーの最大光合成速度GPPmax) との関係。(村岡ら, 論文投稿中)



図(3)-4 高山および苫小牧の落葉広葉樹林を対象としたNDVIとEVI, およびこれらから推定した光合成生産力 (GPPmax) の季節・経年変動, および, 中部地方と北海道の落葉広葉樹林を対象とした推定例。(村岡ら, 論文投稿中)



図(3)-5 中部地方の森林生態系の植生指数EVIと光合成生産力（GPPmax）の地理的分布。（村岡ら，論文投稿中）

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

これまで森林生態系の光合成生産量の長期・広域観測は、気象学的手法によるプロットスケールでの観測か、または衛星リモートセンシングデータを利用した高度な光合成モデリングによる広域推定のどちらかであった。しかし今回開発した簡易的な手法（植生指数に基づいた光合成ポテンシャル量の推定）により、衛星データが得られる限りにおいて光合成生産力の長期変動の推定および広域マッピングが可能となった。今回用いた光合成生産力指標（GPPmax）は、象データと組み合わせることにより詳細な炭素収支モデリングにも供することができ、また、生態系－生物多様性関係を示す簡易的な指標としても有効である。

### (2) 環境政策への貢献

生態系－生物多様性動態のモニタリングと気候解明に基づいた生態系サービス評価において、その基盤サービスである一次生産力広域評価は重要な研究プロセスである。本研究により一次生産力（光合成生産力）の広域マッピングの簡略化が可能となったことで、プロットにおける生態系－生物多様性関係の知見を広域拡大できる可能性が出てきた。

## 6. 国際共同研究等の状況



特に記載すべき事項はない

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) Nagai S., Saitoh T.M., Kobayashi H., Ishihara M., Suzuki R., Motohka T., Nasahara K.N. and Muraoka H. : International Journal of Remote Sensing, 33, 6202-6214 (2012)  
In situ examination of the relationship between various vegetation indices and canopy phenology in an evergreen coniferous forest, Japan.

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表（査読なし）>

特に記載すべき事項はない

### (2) 口頭発表（学会等）

- 1) Muraoka H. (2010) Ecological process and satellite ecology study on terrestrial carbon cycling in East Asia—interdisciplinary efforts to link Earth, ecosystem and biodiversity observations. 2<sup>nd</sup> Hydrology delivers Earth System Science to Society Joint meeting for GSWP/GLASS, AsiaFlux/FLUXNET, LandFlux-EVAL, CEOP, June 22-25, (Tokyo)
- 2) Muraoka H., Saigusa N., Ohtsuka T., Nasahara K.N., Noda H., Nagai S. and Koizumi H. (2010) Long-term ecological studies on carbon budget in a forest ecosystem at Takayama super-site. The 4<sup>th</sup> EAFES symposium, September 16<sup>th</sup>, (Sangju, Korea)
- 3) Nagai S., Motooka T., Kobayashi H., Suzuki R., Muraoka H., Nasahara K.N., and Saitoh T.M. International Long-Term Research Network (ILTER) Annual Meeting 2011, Hokkaido University, Sapporo, Japan, September 5-9."Ground-truthing and ecological examination of satellite remote sensing data for accurate detection of spring and autumn phenology in deciduous broad-leaved forests."
- 4) Muraoka H. (2011) TERRECO 2011 Science Conference, Germany, Oct 3-7, 2011"Satellite Ecology: An initiative to achieve integrated understanding of Asian ecosystem structure, functions, biodiversity and services."
- 5) Muraoka H. (2012) 'Satellite Ecophysiology' approach to assess spatial and temporal changes in canopy photosynthesis. Joint meeting of the 59<sup>th</sup> annual meeting of ESJ and the 5<sup>th</sup> EAFES international congress, Ryukoku University, Otsu, Japan

### (3) 出願特許

特に記載すべき事項はない



(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

特に記載すべき事項はない

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

(6) その他

特に記載すべき事項はない

8. 引用文献

特に記載すべき事項はない

#### (4) 安定同位体による生態系機能評価手法の開発

東京大学

大学院農学生命科学研究科 森林科学専攻 森林理水及び砂防工学研究室 大手 信人

<研究協力者>

京都大学大学院農学研究科 徳地直子

平成21～23年度累計予算額：6,500千円

(うち、平成23年度予算額：2,000千円)

予算額は、間接経費を含む。

**[要旨]** 森林の生態系機能を制御する物質循環機構の定量的記述のための安定同位体比の利用に関し、より実用的で有用な情報を得るためのプロトコルを開発、提案するために、次の3つの課題を設定し、野外観測、試料の収集、安定同位体比の測定、モデルを用いた解析からなる一連の作業を行った。1) 日本で地理的(気候的)に広い範囲に分布する単一樹種(ブナ)の葉の炭素・窒素安定同位体比を測定し、その生理生態学的特徴の地理的変異を明らかにする。2) 森林土壌中・地下水中の $\text{NO}_3^-$ の安定同位体比を指標に用い、生態系レベルにおける窒素無機化、硝化量、脱窒量を推定する手法を提案する。3) 窒素の形態変化の活性がどのような微生物活動によって生じているのかを把握するために、遺伝子情報を用いた土壌微生物の群集構造に関する解析を行う。この結果、1) について、炭素同位体比に表れた情報は、各産地の気候条件に適応した群集ごとの機能(水利用効率)が遺伝的な分化のレベルであることを示していた。*intrinsic*(固有の)な生理生態的形質が測定できる安定同位体比の利点を確認できた。2) について、土壌水中の硝酸の $\delta^{18}\text{O}$ から、マスバランスモデルを介することによって土壌中での総硝化量が推定可能であることが示された。これまでも、森林土壌では総硝化量が純硝化量に比べて著しく大きいことは、実験室培養によって示されてきていたが、本研究の結果は、野外の原位置森林土壌においてもその現象があることを実証した最初の例と言える。3) について、脱窒に関与する微生物の群集構造や活性を測定した結果、通常酸化的な斜面土層の土壌表層に、十分な量の脱窒機能遺伝子を持った細菌群集が存在することが明らかとなり、嫌気条件の成立によって即座に脱窒を開始する可能性を示していた。このことは、降雨によって土壌表層が十分に湿潤になることで、基質が十分にある土壌表層では、脱窒が生じている可能性があることを示していた。森林生態系の窒素放出という機能について、これまで定量的には調べられていない経路の存在を示唆するものであった。

**[キーワード]** 森林生態系、物質循環、生態系機能、安定同位体比、微生物群集

#### 1. はじめに

森林の生態系機能の定量的な評価の方法として、生元素の安定同位体比を用いる手法は、様々

な局面で開発・利用されてきた。多くの方法では、森林生態系を構成する様々な生物が水や種々の化学物質を吸収、代謝、排出する過程で同位体分別が生じることを利用している<sup>1)</sup>。例えば、C3植物が大気中のCO<sub>2</sub>を吸収し、その炭素から葉内で有機物を合成する過程では、炭素に著しい同位体分別が生じ、合成された有機物の炭素安定同位体比は、大気中のCO<sub>2</sub>のそれに比べて低くなる。植物の光合成活動は、環境の変化に対応して刻々と強さや効率が変化するものであるが、合成された有機物は、ある程度時間的に平均化された光合成の状況を記録する。このため、この炭素安定同位体比の情報を用いると、種々の植物の比較的長期平均的な光合成に関わる生理的な特徴や、環境要因に対するレスポンスを評価することができる<sup>2)</sup>。

また、植物と土壌の間生じている養分、特に窒素の循環の諸過程では、微生物による窒素化合物の形態変化が生じているが、その実態を把握するために、安定同位体比情報は極めて有用なツールである。これまで、フィールドの土壌中の窒素ダイナミクスは、硝酸やNH<sub>3</sub>の土壌中の現存量をインキュベーション等によって把握し、その変化量から純無機化速度や純硝化速度を推定するという方法で把握されてきた。1980年代の後半、実験室培養のレベルで<sup>15</sup>Nトレーサーを用いた同位体希釈法が提案され<sup>3),4)</sup>、種々の森林土壌の総無機化速度と総硝化速度が測定され始めた。これらの結果が示していたことは、無機化や硝化の総速度は純速度に比べ著しく大きく、主に微生物による不動化によって、生成されたNH<sub>4</sub><sup>+</sup>やNO<sub>3</sub><sup>-</sup>の多くが再度有機態に戻されていることであった。こうした土壌中で循環する窒素の動態をin situな条件で把握することは、実際の森林生態系における養分動態を把握する上で極めて重要なことといえる。

## 2. 研究開発目的

そこで、本研究では、硝酸の酸素安定同位体をトレーサーとし、その自然存在比から、実際の硝化速度（総硝化速度）を推定することを試みた。土壌中の硝化菌がNH<sub>3</sub>を酸化して硝酸を生成する際に、3つの酸素原子のうち、1つを土壌空気中の酸素分子（O<sub>2</sub>）から、2つを土壌水（H<sub>2</sub>O）からとると考えられている<sup>5)</sup>。酸素分子のδ<sup>18</sup>Oは、一般に23%前後と考えられており、土壌水のδ<sup>18</sup>Oは時間的な変異は大きいが年間平均値は、例えば、中部日本の場合、-8%程度である。これらのことを考慮すると、土壌中で生成される硝酸のδ<sup>18</sup>Oの理論的な値は2.3%前後となる。

つまり、土壌表層から地下水に至る前までの土壌中では、高いδ<sup>18</sup>Oをもった大気降下物由来の硝酸と、低いδ<sup>18</sup>Oをもった硝化由来の硝酸が混合することを物語っている。ところが、Osaka et al. (2010)<sup>6)</sup>が示している森林土壌中の硝酸のδ<sup>18</sup>Oは表層から下層にかけて単調に減少し、高いδ<sup>18</sup>Oをもった大気降下物由来の硝酸が、低いδ<sup>18</sup>Oをもった硝化由来の硝酸によって効率よく置換されていることが示唆されるものであった。このことは、換言すると、大気降下物由来の硝酸を含む硝酸が、微生物によって活発に吸収・不動化されていること、それよりも速い速度で硝化が生じていることを示している。つまり、土壌水中の硝酸のδ<sup>18</sup>Oの低下が、原位置での硝化と不動化の活発さを物語っており、この変化を指標として総硝化速度がいかに純硝化速度よりも大きいか評価出来るはずである。

以上の背景を踏まえ、本サブテーマの目的は、森林の生態系機能を制御する物質循環機構の定量的記述のための安定同位体比の利用に関し、より実用的で有用な情報を得るためのプロトコルを開発、提案することである。このために、次の3つの課題を設定し、野外観測、試料の収集、安定同位体比の測定、モデルを用いた解析からなる一連の作業を行ってきた。

- 1) 日本で地理的（気候的）に広い範囲に分布する単一樹種（ブナ）の葉の炭素・窒素安定同位体比を測定し、その生理生態学的特徴の地理的変異を明らかにする。
- 2) 森林土壌中・地下水中の $\text{NO}_3^-$ の安定同位体比を指標に用い、生態系レベルにおける窒素無機化、硝化量、脱窒量を推定する手法を提案する。
- 3) 窒素の形態変化の活性がどのような微生物活動によって生じているのかを把握するために、遺伝子情報を用いた土壌微生物の群集構造に関する解析を行う。このとき、微生物の窒素形態変化に関わる活性を定量的に評価するために、安定同位体比トレーサーを用いた培養実験をおこなった。

### 3. 研究開発方法

#### (1) 安定同位体比によるブナの生理生態学的特徴の地理的変異の把握

全国22カ所に設置されたブナ調査プロットから採取されたブナの生葉を収集した。このほかに、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター苫小牧研究林圃場と東京大学秩父演習林共通圃場において、各地方から収集された実生から栽培されたブナの生葉も試料とした。生葉は、乾燥後粉砕し、炭素・窒素安定同位体比を測定するサンプルを調整した。元素分析計がコンティニュアスフローシステムで接続された質量分析計を用い、各試料の窒素と炭素の安定同位体比を測定した。これらのデータと、各サンプルの産地における環境条件との関係を考察した。

#### (2) $\text{NO}_3^-$ 安定同位体比を用いた生態系レベルの窒素無機化、硝化量推定

##### 1) 野外調査方法

滋賀県南部に位置する桐生水文試験地（5.99ha）内の原頭部小流域で行われた（以下マツ沢と呼ぶ、図(4)-1）。土壌層の特徴を概説する。マツ沢流域全体の基岩地質は田上花崗岩であり、土壌母材は、一般にマサと呼ばれる花崗岩の風化堆積物である。土壌学的な定義での層位の分化はあまり明瞭でなく、有機物の混入は比較的少ない。O層は斜面上部、斜面下部ともにはっきりとしたH層を欠き、モダー型に分類される。斜面上部の鈳質土壌層は、2cm以下のA層とAC層からなり、B層は発達していない。斜面下部では10cm弱のA層が発達し、以下30cm前後のB層があるが、いずれも団粒等の明瞭な構造を持たない。全体としては、斜面の上部と流域の下端とで、土壌断面の形態に明瞭な違いは見られない。つまり、森林植生の影響で有機物の供給を受けて形成された土壌層は、表層数10cmに限られ、以下基岩までの土壌層は、風化花崗岩堆積物からなるC層である。土壌分類では褐色森林土(BD(d))に属する。対象小集水域は、植栽後50年を経過したヒノキ人工林、アカマツと落葉広葉樹（コナラ、コシアブラなど）の混交林で覆われている。下層植生はヒサカキが優占する。

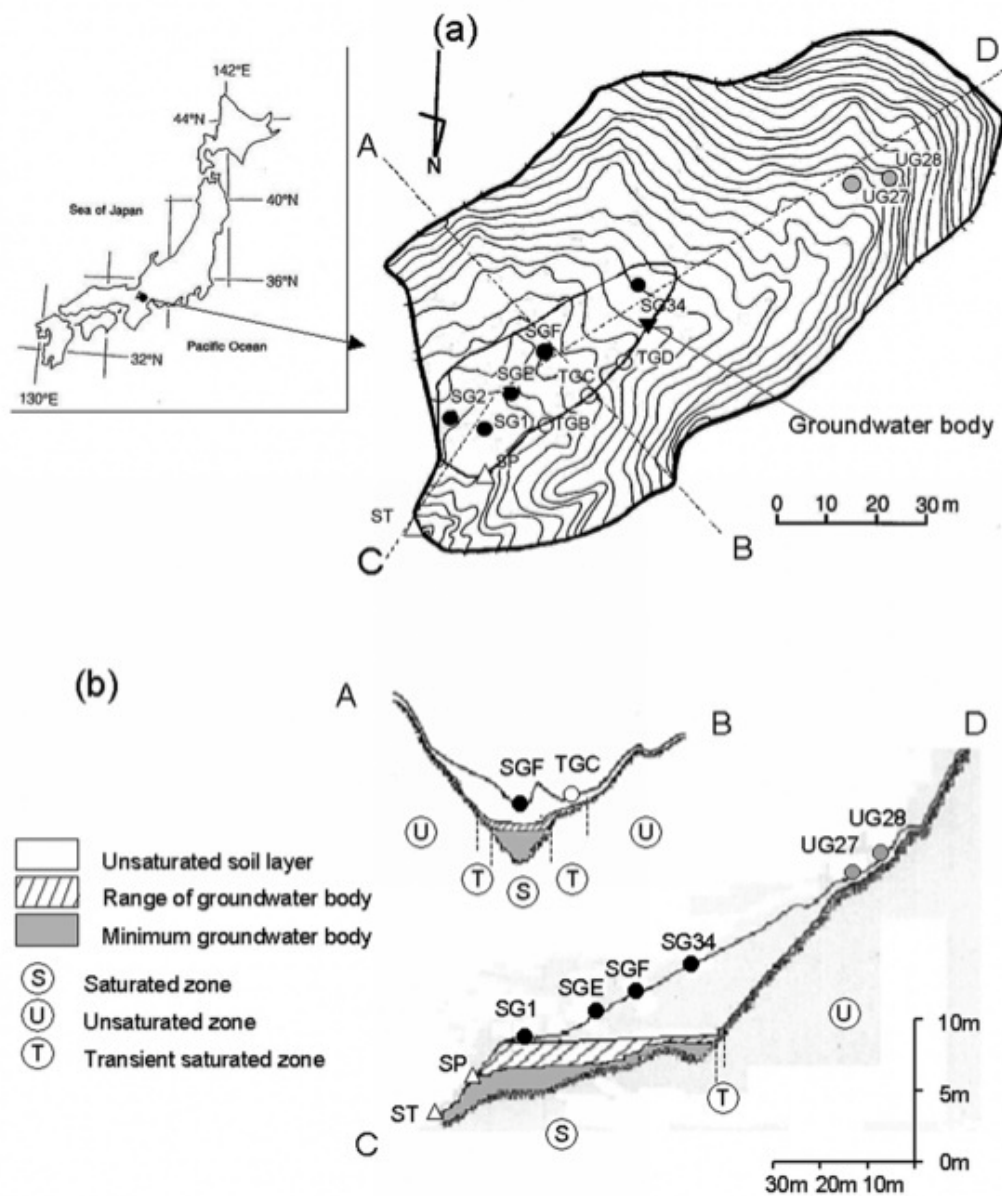
##### 2) サンプルの採取と分析

土壌水はテンションライシメータを用い、地下水は地下水井戸から採取し、化学分析と同位体比の測定に供した。分析用水サンプルは、0.20 $\mu\text{m}$ のフィルターでろ過後、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$ の濃度をイオンクロマトグラフィー（島津製作所LC-10A）で測定した。

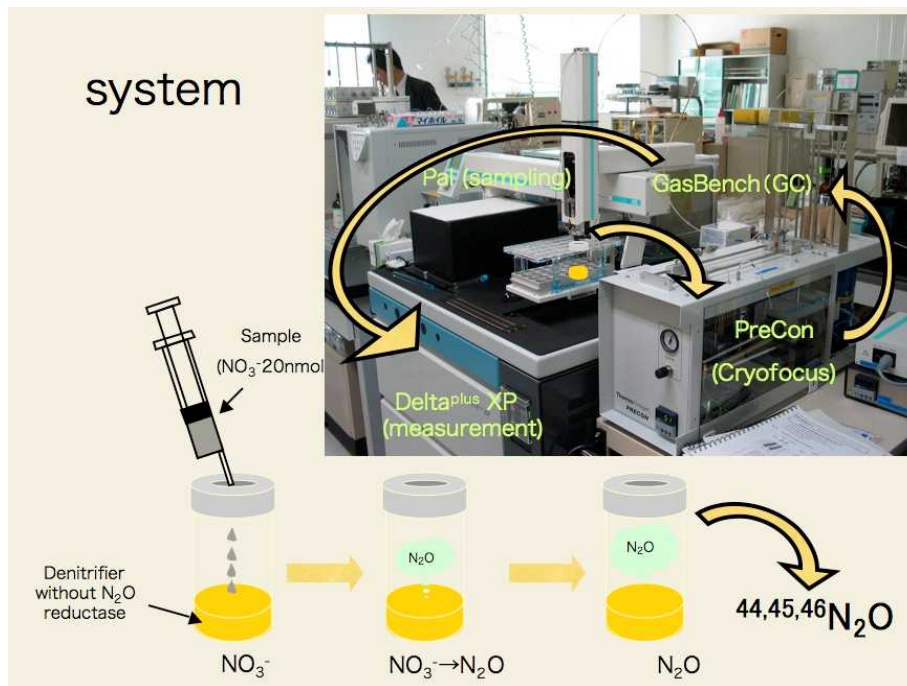
$\text{NO}_3^-$ イオン中のNとOの安定同位体比は、脱窒菌法<sup>7),8)</sup>を用いて測定した。測定には、山梨大学工学部環境社会創生工学専攻と京大生生態学研究センターの濃縮装置、質量分析計

を利用した。

サンプル中の $\text{NO}_3^-$ を、気相がヘリウムで置換されたガラスバイアル中で単離培養された脱窒菌を用いて脱窒し、 $\text{N}_2\text{O}$ ガスを得る。このガスを安定同位体質量分析計に導入して、NとOの安定同位体比を測定する(図(4)-2)。一般に脱窒菌は嫌気条件で、 $\text{N}_2\text{O}$ ガスをさらに $\text{N}_2$ に還元するが、この方法に用いる脱窒菌は、この反応に必要な酵素を持たない種(*Pseudomonas chlororaphis*)である。



図(4)-1 京都大学桐生試験地の位置とサンプリングが行われたマツ沢の地形。下段はマツ沢の縦断面と横断面。●は地下水採取のための観測井戸。Sは飽和帯、Uは不飽和帯、Tは両者の遷移帯である(Ohte et al. 1995のゾーン分類による)。



図(4)-2 脱窒菌法のコンセプトと分析システム(質量分析器、ガスクロマトグラフ、導入前濃縮装置からなる)。

同位体比は、一般に $\delta$ 値で表現され、以下の式で計算される。

$$\delta = (R_{\text{sample}}/R_{\text{std}} - 1) * 1000(\text{‰}) \quad (1)$$

加えて、上記のサイトで、バリアドバッグとイオン交換樹脂を埋設する従来の方法によって、in situ インキュベーションによる純硝化量の測定を行った。

### 3) $\text{NO}_3^-$ の $\delta^{18}\text{O}$ 値からの総硝化量推定手法

土壌中の $\text{NO}_3^-$ プールを中心にしたマスバランスは、以下のように表される(図(4)-3)。

$$dS/dt = Ng + D - I - U - L$$

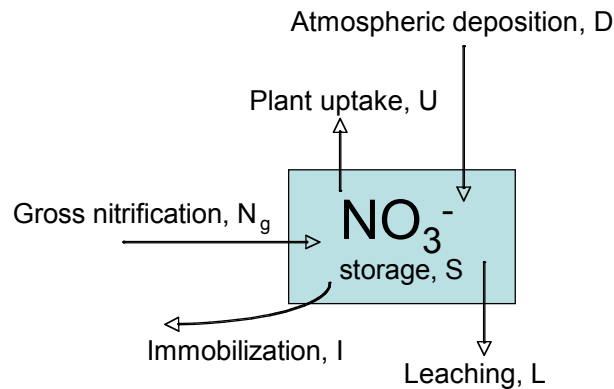
Sは $\text{NO}_3^-$ のプール、tは時間、Ngは総硝化量、Dは大気降水物での $\text{NO}_3^-$ の負荷量、Iは $\text{NO}_3^-$ の不動化量、Uは植物による $\text{NO}_3^-$ 吸収量、Lは溶脱量である。

ここで、 $\text{NO}_3^-$ プールにおける酸素安定同位体比 $\delta^{18}\text{O}-\text{NO}_3^-$ の変動に着目する。不動化や植物による吸収の際には同位体分別は生じないと仮定し、土壌中で硝化が生じるとき、上述のように、必



要な3個の酸素原子は土壌空気中の $O_2$ から1個、 $H_2O$ から2個供給されると仮定する<sup>5)</sup>。このとき、酸素の $\delta^{18}O$ は一般的な23%とし、水の $\delta^{18}O$ は、観測値から求める。降水物として流入する $NO_3^-$ の $\delta^{18}O$  (D)には林内雨の観測値を用いる。植物による吸収量(U)は成長量データから推定する。溶脱量は別途、土壌に埋設したイオン交換樹脂によって測定された値を参考にする。

これらと、in situインキュベーションで求められた純硝化量Nnを用いて、計算される $NO_3^-$ プールの $\delta^{18}O$ 値が、土壌溶液の $\delta^{18}O-NO_3^-$ 実測値と近くなるように、総硝化量 $N_g$ と不動化量Iを最適化して求める。ここで、 $Nn = N_g - I$ である。



図(4)-3 土壌中の $NO_3^-$ プールを中心にしたマスバランスを示すコンパートメントモデル

### (3) 機能遺伝子を用いた脱窒細菌の群集構造の解析と活性評価

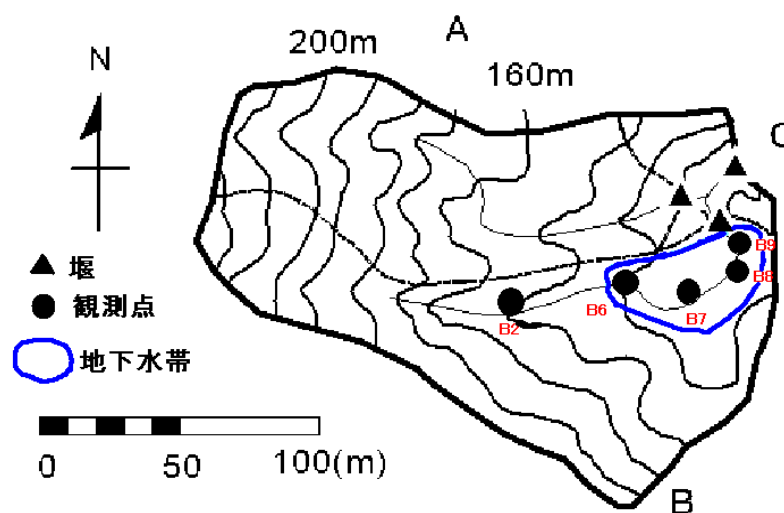
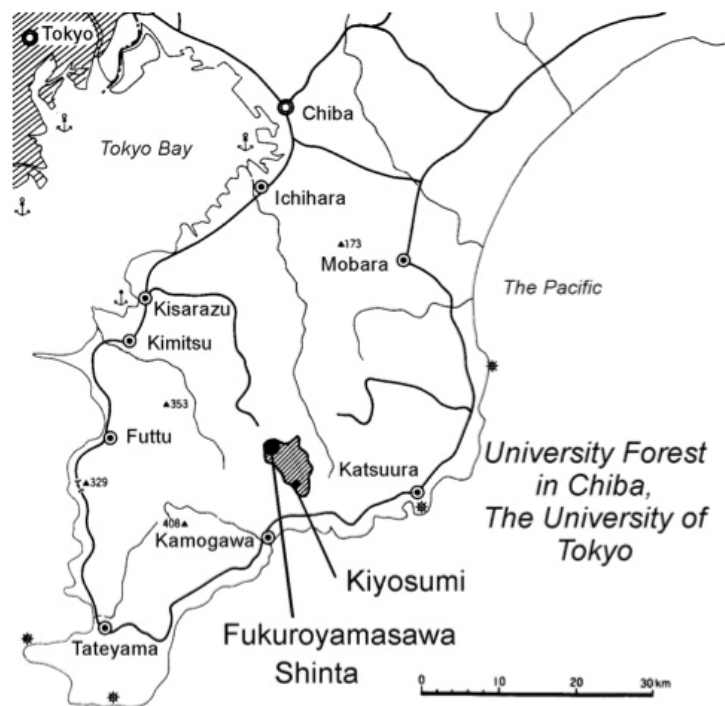
#### 1) 野外調査方法

窒素の形態変化の活性と微生物の群集構造との関係に関する調査は、千葉県鴨川市にある東京大学千葉演習林の袋山沢流域(北緯 $35^{\circ}12'$ 、東経 $140^{\circ}06'$ )で行った(図(4)-4)。この試験地は北側のA流域(0.802ha)、南側のB流域(1.087ha)という二つの隣り合った流域が存在している。B流域は1999年に皆伐をしたのち、2001年にスギ・ヒノキを植栽した人工林であり、A流域は対象区として残してある。地質は飯島ら(1976)の調査により、新第三紀層三浦層群豊岡層に分類されており、基岩は砂岩泥岩互層である。本調査ではB流域のB2、B6の井戸周辺の土壌を2011年の2月と7月に採取した。また、本研究に先駆けて予備調査として2011年1月にもB6およびB7の土壌を採取した。B6は斜面下部の滞水帯であり、1年を通して常に地下水があるのに対し、B2は斜面上部で水が抜けやすいため、特に地下部(1m以下)の土壌は水分環境が異なると考えられる。

土壌水はテンションライシメータを用い、地下水は地下水井戸から採取し、化学分析と同位体比の測定に供した。分析用水サンプルは、 $0.20\mu m$ のフィルターでろ過後、 $Cl^-$ 、 $NO_3^-$ 、 $SO_4^{2-}$ 、 $Na^+$ 、 $K^+$ 、 $NH_4^+$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Na^+$ の濃度をイオンクロマトグラフィー(島津製作所LC-10A)で測定した。 $NO_3^-$ イオン中のNとOの安定同位体比は、脱窒菌法<sup>7),8)</sup>を用いて測定した。測定には、京大大学生態学研究所センター所有の濃縮装置、質量分析計を利用した。

B2、B6それぞれの井戸の周辺のリターを除去し、0-5cmの土壌を4反復で採取して混ぜ合わせ、これを表層土壌とした。また、B6井戸の水面は地表から約90cmであったため、オーガーで穴を掘り90-100cmの土壌を4反復で採取して混ぜ合わせ、これを下層土壌とした(図(4)-4)。採取した土壌はあらかじめ滅菌したポリ袋に入れて保冷バッグに入れ、実験室に戻ってから速やかに冷蔵庫に

移し、分析まで4℃で保管した。土壌DNA抽出用のサンプルは速やかに-80℃で冷凍保管した。



図(4)-4 a) 東京大学大学院農学生命科学研究科附属千葉演習林、袋山沢試験流域の位置、b) 袋山沢試験流域の地形、観測井戸 B2、B6、B7、B8、B9 の位置。恒常的な地下水帯は、下流端に存在し、B6~B9 はこの範囲に含まれる。

## 2) 脱窒活性の測定 ( $^{15}\text{N}$ トレーサー実験)

Katsuyama (2008)<sup>9)</sup>に基づき、各サイト・各層・各季節における脱窒活性を測定した。まず土

壤を1サンプルにつき7本ずつ、30mLガラスバイアルに乾重換算で3.0gとなるように入れた。その後嫌気箱（Arガス充填、DO<0.01）内で合計が15.0gとなるように脱酸素ミリQを加え、ブチルゴム栓をして取り出した。嫌気箱から出したガラスバイアルはアルミキャップをし、ヘッドスペースをHe置換し、内圧を測定した。

調査地の現場温度（地下水温度）を参考に、2月は10℃、7月は20℃で培養した。この7本のサンプルのうち3本には<sup>15</sup>Nで標識した硝酸塩(Na<sup>15</sup>NO<sub>3</sub>)を50μL加え、2本はコントロールとして何も加えずに測定を行った。また硝酸塩添加／無添加各一本は初期濃度測定のためにすぐに空けた。硝酸塩を添加したサンプルはHe気流下で速やかにガスタイトシリンジを用いてヘッドスペースガスを75μL抽出・圧縮し、ガスクロマトグラフ(GC-MS; Agilent 6890N/5973GC/MSD system, Agilent Technologies, CP-Pora-BOND Q Fused Silica (25m×0.32mm)キャピラリーカラム; Varian, CA, USA)によって気相のN<sub>2</sub>同位体（28N<sub>2</sub>, 29N<sub>2</sub>, 30N<sub>2</sub>）および<sup>46</sup>N<sub>2</sub>O 同位体（<sup>44</sup>N<sub>2</sub>O, <sup>45</sup>N<sub>2</sub>O, <sup>46</sup>N<sub>2</sub>O）濃度を測定した。添加してから約30分おきにGC-MS測定を行い、基質を添加してからの脱窒活性の時間変化をみた。すべての測定が終了した後、内圧を測ってからブチルゴム栓をとり、時間とpHを記録し、8000rpmで5分間遠心分離した上澄み液を0.20μmmフィルターで濾過し、分析まで-20℃で保管した。

Nガス濃度は、

(ラベルしたN<sub>2</sub>)= $(^{29}\text{N}_2+2\cdot^{30}\text{N}_2)/\text{標識率}$ 、

(ラベルしたN<sub>2</sub>O)=(<sup>45</sup>N<sub>2</sub>O+<sup>46</sup>N<sub>2</sub>O)

として求めた。

### 3) 系統解析

#### a DNA抽出とDNA濃度測定

土壌DNA抽出は土壌を0.5g（生重）とり、ISOIL for Beads Beating (Nippon Gene, Tokyo, Japan) の最大収量プロトコルに従った。Beads BeatingにはBiospec Mini- Bead Beater を使い、4800ppm、45秒で行った。最後に100μLのTEに溶解し、DNAを得た。得られたDNAは分光光度計(ND-1000, NanoDrop, Wilmington, DE, USA)で濃度を測り、10ng/μLとなるように希釈した。

#### b クローニング

PCR反応液は、10×ExTaqバッファー (Takara Bio, Otsu, Japan) 5.0μL、dNTPmix (Takara Bio) 4.0μL、プライマー (nirK : F1aCu-R3Cu、nirS : cd3aF-R3cd)各2.0μL、ExTaq ポリメラーゼ (Takara Bio) 0.25μL、滅菌ミリQ 32.75μL、Template (10ng/μL) 4.0μLとし、各サンプルにつき2連で行った。

PCR条件は、NirKについては初期変性95℃(2min)を行い、続いて95℃(15sec)、63℃(30sec)、72℃(1min)をタッチダウンで6サイクル、95℃(15sec)、58℃(30sec)、72℃(1min)を25サイクル行ったのち、最後に伸長反応72℃(10min)とした。NirS については初期変性95℃(2min)を行い、続いて95℃(20sec)、57℃(30sec)、72℃(1min)を35サイクル行ったのち、最後に伸長反応72℃(10min)とした。

このPCR増幅産物計100μLをWizard SV Gel and PCR clean-Up system (Promega, Fitchburg, WI,

USA)を用いて精製し、TOPO TA cloning Kit (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) を用いてOne shot TOPO10 competent cellsにクローニングした。このクローンをLB培地 (LBmix 5g+寒天3g+RO水 200ml+アンピシリン400 $\mu$ L) にそれぞれ10/20/30/40/50/60 $\mu$ Lずつまき、37°Cで16時間培養した。

#### c シークエンシング

シャーレ上のシングルコロニーを一つずつ反応液(10 $\times$ バッファー1.0 $\mu$ L、dNTPmix 1.0 $\mu$ L、プライマー (M13F/M13R) 各0.3 $\mu$ L、Taq 0.1 $\mu$ L、ミリQ 7.0 $\mu$ L)の入ったPCRチューブに入れ、初期変性95°C (2min)、95°C(20sec)、55°C(30sec)、72°C (1min) を25サイクル、伸長反応72°C(10min)でPCRを行った。

このPCR増副産物を、2%アガロースゲル電気泳動後にエチジウムブロマイド染色し、目的塩基長のバンドが各サンプルにつき48個得られるまでこれを繰り返した。目的塩基長のコロニーは液体培地 (LBmix 10mL+アンピシリン20 $\mu$ L)を80 $\mu$ L入れたプレートに入れ、37°C200rpmで16時間培養し、グリセロール20 $\mu$ Lを加えてボルテックスで攪拌し、分析まで冷凍保存した。得られたクローンはTakara Bioに外注しシーケンスデータを得た。

#### d 系統解析

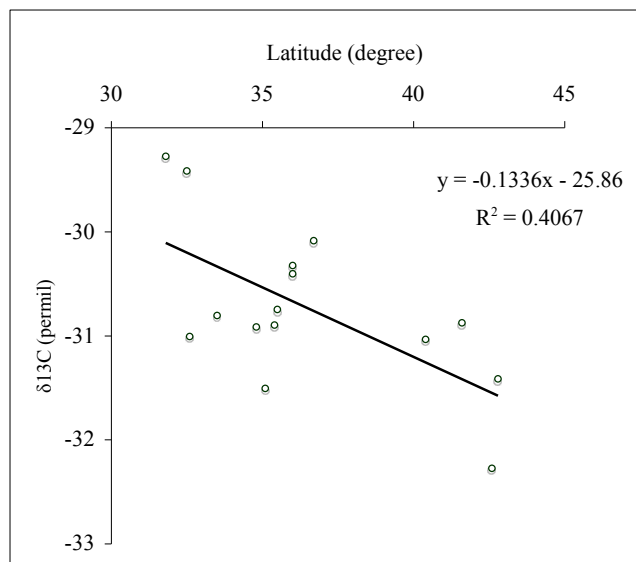
シーケンスデータはCLUSTAL W パッケージ (Data Bank of Japan ; DDBJ : <http://www.ddbj.nig.ac.jp/>) によってアライメントをかけ、PHYLPパッケージのDNADISTプログラムから、Jukes-Cantorアルゴリズムを使って遺伝距離を計算した。波形データとシーケンスデータから、波形が乱れている、もしくは配列が他と大幅に異なるものは除去した。mothurプログラムのclusterによって95%以上の相同性を示したクローンを一つの操作的分類単位(OTUs)とした。各OTUの代表クローンをTranseq (the European Molecular Biology Open Software Suite ; EMBOSS : <http://www.ebi.ac.uk/Tools/emboss/transeq/>) でアミノ酸に置換したのち、再度CLUSTAL Wの近隣接合法で求め、NJ Plotで描写し、系統樹を作成した。また、Shannon-Index ( $H = -\sum p_i \cdot \ln p_i$  ; 出現率)を用いて多様性を評価した。

## 4. 結果及び考察

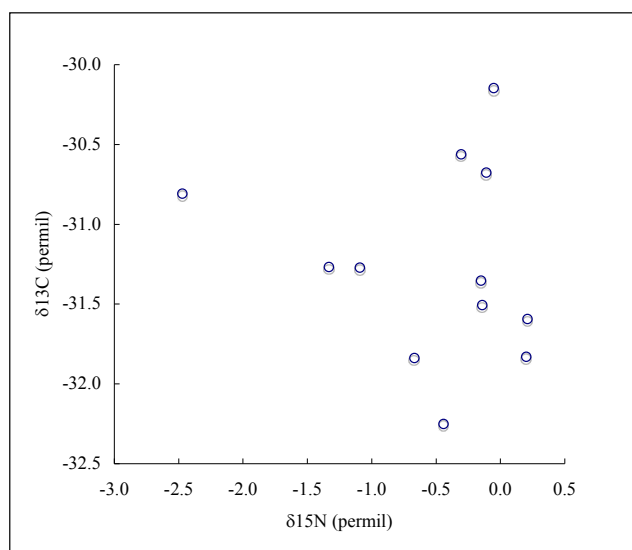
### (1) 安定同位体対比によるブナの生理生態学的特徴の地理的変異の把握

生葉の炭素安定同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$ )は、その葉の長期平均的な水利用効率を示す。 $\delta^{13}\text{C}$ が大きいほど、水利用効率が高い。図(4)-5は、上記ブナ生葉サンプルの $\delta^{13}\text{C}$ の測定結果を示している。 $\delta^{13}\text{C}$ にはブナの原産地の緯度と有意な負の相関関係が見られ、高緯度地方のブナほど水利用効率が低く、低緯度地方のブナほど高かった。このことは、ブナにとっての恒常的な水ストレスが、平均気温の高い低緯度地方でより顕著に現れていることを物語っている。一方、図(4)-6は $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の関係を示している。植物は一般に水利用効率を上げるために気孔開度を低下させるが、これによって光合成速度は低下するので、単位吸収窒素量あたりの光合成量で表される窒素利用効率は、低下する。つまり、この両者の間にトレードオフの関係があることは、これまでも指摘されている(例えば、DeLucia and Schlesinger 1991<sup>10)</sup>)。図(4)-6では、 $\delta^{15}\text{N}$ が大きいときに $\delta^{13}\text{C}$ が低下する傾向が見られる。一般には、土壌中の窒素のステータスやダイナミクスは、森林ごとに異質性があるので、窒素利用効率と $\delta^{15}\text{N}$ の間に一義的な関係は仮定できない。しかしな

がら、図(4)-6で示したデータは、共通圃場で採取された原産地の異なる個体についてのものなので、結果は、主には個体の特徴を示すものと考えてよい。水利用効率が低く、窒素利用効率が高い個体では窒素の再利用率が高く、窒素の同位体比が上昇するというメカニズムを示唆するものであった。



図(4)-5 ブナの本産地の緯度と $\delta^{13}\text{C}$ の関係



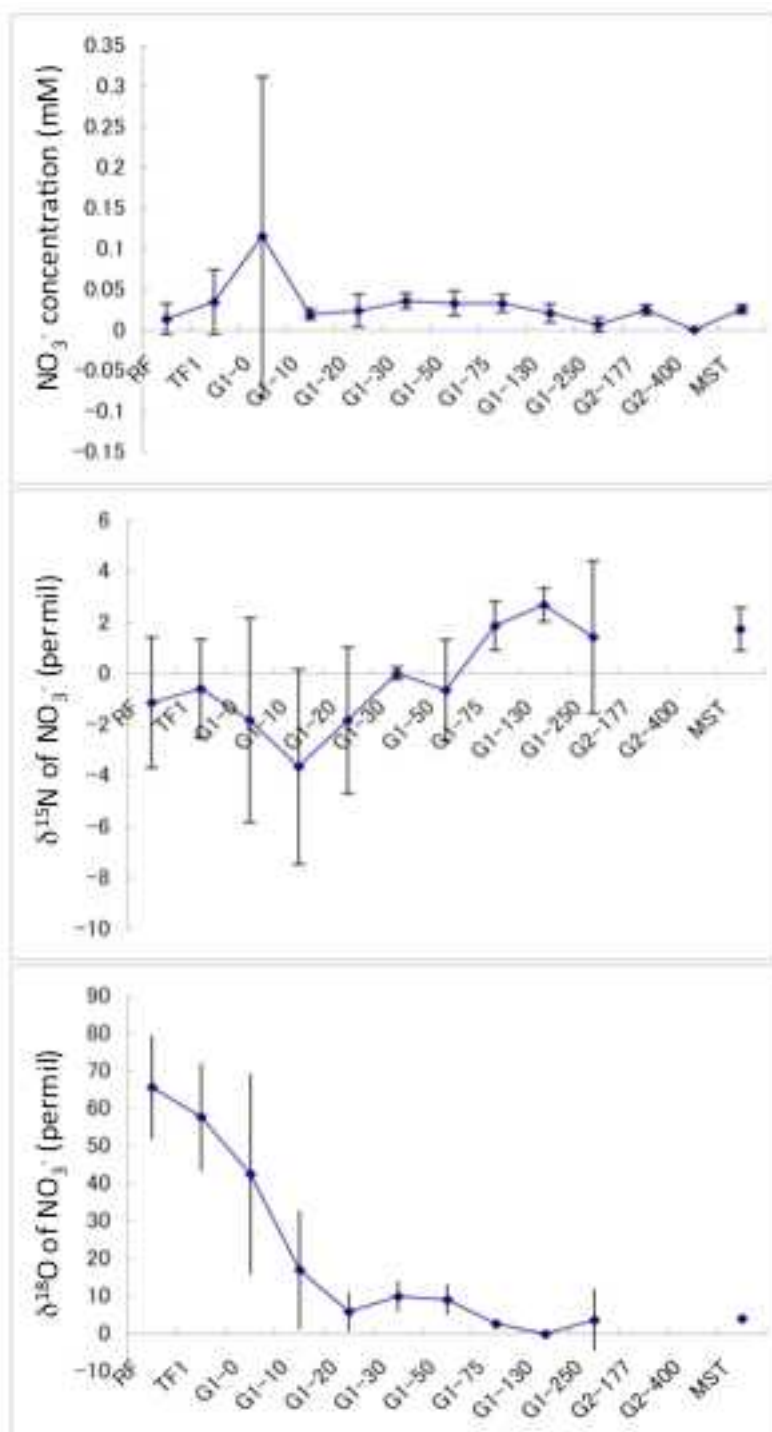
図(4)-6 秩父演習林共通圃場におけるブナサンプルの $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$

## (2) $\text{NO}_3^-$ 安定同位体比を用いた生態系レベルの窒素無機化、硝化量推定

### 1) $\text{NO}_3^-$ の窒素・酸素安定同位体比の空間分布

図(4)-7に、 $\text{NO}_3^-$ 濃度、 $\text{NO}_3^-$ の窒素・酸素安定同位体比の観測結果を示す。 $\text{NO}_3^-$ 濃度は表層土壌で高く、土壌層深部ほど低下した。窒素安定同位体比 $\delta^{15}\text{N}$ は、土壌深部から、地下水帯への過程で徐々に上昇する傾向が見られた。大気降水物中の硝酸の酸素の安定同位体比( $\delta^{18}\text{O}$ )の平均値は65‰、地下水のそれは約2‰であり、土壌水が表層から下層に浸透していく過程で低下して

いることが分かる。

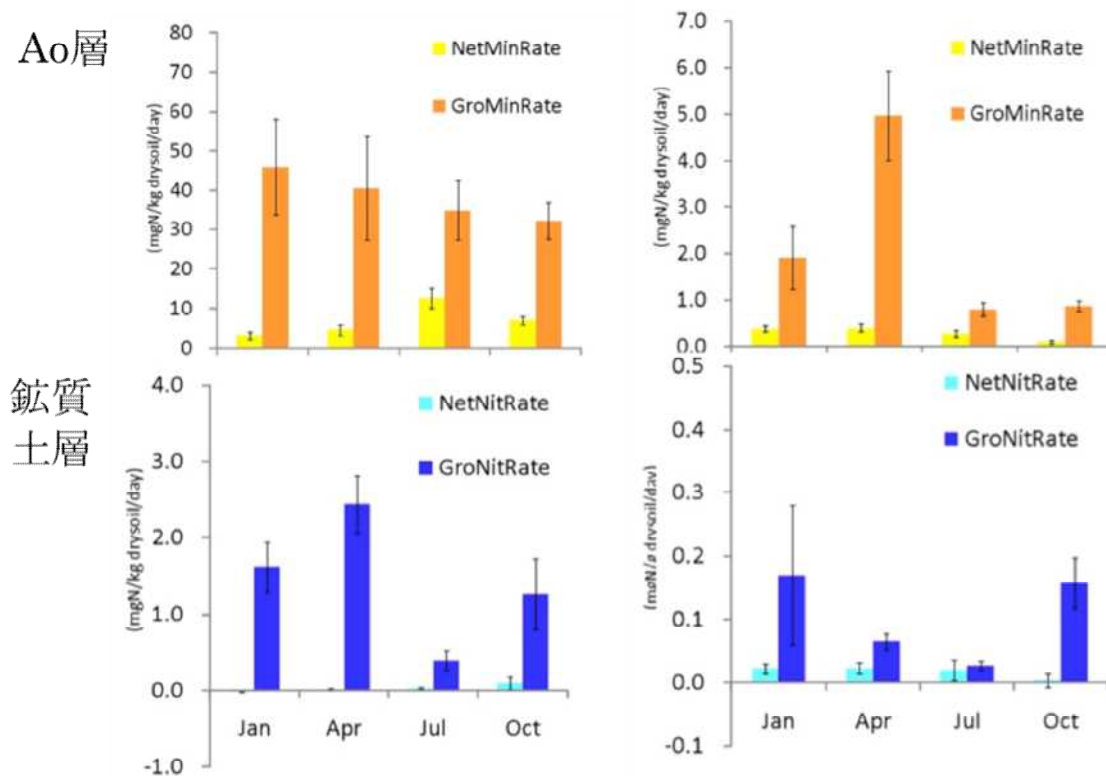


図(4)-7 観測ポイント(マツ沢 G1)における硝酸濃度、窒素・酸素同位体比( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ )の空間的な変動。RF: 林外雨、TF1: 林内雨、G1-0~50: 深さ0~50cm 土壌水、G1-130~177: 深さ130~177cm の地下水、G2-400: G1 に近接したポイントの深さ400cm の地下水、MST: マツ沢の渓流水。



## 2) A<sub>0</sub>層、鉍質土層における純無機化速度・硝化速度、総無機化速度・硝化速度

図(4)-8にin situインキュベーションによって測定された純無機化速度・硝化速度、<sup>15</sup>N同位体希釈法によって測定された総無機化速度・硝化速度の季節変動を示す。純無機化速度は鉍質土層よりもA<sub>0</sub>層で顕著に高く、両者に若干の季節性の違いが見られるが、概ね夏季に高いことが分かる。純硝化量は無機化速度に比べて1オーダー小さいが、夏季に高い傾向は見られた。一方、総無機化速度・硝化速度は、A<sub>0</sub>層でも鉍質土層でもそれぞれの純速度に比べて数倍から数十倍の大きさであった。総速度の季節変動は純速度と異なり、夏季には低下していた。



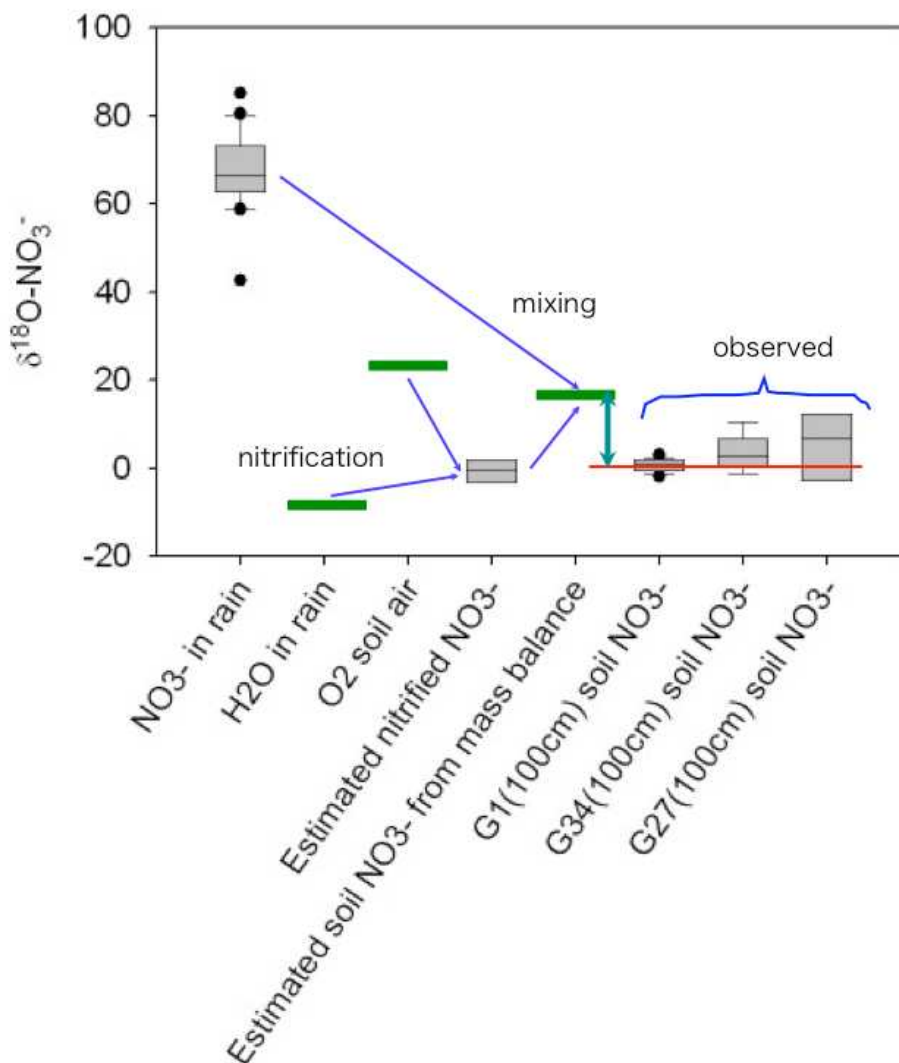
図(4)-8 A<sub>0</sub>層、鉍質土層における純無機化速度・硝化速度、総無機化速度・総加速度の季節変化。

NetMinRate: 純無機化速度、GroMinRate: 総無機化速度、NetNitRate: 純硝化速度、GroNitRate: 総硝化速度

## 3) NO<sub>3</sub><sup>-</sup>のδ<sup>18</sup>Oが示すこと

著しく高いδ<sup>18</sup>Oを持つ大気降下物中の硝酸は、土壌中では、δ<sup>18</sup>Oの低い硝化由来の硝酸と混合し、次第に低下していく。まず、バリードバッグ法によって求められた年間の純硝化量、大気降下物量を基に、硝酸のマスバランスを考え、δ<sup>18</sup>Oの平均的な値を概算する(図(4)-9)。松村ら(2003)<sup>11)</sup>によると、このサイトにおける純硝化量は18 kg/ha/yr、硝酸の降下量は6 kg/ha/yrであった。上で述べたように土壌中での硝化で生成される硝酸の平均的なδ<sup>18</sup>Oを2‰、降下物中の硝酸のそれを65‰と仮定すると、両者の混合によって得られるδ<sup>18</sup>Oは、約17.8‰となる。一方、図(4)-7に示した

ように、実際の土壌水の中の硝酸の $\delta^{18}\text{O}$ は、深さ100cm付近での平均値は、約2‰である。この差は、すなわち、純硝化量が真の硝酸生成量ではなく、明らかに過少な推定値であることを物語っている。このことから、現実の土壌水中の硝酸の $\delta^{18}\text{O}$ が再現できるようなマスバランスを成り立たせる総硝化量がどれだけであるかということ逆算できる可能性が示唆される。



図(4)-9 降水の硝酸の $\delta^{18}\text{O}$  と硝化によって生成される硝酸が混合する場合のマスバランスの検討。純硝化量は 18 kg/ha/yr、硝酸の降下量は 6 kg/ha/yr であった(松村ら 2003)。土壌中での硝化で生成される硝酸の平均的な $\delta^{18}\text{O}$  を 2‰、降下物中の硝酸のそれを 65‰と仮定すると、両者の混合によって得られる  $\delta^{18}\text{O}$  は、17.8‰となる。一方、実際の土壌水の中の硝酸の $\delta^{18}\text{O}$  は、G1 の深さ 100cm の地下水平均値は、約 0‰である。この差は、すなわち、純硝化量が真の硝酸生成量ではなく、明らかに過少な推定値であることを物語っている。

#### 4) $\text{NO}_3^-$ 同位体マスバランスからの総硝化量の検討

図(4)-3のフローのうち、降下物による硝酸供給量、植物の硝酸吸収、土壌層からの硝酸溶脱量

は、観測値、既往文献等から与えることができる。このサイトにおける先行研究の松村ら（2003）<sup>11)</sup>による観測値を参考にし、純硝化速度を18kgN/ha/year、降下物による硝酸供給が6kgN/ha/yearとなるように、総硝化量と降下物を与えることとする。さらに<sup>15</sup>Nによる同位体希釈法で求められた総硝化速度とその季節変動を参考にし、土壌溶液中のNO<sub>3</sub><sup>-</sup>のδ<sup>18</sup>O値が再現できるかどうかを検討した。

上述したように、微生物による硝化では3つの酸素原子のうち、1つを土壌空気中の酸素分子（O<sub>2</sub>）から、2つを土壌水（H<sub>2</sub>O）からとると仮定する<sup>5)</sup>。酸素分子のδ<sup>18</sup>Oは23‰、土壌水そのもののδ<sup>18</sup>OはKabeya et al.（2007）<sup>12)</sup>による同じサイトでの観測値を参考に-8‰とする。植物の吸収と、微生物による不動化の過程では同位体分別が生じないと仮定する。計算は日単位で行う。

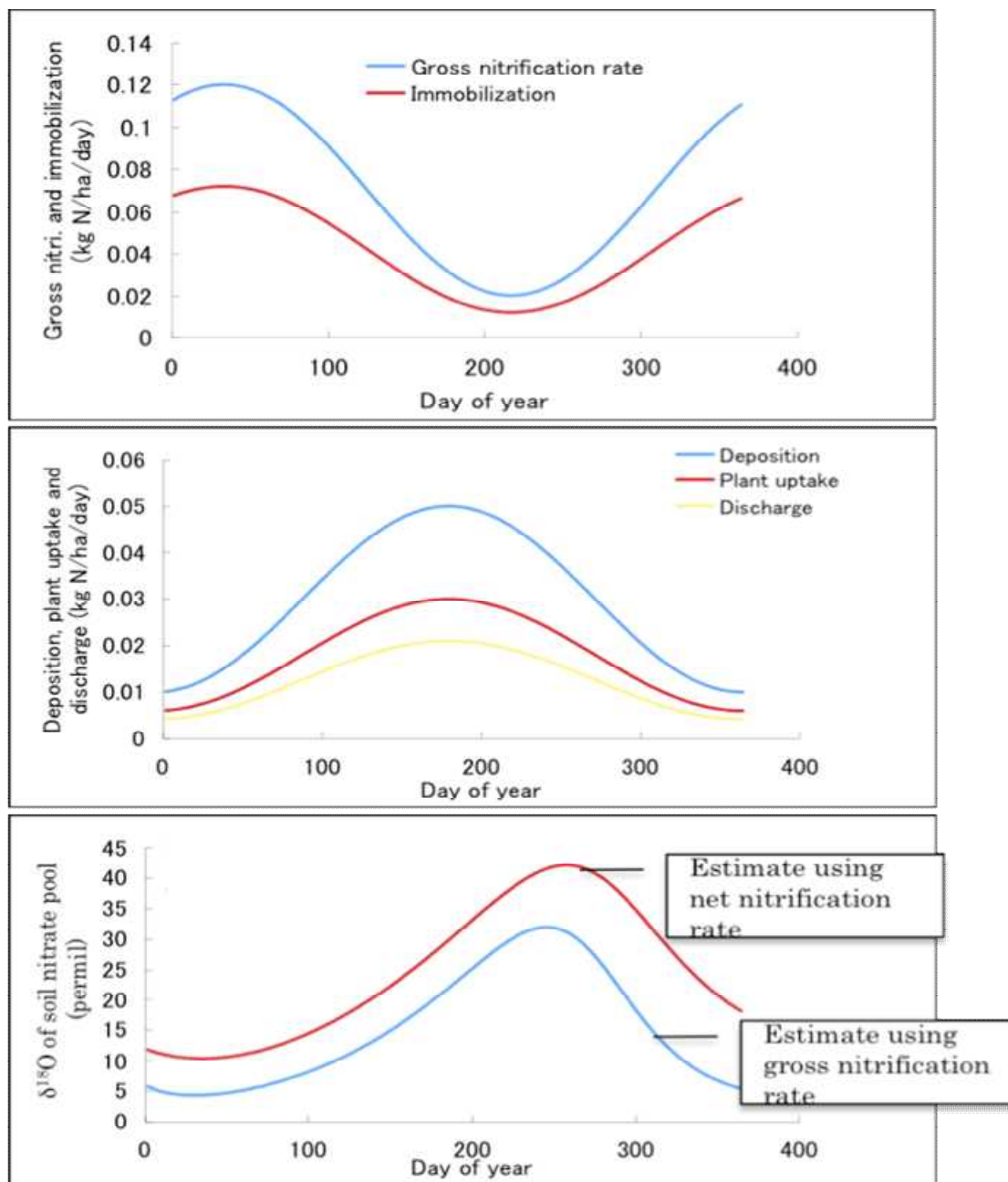
図(4)-10は、計算された硝酸プールのδ<sup>18</sup>Oを示している。このときの計算条件を表(4)-1にまとめる。<sup>15</sup>N同位体希釈法で求められた条件では、夏に総硝化速度は低下しているうえ、一方で夏期には降水によるNO<sub>3</sub><sup>-</sup>の入力が大きくなるため、プールのδ<sup>18</sup>Oは著しく高くなった（～30‰）。その後、総硝化速度は秋から冬にかけて回復し、降水量は低下するので、プールのδ<sup>18</sup>Oは5‰程度に低下する。

表(4)-1 図(4)-10のシミュレーションにおける計算条件

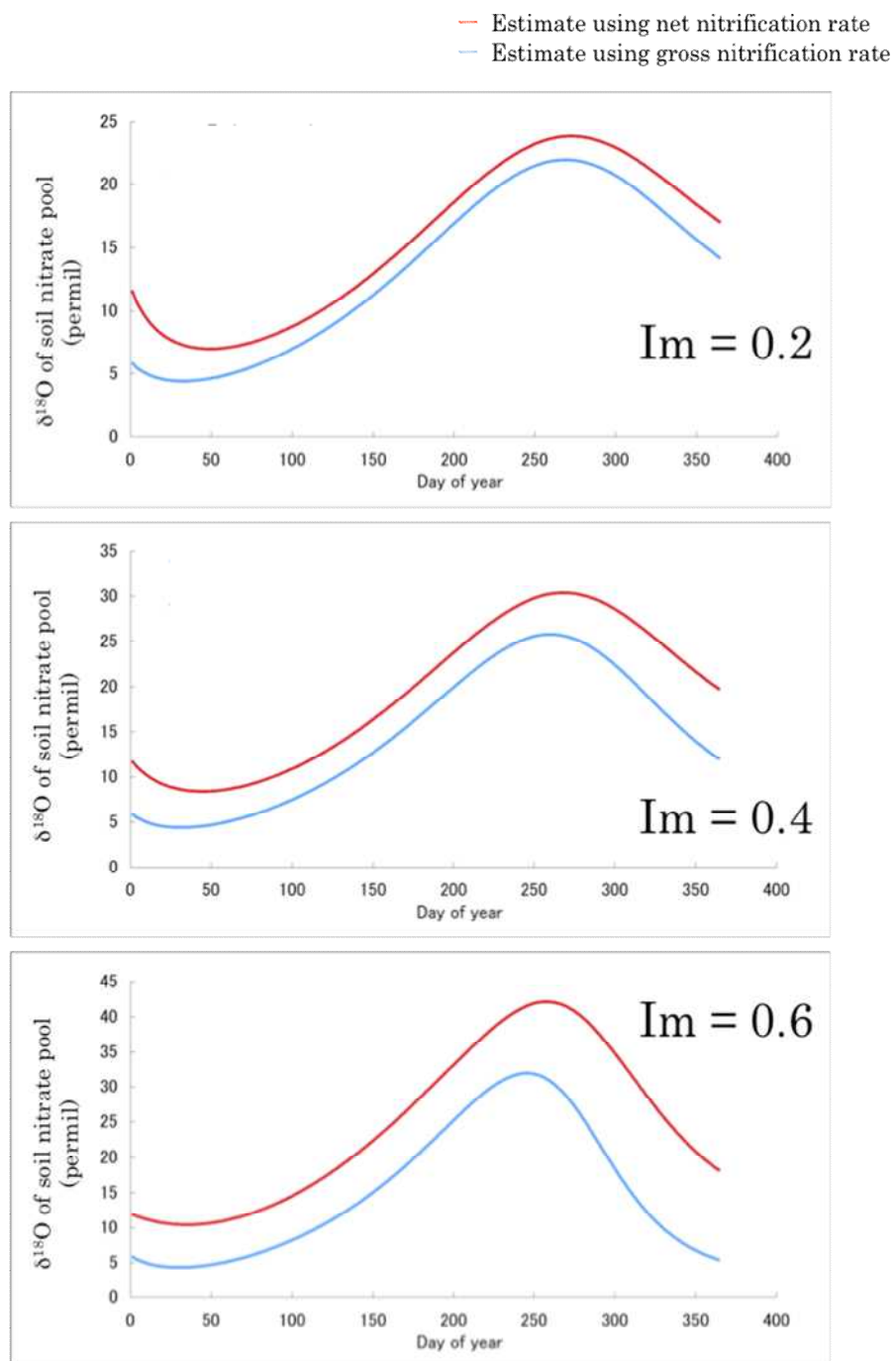
パラメータ	
総硝化速度に対する不動化速度の割合	0.6
降下物中の硝酸の d18O	65 ‰
硝化由来の硝酸の d18O	0 ‰
入力データ	
年間総硝化量	25.4 kgN/ha/year
降下物による硝酸の年間総量	6.6 kgN/ha/year
植物による年間吸収量	11.0 kgN/ha/year
土壌層から溶脱する硝酸の年間総量	4.6 kgN/ha/year
計算結果	
硝酸プールの d18O の年間平均値	15.2 ‰

この計算例では、δ<sup>18</sup>Oの年間平均値は約15‰で、土壌水のNO<sub>3</sub><sup>-</sup>の同位体比のデータ（図(4)-7）を参照すると、深さ10cmにおいて、平均値は17‰であり、計算結果はばらつき範囲に概ね一致している。このことから、深さ0-10cmの範囲では、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>は硝化由来、降水由来が季節ごとに大きく変動し、夏季は降水由来の割合が5割程度になることが推測された。

次に総硝化量に対する不動化量の割合を変化させた場合に、硝酸プールのδ<sup>18</sup>Oの計算値がどのように変化するかを検討する。割合が大きい方が大きくなる。図(4)-9に示したようにマスバランスにおける両者の差は、約15‰である。図(4)-11に示すように、純硝化量を用いて計算した値と総硝化量を用いて計算した値との差は、不動化の間の平均値がこれに近いδ<sup>18</sup>Oとなるときの計算における、総硝化量に対する不動化量の割合は0.6前後であった。この値は、<sup>15</sup>Nトレーサーによる同位体希釈法によって示された値の範囲に入る値であった。



図(4)-10 総硝化量に対する不動化量の割合 ( $I_m$ ) を変化させた場合における硝酸プールの  $\delta^{18}\text{O}$  計算値。純硝化量を用いて計算した値と総硝化量を用いて計算した値との差は、不動化の割合が大きい方が大きくなる。



図(4)-11 総硝化量に対する不動化量の割合 ( $I_m$ )を変化させた場合における硝酸プールの $\delta^{18}\text{O}$  計算値。純硝化量を用いて計算した値と総硝化量を用いて計算した値との差は、不動化の割合が大きい方が大きくなる。

## 3) 機能遺伝子を用いた脱窒細菌の群集構造の解析と活性評価

a 脱窒活性測定 ( $^{15}\text{N}$ トレーサー実験)

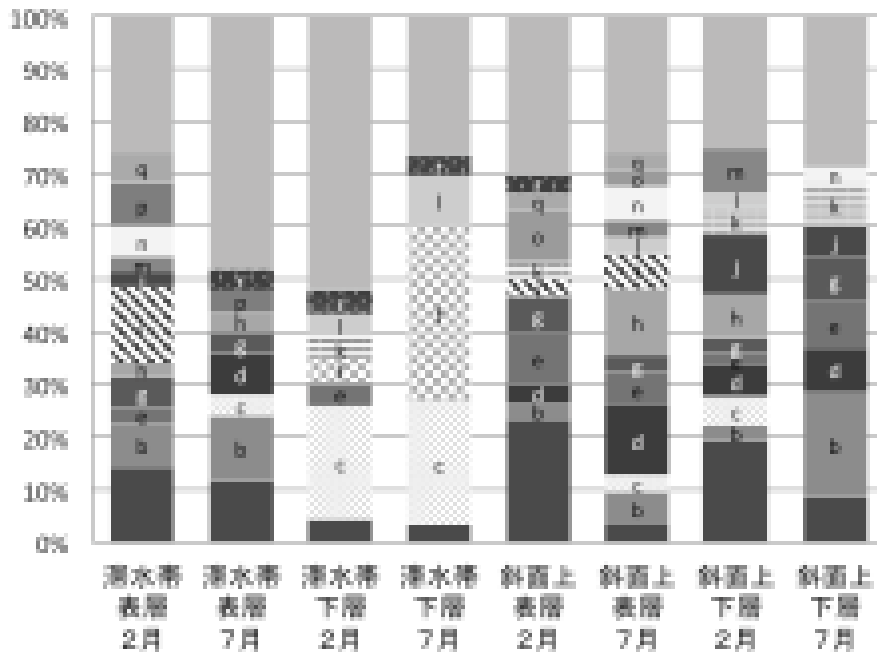
硝酸を加えてから発生した $\text{N}_2$ と $\text{N}_2\text{O}$ の生成速度を表(4)-2に示した。下層に比べ表層の活性が有意に高かった( $P<0.01$ )。表層では温度の高い7月の活性の方が高かったが、下層では逆に2月の方が高かった。硝酸濃度は2月の表層を除き、検出限界( $0.001\mu\text{g-NO}_3^-/\text{g dry soil}$ )以下であった。

表(4)-2脱窒活性と系統解析の結果

			NO <sub>3</sub> 濃度 (mg/L)	含水率 (%)	DNA濃度 (mg/g dry soil)	N <sub>2</sub> +N <sub>2</sub> O生成速度 ( $\mu\text{mol/g dry soil/h}$ )	nirK (n=338, 110OTU)				nirS (n=350, 142OTU)			
							n	OTU	上位3OTUが 占める割合(%)	Shannon- Index H'	n	OTU	上位3OTUが 占める割合(%)	Shannon- Index H'
滞水帯	表層	2月	1.497	66.2	16.4	31.7	43	32	25.6	3.31	46	29	28.3	3.18
		7月	N.D.	58.5	22.9	49.9	43	26	27.9	3.10	42	33	21.4	3.40
	下層	2月	N.D.	63.1	2.8	11.4	39	23	38.5	2.87	45	34	20.0	3.41
		7月	N.D.	63.3	1.4	2.5	43	21	48.8	2.84	46	27	43.5	2.90
斜面上	表層	2月	3.529	65.1	13.1	45.8	40	28	25.0	3.20	40	24	32.5	3.01
		7月	0.278	62.9	14.1	45.0	42	31	26.2	3.30	44	34	22.7	3.41
	下層	2月	0.429	46.5	2.9	6.6	43	20	58.1	2.23	42	25	33.3	2.99
		7月	N.D.	46.4	3.0	1.4	45	27	40.0	2.78	45	25	28.9	3.01

## b 微生物系統解析

系統解析の結果からnirSを持つOTUの構成比をサンプル別に示す(図(4)-12)。表層のDNA濃度(13.1-22.9 (mg/g dry soil))は下層(1.44-2.97 (mg/g dry soil))の約10倍であったが、試料採取地点・季節による差は小さかった。*nirK*は110OTUs、*nirS*は142OTUsに分類された。表層の*nirK*の多様性指数は下層より有意に高かった( $P<0.05$ )が、*nirS*では差は見られなかった。各試料採取地点における上位3つのOTUがその地点全体に占める割合は、特に*nirK*の下層で高く、下層に特徴的と見ら



図(4)-12 nirS を持つ OTU の構成比



れるOTUが現れた。一方*nirS*では滞水帯の下層の群集組成が他に比べて特徴的であった(b、d、g、h、等がなく、代わりにc、f等が優占)。さらに、同じサイトでも季節によって優占するOTUが異なるものも見られ、この傾向は*nirK/nirS*いずれにおいても滞水層で顕著に現れた。(例:図(4)-12・f)

#### 4) 活性評価と系統解析結果から示される土壌中での脱窒の特徴

表層に比べて嫌気的な環境になりやすい下層で脱窒活性が高くなることを想定したが、十分に基質を加え嫌気的な環境におけるポテンシャルとしては、表層の活性の方が約10倍高かった。表層で活性が高い理由として微生物のエサである有機物の供給が多く、下層と比べて菌数が高いことが考えられる。脱窒菌は通性嫌気性菌であるため、好気的な環境では好気呼吸を行い生育するが、降雨後など、土壌含水率が高い時に土壌構造の内部などが嫌気的環境になることがあれば、表層土壌でも脱窒が起きる可能性がある。

系統解析の結果から、*nirK*と*nirS*は異なった傾向を示した。*nirK*の多様性指数と土壌含水率の間には有意ではないが相関が認められた。また、*nirK/nirS*ともに季節によって優占種が異なる可能性が示唆された。

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

ブナのように、比較的広い気候帯に分布する種では、生葉細胞の炭素安定同位体比から読み取れる個体の水利用効率の評価は有用で、平均気温や降水量に反応した多様性が表れることがわかった。用いた試料は産地の異なる種子を同一の圃場で生育させた個体から採取したものであるから、同位体比に表れた差は、各産地の気候条件に適応した群集ごとの機能(水利用効率)が遺伝的な分化のレベルであることを示している。こうしたことは、intrinsic(固有の)な形質が測定できる安定同位体比の利点であると言える。

土壌水中の硝酸の酸素安定同位体比( $\delta^{18}\text{O}$ )から、マスバランスモデルを介することによって土壌中での総硝化量が推定可能であることが示された。同じ観測サイトの土壌試料を対象に行った、 $^{15}\text{N}$ トレーサーを用いた同位体希釈法による培養実験の結果から、土壌中での総無機化速度、総硝化速度ともに、それぞれの純速度に比べて著しく大きく、両方の過程で不動化が活発に生じていることが明らかになった。このことは、上記の原位地における硝酸の $\delta^{18}\text{O}$ から読み取れる、総硝化が純硝化量よりも大きいと考えられること、すなわち活発な硝酸の不動化も生じていることを支持することであった。これまでにも、森林土壌では総硝化量が純硝化量に比べて著しく大きいことは、実験室培養によって示されてきていたが、本研究で示した結果は、野外の原位置森林土壌においてもその現象があることを実証した最初の例と言える。

脱窒に関与する微生物群集の群集構造や活性を測定した結果、以下の様な非常に示唆的なことが明らかになった。従来、森林生態系では脱窒は、地下水帯が頻繁に生じている場所や、溪流の周辺のライパリアンゾーンなどの嫌気的環境が維持されるところで主に生じていると考えられてきた。しかし、本研究で示されたことは、通常酸化的な斜面土層の土壌表層に、

十分な量の脱窒機能遺伝子を持った細菌群集が存在することを示しており、嫌気条件の成立によって即座に脱窒を開始する可能性を示していた。このことは、降雨によって土壌表層が十分に湿潤になることで、基質が十分にある土壌表層では、脱窒が生じている可能性があることを示しており、森林生態系の窒素放出という機能について、これまであまり調べられていない経路の存在を示唆するものである。今後、原位置での土壌表層の水分条件の変化に対する脱窒活性の応答に関する調査を進める必要があることが分かった。

今後、以上のこの研究で得られた新たな知見を、学術雑誌に公表するばかりでなく、一般向けの図書での出版や講演会での公表などを通じて、成果の普及に努める。

## (2) 環境政策への貢献

現時点では、環境政策への直接的な貢献となる成果をあげるに至っていないが、本サブテーマの研究成果は、過剰な窒素降下物の環境下での森林生態系保全、水資源管理を考える上で不可欠な情報を得るために有用な方法論を提示するものであると考えている。今後、生態系管理の計画に資する調査手法の中で活用されるよう、実装可能なプロトコルへの改良を行っていく。

## 6. 国際共同研究等の状況

### (1) 国際共同研究計画

以下のように、共同研究を計画している。JSPS日本学術振興会から助成を得て、平成24年度二国間交流事業共同研究・セミナー「環境変動に対する森林集水域・生態系の応答に関する日米合同セミナー」(US-Japan joint seminar on responses of catchment hydrology and forest biogeochemistry to environmental changes)を、来年1月に行う予定である。米国側の代表研究者は、Kevin J. McGuire (Assistant Professor, Department of Forest Resources and Environmental Conservation Virginia Polytechnic Institute and State University)である。

本セミナーによって、この分野の研究の世界におけるイニシアティブをとれるネットワーク体制の構築について具体的な計画策定を目指す。加えて、情報共有のために両グループが持っているデータベースのネットワーク化を進める。これには現在運用されている両国のLTER (Long Term Ecological Research、長期生態学研究) ネットワークのリソースを活用する。

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

- 1) N. OHTE, N. TOKUCHI, and K. OSAKA: In, Ohkouchi, N., et al., (eds) Earth, Life and Isotope.

Kyoto: Kyoto University Press. (2010).

“Hydrologic controls on the nitrogen dynamics of forested ecosystems investigated using water and nitrate isotope signatures”.

- 2) 徳地直子、大手信人、臼井伸章、福島慶太郎: 日本生態学会誌, 61, 3, 275-290 (2011)

“窒素負荷に伴う森林生態系の窒素循環過程の検討”

- 3) N. OHTE: Ecological Research, (2012)  
“Tracing sources and pathways of dissolved nitrate in forest and river ecosystems using high-resolution isotopic techniques: A review” (in press)
- 4) N. OHTE, M. NAKAOKA and H. SHIBATA: in Biodiversity Observation Network in Asia-Pacific region: Towards further development of monitoring activities, (2012) Springer “ILTER and JaLTER: Their Missions and Linkage to Database Development in the Asia-Pacific Region” (in press)
- 5) N. TOKUCHI, N. OHTE, K. OSAKA and M. KATSUYAMA: Environmental Monitoring and Assessment, (2012)  
“Separate estimation of N export into baseline N leakage without disturbance and N loss due to insect defoliation in a pine forest watershed in central Japan” (in press)
- 6) N. OHTE: Ecological Research, (2012)  
“Implications of seasonal variation in nitrate export from forested ecosystems: A review from the hydrological perspective of ecosystem dynamics” (in press)

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) 大手信人、仲岡雅弘、日本生態学会編 エコロジー講座4 地球環境と生態系の関係を解き明かす. 東京: 文一総合出版 34-45 (2011)  
「森林の水と物質の循環からわかる生態系の変化」
- 2) 大手信人、渡辺彰（土壌肥料学会編）,土壌—河川—海生態系における溶存有機炭素の動態と機能. 東京: 博友社 (2011)  
「森林からのDOMの流出機構とフラックス」

## （2）口頭発表（学会等）

- 1) 大手信人：第58回日本生態学会（2011）公開講演会講演  
「森林の水と物質の循環からわかる生態系の変化」（招待）
- 2) N. Ohte, N. Tokuchi, and M.Fujimoto: AGU (American Geophysical Union) Fall Meeting, San Francisco, USA, Dec., 2011  
“Seasonal variations of nitrate discharge from forested catchments: Suggestions from Japanese Case Studies (Invited)”
- 3) N. Ohte: Symposium on sustaining forest resources in a changing climate, Taipei, Taiwan, March, 2012  
“Global comparisons on seasonal patterns of nitrate discharge from forested catchments” (Invited)

## （3）出願特許

特に記載すべき事項はない

## （4）シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

- 1) 第59回日本生態学会自由集会「森が大気を変える- 微量大気成分を支配する森林生態系」

(2012年3月17日、大津、30人)

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

(6) その他

大手信人 日本生態学会大島賞 2011年3月  
「森林と河川生態系における窒素循環と窒素の流出過程に関する研究」

8. 引用文献

- 1) Michener R. & Lajtha K. (2007) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science, Second Edition*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- 2) Farquhar G. D., Ehleringer J. R. & Hubick K. T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:503-537.
- 3) Davidson EA, Hart SC, Shanks CA, Firestone MK (1991) Measuring gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification by  $^{15}\text{N}$  isotope dilution in intact soil cores. *Journal of Soil Science* 42: 335-349
- 4) Davidson EA, Hart SC, Firestone MK. (1992) Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology* 73: 1148-1156.
- 5) Kendall C (1998) Tracing nitrogen sources and cycling in catchments, in *Isotope Tracers in Catchment Hydrology*, edited by C. Kendall and J. J. McDonnell, pp. 519-576, Elsevier, Amsterdam.
- 6) Osaka K, Ohte N, Koba K, Yoshimizu C, Katsuyama M, Tani M, Tayasu I, Nagata T (2010) Hydrological influences on spatiotemporal variations of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  of nitrate in a forested headwater catchment in central Japan: Denitrification plays a critical role in groundwater. *Journal of Geophysical Research* 115, G02021, doi: 10.1029/2009JG000977.
- 7) Sigman, D. M., K. L. Casciotti, M. Andreani, C. Barford, M. Galanter, and J. K. Böhlke (2001), A bacterial method for the nitrogen isotopic analysis of nitrate in seawater and freshwater, *Anal. Chem.*, 73, 4145-4153, doi:10.1021/ac010088e.
- 8) Casciotti KL, Sigman DM, Hastings MG, Böhlke JK, Hilkert A (2002), Measurement of the oxygen isotopic composition of nitrate in seawater and freshwater using the denitrifier method, *Anal. Chem.*, 74, 4905-4912, doi:10.1021/ac020113w.
- 9) Katsuyama, C., Kondo, N., Suwa, Y., Yamagishi, T., Itoh, M., Ohte, N., Kimura, H., Nagaosa, K., and Kato, K. (2008). Denitrification activity and relevant bacteria revealed by nitrite reductase gene fragments in soil of temperate mixed forest. *Microbes and Environments* 23, pp. 337-345
- 10) DeLucia E. H. & Schlesinger W. H. (1991) Resource-Use Efficiency and Drought Tolerance In Adjacent Great Basin and Sierran Plants. *Ecology* 72: 51-58
- 11) 松村光子, 大手信人, 小杉緑子, 徳地直子, 高梨聡, 松尾奈緒子, 勝山正則 (2003), ヒノキ人工林における土壌-植物間の無機態窒素の移動プロセス, *日本緑化工学会誌*, 29, 301-304.

- 12) Kabeya N, Katsuyama M, Kawasaki M, Ohte N, Sugimoto A (2007) Estimation of mean residence times of subsurface waters using seasonal variation in deuterium excess in a small headwater catchment in Japan. *Hydrological Processes* 21, 308-322, doi: 10.1002/hyp.6231.

## (5) 土壤無脊椎動物の地理分布と機能解析データベースの構築

横浜国立大学

大学院環境情報研究院 金子 信博

<研究協力者>

横浜国立大学大教育人間科学部附属高度理科教員養成センター 橋本 みのり

横浜国立大学大学院環境情報研究院 南谷 幸雄

横浜国立大学大学院環境情報研究院 斎藤 昌幸

埼玉県立自然の博物館 中村 修美

平成21～23年度累計予算額：3,000千円

(うち、平成23年度予算額：1,000千円)

予算額は、間接経費を含む。

**[要旨]** 土壤動物は陸域生態系の全動物群集の5割から9割程度のバイオマスを占めており、陸域の物質循環の大きなフローを制御するだけでなく、地上動物の餌として分解系と生食連鎖系を結びつけている。日本列島における環境変動が生態系に与える影響を明らかにするには土壤動物の地理分布を明らかにし、環境変動に対する応答を予測する必要がある。そこで、大型ミミズ類の地理分布に関する整理を行い、地上部食物網との関係性を評価するための基礎データを得た。さらに、詳細で精度の高い既存の地理分布データがあるカマアシムシ類（原尾目、Protura）の地理分布と環境条件との関係を解析した。モニ1000のコアサイト6地点周辺のみミミズ分布を調べ、生活型に基づく機能データベースを構築した。モニ1000のピットホール調査で得られた地表徘徊性甲虫群集とミミズとの連結度を求めたところ、日本では高緯度ほど連結度が高くなる傾向が見られ、ミミズ群集との関係が高緯度ほど高くなる可能性が示された。モニ1000における甲虫調査が、森林の食物網構造の指標として重要であることを確認できた。日本産カマアシムシ類は3103地点から71分類群が確認された。1箇所の森林で6種以上採集されたカマアシムシ類の群集をTwinspan法で解析したところ、北海道から本州中部まで分布するグループⅠと、本州から九州にかけて分布するグループⅡ、Ⅲに分けることができた。G-Iは、最低気温の低さと相関がありシベリア経由で日本に定着したグループと推測した。G-IIは降水量と負の相関を、G-IIIは最低気温の高さと相関があった。これらは、朝鮮半島経由で日本に定着したグループと推測した。カマアシムシ類の分布は森林タイプとの相関は低く、気温と降水量に強く影響されることが予測できることを、世界で初めて明らかにした。土壤生物の移動が地上生物に比べてより制約を受けると考えると、気候変動により植物、地上部の動物と土壤生物の地理的分布が同じペースで変化しない場合、種間相互作用が大きく攪乱される可能性を指摘できる。

**[キーワード]** ミミズ、カマアシムシ、食物網、土壤構造、環境指標





るミミズの分布が大きく影響するという仮説を立て、モニ1000の調査地でミミズ群集調査を行った。

## (2) 日本列島におけるカマアシムシ類の分布と環境条件との関係

カマアシムシ類は、体長1~2mmの六脚類(Hexapoda)に属する節足動物で、土壌では中型土壌動物に区分されている。おなじ中型土壌動物のトビムシ、ササラダニ類と比べると個体数は少ないが、世界各地の土壌に出現する。食性は主に土壌中の糸状菌を食べると考えられており、小型でクチクラの発達が十分ではない体を持つため、地表面を活発に移動することはない。日本では、北海道から与那国島まで、日本全国の広い範囲から多数の記録が得られ、すでに公表されており、シベリア、中国、台湾との種の共通性から、日本列島への侵入経路が検討されてきた。種の同定はカマアシムシの分類研究者である故今立源太郎博士と中村修美氏の2名のみが行ったため、分類学上の見解の相違や、同定ミスは少ないことが期待できる。土壌では、糸状菌を摂食し、菌根菌を選択的に摂食するという見解もある。これらのことからカマアシムシ類の地理分布と植生や気候条件との関係を解析することで、気候変動が土壌生物の分布に与える影響について予測することができる<sup>7)</sup>。

## 3. 研究開発方法

### (1) ピットホールトラップによる地表徘徊性甲虫調査

モニ1000の森林調査区のうち、苫小牧、カヌマ沢、佐渡（大佐渡、豊岡）、綾、田野、与那の各調査地でピットホールトラップ調査と土壌動物の掘り取り調査を行った。

ピットホールトラップ法は、一辺約2mの方形区を設定し、四隅にピットホールトラップ（口径84mm、深さ116mm）を、開口部が地表面と同じ高さになるように埋設した。トラップの底面には、直径約4mmの排水孔を2つ開けた。雨水の浸入を抑えるために、トラップの直上5cm程度の高さに15cm×15cmの板を設置した。設置から3日後に、トラップ内に落下したすべての動物を、酢酸エチルを充満させた容器に回収した。回収した動物はエタノール中に保存し、甲虫類は種まで、その他の動物は目または綱まで同定した。

掘り取りは、まず25cm×25cmの範囲のリターを採取し、乾燥重を測定した。リターと土壌（深さ10cm）に生息する大型土壌動物を現地でのハンドソーティングで採集した。ハンドソーティングは目視で、ピンセットと吸虫管を用い、すべての大型土壌動物を捕獲し、ミミズ以外はアルコールに保存した。ミミズは持ち帰り、ホルマリンで固定し、体重を測定後、すべて種名を同定した。

捕食者とその餌となる被食者との種間関係の強さは、連結度(Connectance)と呼ばれている。本調査では列島スケールでミミズのデータが得られているが、各サイトで正確にミミズとその捕食者との関係を確認することは困難である。また、ミミズ群集は限られた掘り取り調査では十分に把握できていない。そこで、各サイトで2009年から2011年の3年間にモニタリング1000によって捕獲された地表徘徊性甲虫のリストから総種数を得た。これらの甲虫の食性は、すべて肉食性もしくは雑食性であり、基本的にミミズの生体または、死体を摂食すると考えた。また、各サイトの半径50kmの地点からこれまでに報告された大型ミミズ類のリストを作成し、機能群データベースを作成した。ミミズを被食者、地表徘徊性甲虫を捕食者と考え、各地点での最大

となる種間関係数（ミミズ種数 X 捕食者種数）を、日本全体の種間関係数で割ったものを連結度とみなした<sup>8)</sup>。

## (2) カマアシムシ類地理分布解析

### 1) データセット

全国のカマアシムシ類の群集解析を行うため、2007年までに出版された日本におけるカマアシムシの分類学的論文や採集記録の報告をもとに、採集場所や植生、標高が明らかである地点について、種の在/不在データを収集した。一方で、同定者自身が採集したサンプルだけではなく、他の小型節足土壌動物研究者が抽出・寄贈した標本も用いられているため、採集者・採集努力は一定ではない。ウエノカマアシムシ *Nipponentomon uenoi* Imadate et Yosii, 1959は今立(1988)<sup>9)</sup>により6つの型が認められ、それぞれの型が分類体系内のいかなる階級(taxon)に属するかを断定するだけの根拠はないものの、相補的な地理分布を示すため、独立したtaxonとして扱った。いくつかの採集記録は、同定に疑問があるために除外した。高山帯植生、浜辺、ササ原、コケ、道ばたという植生条件の記録は、地点数が少ないために除外した。また、藪地は森林や草原との定義上の境界が不明瞭であることから、記録を除外した。複数の植生タイプにまたがる地点も存在したが、このうち筆頭植生条件を植生条件とした。緯度経度は世界測地系(WGS84)を用いて記述し、緯度経度が明記されていない記録については、採集地点の住所からアドレスジオコーディングを用いて座標値を得た。

### 2) 地域ごとの種組成の類型と類似度

採集記録の地理的な偏りを明らかにするため、行政区分と生物地理学的重要性を加味して、全国を10地域に分割した。この際、対馬・壱岐は朝鮮半島と共通の生物群が、琉球列島は固有種や中国・台湾と共通の生物群が多く独特な生物相を持つことが知られているため、九州とするのではなく、対馬、琉球として独立した地域とした。それぞれの面積あたり採集地点数を算出し、採集努力量とした。また、地域ごとの採集努力量を評価するために、EstimateS ver. 8.2.0のChao1指数を用いて総出現種数を予測した<sup>10)</sup>。種多様性の高い地域を明らかにするため、それぞれの地域の面積あたり予測総出現種数を算出した。

1地点あたりの出現種数が多い地域を明らかにするため、採集地点数の頻度を算出した。1地点あたりの出現種数が多い地域の地理的偏在を明らかにするため、ArcGIS 9.3 (ESRI Japan, Tokyo, Japan) のSpatial analystツールにより、Inverse Distance Weighted (IDW) 手法を用いて各地点の出現種数からサーフェスを内挿してラスタを作成した。この時、出力セルサイズを0.005、乗数を3、検索範囲を可変、検索半径のポイント数を50とした。

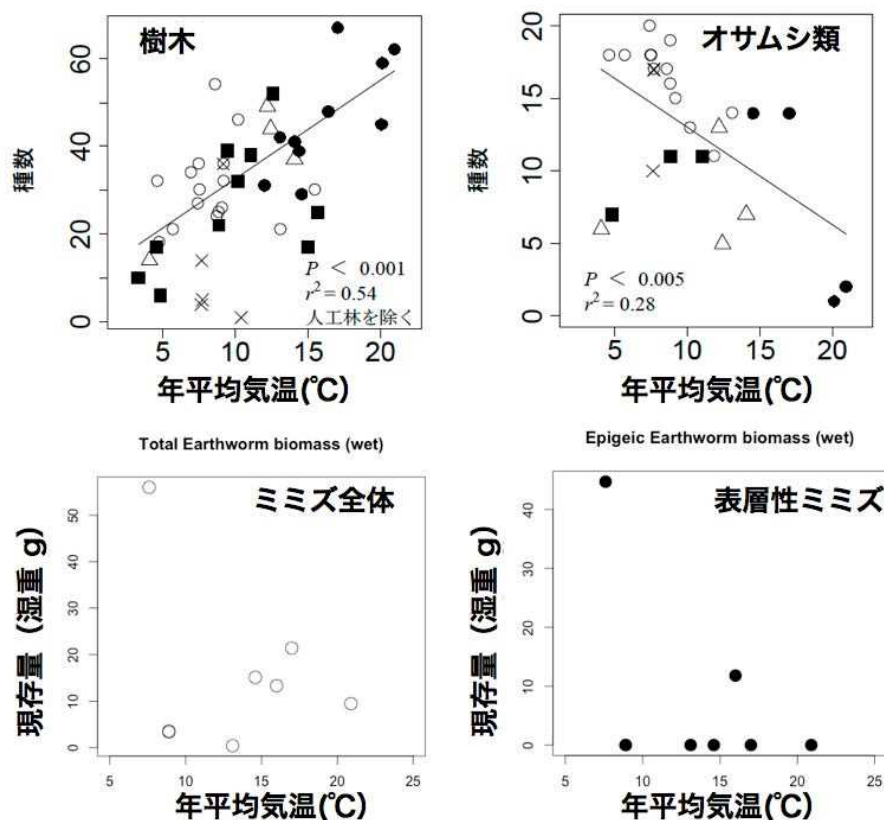
全国10地域の種組成を比較するため、各地域ごとの種の在/不在データを集計した。このデータをもとに、PC-ORD<sup>11)</sup>のTwinspan<sup>12)</sup>を用いて、地域ごとの種組成を類型化した。類型化された地域間の種組成の類似度を算出するため、統計ソフトR ver. 2.13.0<sup>13)</sup>を用いてJaccard指数を算出した。

### 3) 共出現種の解析

共出現種を明らかにするために、出現種数の半数である6種以上が出現した地点の種組成を元

にWard法を用いてクラスター分析を行った。6種以上出現する地点は比較的攪乱の少ない、安定した環境であると考えられ、人為的影響を排除できると考えられる。このとき、解析には統計ソフトRのvegan、ade4、gclus、cluster、RcolorBrewer、labdsvの各packageを用いた。なお、これらの地点の地理的偏りを明らかにするために、表(5)-2と同様に各地域の面積あたりの採集地点数を算出した。

類型化された各グループの指標種Indval<sup>14)</sup>を明らかにするため、Borcard et al. (2011)<sup>15)</sup>に従って統計ソフトRにより算出した。また、植生、標高、気候（最高気温、最低気温、年平均降水量）を説明変数、各グループの有無を応答変数としたロジスティック回帰を行った。植生は広葉樹林を1、針葉樹林を0とした二値化を行った。各採集地点の気象条件（最高気温、最低気温、年平均降水量）は、メッシュ気候値2000<sup>16)</sup>より取得した1kmメッシュ気候値を利用した。応答変数の選択については、ベストモデルだけでなく、 $\Delta AIC$ が2未満のモデルを全て考慮した。



図(5)-2 モニ1000サイトで得られた樹木の種数と平均気温との関係（上左）、オサムシ類の種数と平均気温との関係（上右）、および7地点で得られたミミズ全体の現存量（下左）、および表層性種の現存量（下右）と年平均気温との関係。

#### 4. 結果及び考察

##### (1) 森林のミミズ現存量の地理分布と捕食者との関係

平均気温と現存量との関係を求めた(図(5)-2下)。全現存量は苫小牧で最も多く、豊岡で最も少なかったが、明瞭な関係はみられなかった。ミミズ群集は地表性(Epigeic)、地中性 (Endogeic)、

そして表層採食地中性（Anecic）の3つの生活型機能群に分けられている<sup>17)</sup>。地表性がもっとも甲虫による捕食を受けるが、地表性種は苦小牧と綾で採集できたが、それ以外のサイトではほとんど採集できなかった。田野、綾には大型で、おそらく地表性のシーボルトミミズ(*Metaphire sieboldii*)が、そして与那には表層採食地中性のヤンバルオオフトミミズ (*A. yambaruensis*) がそれぞれ生息しているが、個体数が少なく、現存量の推定が難しいため、今回の掘り取り調査では十分に把握されていない。与那のヤンバルオオフトミミズでは暫定値で生息密度が $0.5/m^2$ 、現存量が $8 g/m^2$ 、という値を得ている（未発表データ）。この値を加えても、与那の値が低く、苦小牧の値が高いことは変わらない。苦小牧だけでなく、本州の温帯林におけるデータを増やす必要があるが、少なくとも北方でミミズ現存量が低くなる傾向は認められないと言える。

表(5)-1 森林モニタリングサイト1000調査地におけるミミズ相と生活型の構成。佐渡の2カ所のサイトは場所が近いため、ひとつにまとめた

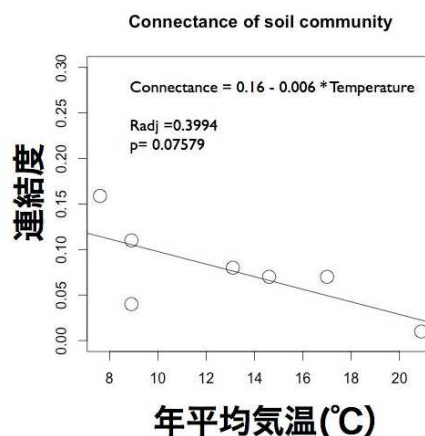
和名	学名	調査地						生活型
		苫小牧	カヌマ沢	佐渡	綾	田野	与那	
フトスジミミズ	<i>Amyntas vittatus</i>	○	○	○	○	○		表層
ヒトツモンミミズ	<i>Metaphire hilgendorfi</i>	○	○	○	○	○		表層
ハタケミミズ	<i>Metaphire agrestis</i>	○	○	○	○	○		表層
セグロミミズ	<i>Amyntas divergens</i>	○	○	○				地中
ユノシマミミズ	<i>Amyntas yunoshimensis</i>	○	○					表層
メガネミミズ	<i>Metaphire acincta</i>	○	○					地中
フキノクミミズ	<i>Amyntas irregularis</i>	○	○	○	○	○		表層
イロジロミミズ	<i>Amyntas phaselus</i>	○						地中
バライロツリミミズ	<i>Allolobophora rosea</i>	○						地中
ムラサキツリミミズ	<i>Dendrobaena octaedra</i>	○						表層
シマミミズ	<i>Eisenia fetida</i>	○						表層
サクラミミズ	<i>Eisenia japonica</i>	○		○	○	○		地中
フクロナシツリミミズ	<i>Bimastos parvus</i>	○			○	○		表層
クロイロツリミミズ	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	○				○		地中
ヘンイセイミミズ	<i>Amyntas heteropodus</i>		○	○	○	○	○	地中
クノミミズ	<i>Amyntas hupeiensis</i>	○	○				○	地中
ヒナフトミミズ	<i>Amyntas micronarius</i>		○	○	○	○		地中
アオキミミズ	<i>Metaphire aokii</i>			○				表層
ホソスジミミズ	<i>Metaphire striata</i>			○				表層
フツウミミズ	<i>Metaphire communissima</i>		○		○	○		表層
シーボルトミミズ	<i>Metaphire sieboldi</i>				○	○		表層
ミタマミミズ	<i>Metaphire soulensis</i>				○	○		表層
チョウミミズ	<i>Amyntas glabrus</i>						○	地中
ハワイミミズ	<i>Amyntas gracilis</i>						○	地中
チビミミズ	<i>Amyntas minimus</i>						○	地中
モリスミミズ	<i>Amyntas morrissi</i>						○	地中
ヨロイミミズ	<i>Amyntas robustus</i>						○	地中
ヤンバルオオフトミミズ	<i>Amyntas yambaruensis</i>						○	地中
アカシマフトミミズ	<i>Amyntas kunigamiensis</i>						○	表層採食地中
メキシコミミズ	<i>Metaphire californica</i>						○	表層採食地中
キクチミミズ	<i>Metaphire schmardae</i>						○	表層
	<i>Polypheretima elongata</i>						○	地中
	<i>Ocnerodrilus occidentalis</i>						○	情報無し
	<i>Dichogaster bolami</i>						○	情報無し

モニ1000のピットホール調査では、7箇所の調査地から合計75分類群のオサムシ科とホソクビゴミムシ科の甲虫が捕獲された。一方、モニ1000サイト周辺の採集記録から、それぞれの調査地付近の潜在的な分布種のリストを作成した(表(5)-1)。調査地周辺からはミミズが34種報告されていた。北海道と本州から九州にかけて広く分布する種がいる一方、沖縄のミミズ種組成は大きく異なっていることが明らかとなった。すなわち、ほとんどが地中性であり、地表性の種は少ない。また、表層採食地中性種は、本州にも別の種が分布するが、モニ1000サイトと



なった森林では、沖縄にだけ2種分布していた。

各調査地の甲虫とミミズの連結度は0.01から0.16の値をとり、温度との間に弱い負の相関関係が見られた ( $R_{adj}=0.3944$ ,  $p=0.075$ ) (図(5)-3)。各地に生息するミミズの種数は、苫小牧と与那でやや高い値が見られたが、地点間の大きな差がなく、連結度には各地の甲虫の種数の違いが影響していた。この連結度は実際にミミズが捕食されたという観察に基づくものではなく、各地においても潜在的な数値を表していると考えの方がよいが、それでも温度との負の関係が見られた点で注目し値する。地中性や、大型のヤンバルオオフトミミズのような表層採食地中性種よりも地表性種が容易に捕獲されるため、地表性甲虫の潜在的な餌としては、地表性ミミズの現存量を考える必要がある。シーボルトミミズ的生活型は不明であるが、生重が20gを越す大きなものになると、甲虫による捕獲は困難であろう。日本の温暖な地域では、地表性のミミズが少なく、地表徘徊性甲虫の餌資源が少ないことが示唆される。この原因としては、温暖な地域で落葉の分解速度が速く、ミミズに十分な資源量がなく、地表性が少ない可能性があるが、掘り取り調査の結果はこの仮説を支持しない。連結度の低さを、甲虫群集がより南の地点ではミミズへの依存度が低いと考え、地表徘徊性甲虫以外の捕食者がミミズ群集を制御している可能性が指摘できる。



図(5)-3 ミミズ-地表徘徊性甲虫群集の連結度と平均気温との関係 (右)

これまで、日本では大型土壌動物全体の現存量は南方ほど多くなることが知られていた<sup>3)</sup>が、ミミズの現存量の地理分布について詳しく比較したデータはない。モニ1000で採用されているピットホールによる地表徘徊性の無脊椎動物のモニタリングデータは、森林の物質循環に大きな影響をもつミミズとその捕食者との食物連鎖関係を簡便に検討するためにすぐれた方法であるといえる。

## (2) カマアシムシ分布データ

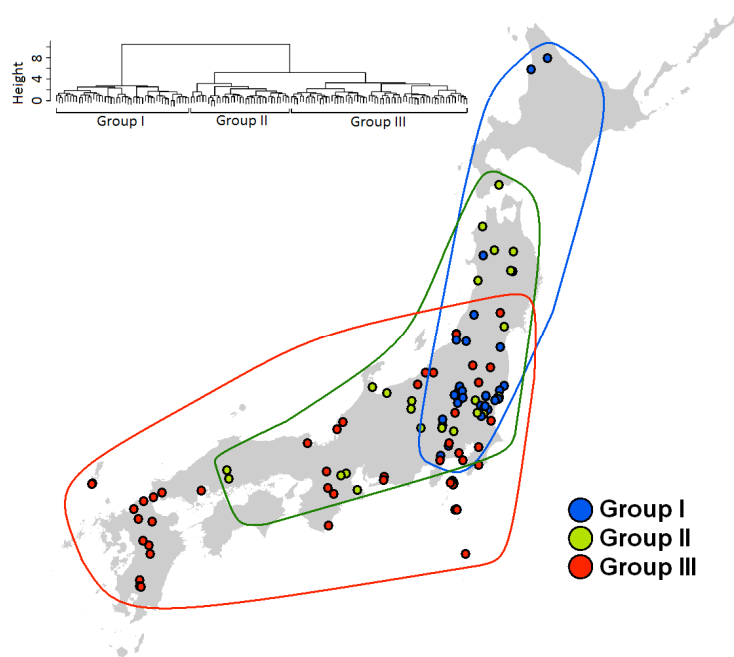
植生や標高も明記されていた3103地点、71分類群 (64種3亜種4型) の情報から合計7077種・地点の採集記録を得ることでき、ファイルメーカーのデータベースとして整理できた。琉球や対馬では面積当たりの調査努力が大きかったが、出現種数は少なく、おおむね面積が広いほど多くの種が分布していた (表(5)-2)。特に、関東と中部では他の地域より多くの種が分布していた。

表(5)-2 日本の10地域におけるカマアシムシ類分布調査状況

	Hokkaido	Tohoku	Kanto	Chubu	Kinki	Chugoku	Shikoku	Kyushu	Tsushima	Ryukyu	Total
Numbers of sampling localities	480	339	743	568	299	171	116	296	34	64	3110
Area (100km <sup>2</sup> )	846	669	324	726	273	319	183	422	7	23	3792
Ratio1 (N/Area)	0.6	0.5	2.3	0.8	1.1	0.5	0.6	0.7	4.9	2.8	
Total number of species	27	30	43	45	22	17	20	20	12	9	71
N of Exp Spe*1	27.0	32.0	46.0	47.3	32.0	17.0	27.5	20.5	12.5	9.0	
Ratio2 (N of exp species/Area)	0.03	0.05	0.14	0.07	0.12	0.05	0.15	0.05	1.79	0.39	

\* Expected number of species calculated using by Chao1

これを元に、森林で一箇所から6種以上出現した143地点の情報を用いてTwinspanでグループ分けを行い、大きく地理分布の異なる3グループを得た(図(5)-4)。グループⅠ北海道から中部日本まで、グループⅡは東北から西日本に、グループⅢは関東から西日本まで分布していた(図(5)-4)。これら3グループの分布が重なる関東から東北南部が、日本でのカマアシムシ類の多様性が高い地点であった。これらのグループの分布を環境要因と一般化線形モデルを用いて関係を見たところ、グループⅠは最高、最低気温が低い場所、グループⅡは降水量が少ないところ、そしてグループⅢは最高、最低気温が高く、降水量が多いところに見られた。また、針葉樹と広葉樹という樹種の違いは、どのグループにも影響していなかった(表(5)-3)。



図(5)-4 日本列島のカマアシムシ群集の分布。左上は、Twinspanによる群集のクラスター分け。右下は、6種以上採取された地点の3グループの分布。

表(5)-3 カマアシムシ群集3グループの分布と環境要因との関係のGLM(一般化線型)モデルによる解析。vegeN: 広葉樹、elev: 標高、te\_max: 月最高気温、te\_min: 月最低気温、preci\_an: 年間降水量。AICの変化が2までのモデルと、フルモデルを表示。

Group	No. of localities	Model	Constant	Standardized regression coefficient					AIC	ΔAIC
				vegeN	elev	te_max	te_min	preci_an		
Gr1	47	1	-0.87			-0.81	-0.59	-0.49	153.05	0.00
		2	-0.86			-1.08		-0.77	153.85	0.80
		3	-0.83			-0.55	-0.93		154.49	1.44
		4	-0.86	-0.15		-0.85	-0.53	-0.53	154.53	1.48
		5	-0.86	-0.23		-1.09		-0.78	154.62	1.56
		6	-0.87		-0.13	-0.83	-0.67	-0.48	154.82	1.76
		full	-0.86	-0.14	-0.10	-0.86	-0.60	-0.52	156.39	3.34
		null	-0.72						183.9	30.85
Gr2	35	1	-1.60					-1.49	137.78	0.00
		2	-1.60			0.19		-1.45	138.97	1.19
		3	-1.61			0.50	-0.56	-1.12	139.10	1.32
		4	-1.60		0.14			-1.46	139.32	1.55
		5	-1.60	0.12				-1.48	139.44	1.66
		6	-1.58		0.27	0.30		-1.36	139.64	1.87
		7	-1.60				-0.07	-1.46	139.71	1.93
		full	-1.60	0.16	0.17	0.55	-0.54	-1.07	141.94	4.16
null	-1.14						161.72	23.94		
Gr3	62	1	-0.50			0.75	1.83	1.13	120.56	0.00
		2	-0.50		-0.12	0.72	1.76	1.13	122.45	1.90
		3	-0.50	0.07		0.77	1.82	1.14	122.47	1.91
		full	-0.51	0.08	-0.14	0.75	1.73	1.15	124.34	3.79
		null	-0.28						198.84	78.28

カマアシムシ類は、主に土壌中の糸状菌を摂食していると考えられており、糸状菌を餌に飼育可能である。一方で、菌根菌を摂食しているとの主張もあるが、この解析のように広葉樹と針葉樹で分けた樹種との関係が強くないところから、特定の菌根菌との強い結びつきはない可能性が高い。したがって、この動物の地理分布は温度や降水量が重要であることがわかる。これまで土壌動物の地理分布については、極域から赤道のような大きな傾度での分布<sup>3)</sup>や、自然誌をもとにした地域ごとの分布解析から緯度の違いに対して種数が異なることが知られている<sup>17)</sup>。一方、日本列島のスケールで環境要因との関係を調べた研究はない。グループⅠは大陸から樺太を経て北海道、本州へと移動してきた種を含んでおり、低温に耐える特徴を持つ。一方、グループⅡ、Ⅲは朝鮮半島経由で九州、本州へと移動してきた種を含んでおり、これらの結果は、今立、中村によるこれまでの研究と一致する。グループⅡは降水量と負の、グループⅢが最高、最低気温および降水量と正の関係を持ち、本州のなかで異なる環境を利用していることがわかる。関東、本州中部でカマアシムシ類の種数が多くなっており、関東、本州中部でカマアシムシ類の種数が多くなっているのは3グループの分布が重なるためであることがわかった。

## 5. 本研究開発により得られた成果

### (1) 科学的意義

モニタリングサイト1000では、コアサイトでピットホールトラップ法により地表徘徊性の無脊椎動物のモニタリングを行っている<sup>6)</sup>。各サイトで実際に詳細な食物網関係を記述するには多大な努力が必要である。本研究で、ミミズと地表徘徊性甲虫の連結度を求めたところ、温度との間に弱いながらも負の相関がみられたことにより、地表徘徊性甲虫のモニタリングが、森林の物質循環に重要な役割を果たしているミミズの状態とモニタリングでカバーできていないトリや哺乳類といった他の捕食者の状態を指標するのに適していることを明らかに出来た。地表性甲虫の変化は、餌資源としてのミミズか、競争関係にある他の捕食者の変化を意味する。したがって、ピットホールトラップによるモニタリングは妥当な方法である。

カマアシムシは、長い歴史を経て日本列島に定着した。土壌中に生息し、地表面を積極的に移動しないので、気候変動が生じた場合に、カマアシムシは敏速に分布を変更できない動物群の代表である。カマアシムシ群集のタイプごとの分布が、気温や降水量と強い関係を持つことから、これらの生物とより移動性に富む生物、たとえば植物やカマアシムシの餌となっている糸状菌との間に従来の分布とのずれが乗じる可能性が示唆できる。また、関東が種多様性の中心であることは、過去の日本列島への侵入過程を反映していることから、生物多様性の保全に歴史的な経緯の理解が必要であることを示す新たな事例であることを明らかにできた。

## (2) 環境政策への貢献

今後、環境省、農林水産省林野庁等の生物多様性モニタリング関連の委員会等を通して、本研究で得られた知見の政策への反映を提案していくとともに、成果の広報・普及に努める。

## 6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

特に記載すべき事項はない

<査読付論文に準ずる成果発表> (「持続可能な社会・政策研究分野」の課題のみ記載可。)

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表(査読なし)>

- 1) 金子信博：地球環境学事典、総合地球環境学研究所編、東京、弘文堂. 146-147 (2010).  
「土壌動物の多様性と機能」
- 2) 金子信博：時空間情報プラットフォーム-環境情報の可視化と協働、佐土原聡編. 東京大学出版会. 92-108 (2010).  
「生態系サービス維持のための土壌生態系保全-土壌生態(第8章)」
- 3) 金子信博：めぐる(生命誌年刊号 vol.61-64)、中村桂子編、東京、新曜社. 162-172 (2010).  
「土はやっぱり生きている-土壌動物が育む土壌環境」
- 4) 金子信博：タクサ28:28-31 (2010) 「土壌のbioturbation-土壌生物の多様性と土壌構造の関係-」
- 5) 金子信博：ビオフィリア7:56-58 (2011) 「『ミミズ』と『地球温暖化』-土壌生物と地球環境問題-」.
- 6) 金子信博：「森のバランス-植物と土壌の相互作用-」丹下健、高橋正通、金子真司、荒木 誠、金子信博、佐藤保、松浦陽次郎、森下智陽、三浦覚、戸田浩人、徳地直子(編著)東海大学出版会, pp. 21-27 (2012) 「第3章 生物多様性」

**(2) 口頭発表 (学会等)**

- 1) Toyota, A., I. Tayasu, et al. (2009). Comparison of soil carbon accumulation in conifer and broad leaf forests using radiocarbon measurements. International Radiocarbon Conference, Hawaii.  
Arai, M., I. Tayasu, et al. (2010). Changes in aggregate carbon dynamics during conversion from tillage to no-tillage system revealed by radio carbon analysis. Isotope. Kyoto.
- 2) Kawaguchi, T. and N. Kaneko (2010). N:P stoichiometry and life form pattern of Japanese earthworm species. 生態学研究センターセミナースペシャル. 京都大学生態学研究センター.
- 3) 甘楽法, 金子信博, et al. (2010). 農地におけるミミズの土壤改変効果がダニ・トビムシの多様性に与える影響. 第33回日本土壤動物学会. 同志社大学、京田辺市.
- 4) 甘楽法, 金子信博, et al. (2010). 林地における土壤構造が小型節足動物と物質動態に与える影響-土壤填圧実験から-. 生物地球化学研究会島根大会. 松江.
- 5) 橋本みのり, 中村修美, et al. (2010). 土壤動物の地理分布情報および機能解析データベースの構築にむけて～カマアシムシ類のデータを用いた分布図作成～. 第33回日本土壤動物学会. 同志社大学、京田辺市.
- 6) 中森泰三, 川口達也, et al. (2011). 餌質によりシマミミズの摂食量と微量元素の生物蓄積量が変化する. 第34回日本土壤動物学会, 札幌.
- 7) 丹羽慈, 南波興之, et al. (2011). 地表徘徊性甲虫類のトップダウン・ボトムアップ制御: 北海道の落葉広葉樹林における操作実験. 第34回日本土壤動物学会.
- 8) 甘楽法, 金子信博, et al. (2011). ミミズによるニッチ構築がササラダニ群集構造に与える影響. 日本生態学会第58回大会. 札幌.
- 9) 橋本みのり, 高橋正通, et al. (2011). スギ人工林におけるミミズ土壤団粒形成量の推定. 日本生態学会第58回大会. 札幌.
- 10) 荒井見和 and 金子信博 (2011). 不耕起栽培圃場におけるミミズの土壤改変が土壤の炭素貯留に及ぼす影響. 日本生態学会第58回大会. 札幌.
- 11) Arai, M., N. Kaneko, et al. (2012). Changes in soil carbon accumulation and soil structure in the no-tillage management after conversion from conventional managements. The 5th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES), Ryukoku University, Otsu, Shiga, Japan.
- 12) Miura, T., N. Kaneko, et al. (2012). Agricultural management alters soil microbial community, hence litter decomposition: Case study of a sugarcane plantation in Lampung province, south Sumatra, Indonesia The 5th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES), Ryukoku University, Otsu, Shiga, Japan.

**(3) 出願特許**

特に記載すべき事項はない

**(4) シンポジウム、セミナーの開催 (主催のもの)**

特に記載すべき事項はない

## (5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

## (6) その他

特に記載すべき事項はない

## 8. 引用文献

- 1) 金子信博：地球環境学事典、総合地球環境学研究所編、東京、弘文堂、146-147 (2010).  
「土壌動物の多様性と機能」
- 2) 金子信博：めぐる（生命誌年刊号 vol.61-64）、中村桂子編、東京、新曜社、62-172 (2010) .  
「土はやっぱり生きているー土壌動物が育む土壌環境」
- 3) 金子信博：「土壌生態学入門」199pp (2007).
- 4) Sackett, T.E., Classen, A.T. and Sanders, N.J.: *Oikos*, 119(12), 1984-1992 (2010).  
“Linking soil food web structure to above- and belowground ecosystem processes: a meta-analysis.”
- 5) Tylianakis, J.M., Raphael K. Didham, Jordi Bascompte and David A. Wardle: *Ecology Letters*, 11(12), 1351-1363 (2008).  
“Global change and species interactions in terrestrial ecosystems.”
- 6) 環境省自然環境局生物多様性センター：(2009).  
「重要生態系監視地域モニタリング推進事業（モニタリングサイト1000）森林・草原調査第1期取りまとめ報告書」
- 7) Kaneko N, Minamiya Y, Saito M, Hashimoto M, Nishina K, Nakamura O. : *Diversity* (投稿中).  
“Biogeography and species assembly of Protura in forest soils in Japan.”
- 8) Sánchez-Moreno S, Ferris H, Young-Mathews A, Culman SW, Jackson LE.: *Soil Biology and Biochemistry* 43, 2374-2383 (2011).  
“Abundance, diversity and connectance of soil food web channels along environmental gradients in an agricultural landscape.”
- 9) 今立源太良：Edaphologia, 38: 17-26 (1988). 「ウエノカマアシムシの諸型」
- 10) Colwell, R.K., : University of Connecticut, USA (2009).  
“EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, ver.8.2.0.”
- 11) McCune, B., Mefford, M.J.: MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 1999.  
“PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.”
- 12) Hill, M.O.: Cornell University, Ithaca, New York, USA.1979.  
“TWINSPAN- a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two- way table by classification of the individuals and attributes. *Ecology and Systematics*. “
- 13) R Development Core Team: Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/> (2011)  
“R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.”
- 14) Dufrêne, M., Legendre, P.: *Ecological Monograph*, 67: 345-366 (1997).  
“Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach.”

- 15) Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P.: Springer Science+Business Media, New York, USA 2011.  
“Numerical Ecology with R.”
- 16) 気象庁 : [http://data.sokki.jmbisc.or.jp/cdrom/mesh\\_climatic\\_data/index.htm](http://data.sokki.jmbisc.or.jp/cdrom/mesh_climatic_data/index.htm)  
「メッシュ気候値2000」
- 17) Uchida T, Kaneko N, Ito MT, Futagami K, Sasaki K, Sugimoto A: *Applied Soil Ecology*, 27, 153-163 (2004).  
“Analysis of the feeding ecology of earthworms (Megascolecidae) in Japanese forests using gut content fractionation and d15N and d13C stable isotope natural abundances.”
- 18) Lilleskov, E.A., Mattson, W.J., Storer, A.J.: *Diversity and Distribution* 14: 893-904 (2008).  
“Divergent biogeography of native and introduced soil macroinvertebrates in North America north of Mexico.”



## **Large-scale Estimations of Ecosystem Functions Using Biological Indexes and Development of Eco-informatics**

Principal Investigator: HIURA Tsutomu

Institution: Field Science Center for Northern Biosphere  
Hokkaido University  
Takaoka, Tomakomai 053-0035 Japan  
Tel:+81-144-33-2171 Fax:+81-144-33-2173  
E-mail: hiura@fsc.hokudai.ac.jp

Cooperated by: National Institute for Environmental Studies, Gifu University, Tokyo University,  
Yokohama National University

[Abstract]

**Key Words:** Global warming, Litter fall, Canopy photosynthesis, Remote sensing, Data base

We revealed responses of biological traits, community structure, and ecosystem function in the forest ecosystem to environmental change focusing on 1) Evaluation of biological indexes and its response to environmental change, 2) Development of monitoring technique for canopy photosynthetic activity, 3) Development of evaluation protocols of ecosystem functions using stable isotope ratios, 4) Development of convenient remote sensing sensors, 5) Construction of the data base of soil invertebrates distribution and leaf traits. Changes in photosynthetic resource use efficiency, secondary metabolites, and litter fall of oak trees would suggest considerable ecological consequences such as herbivory, decomposition, soil fauna, and nutrient cycling in a warmer climate. We also developed some new techniques to monitor the change of ecological features and functions of forest ecosystems.

生産量

=

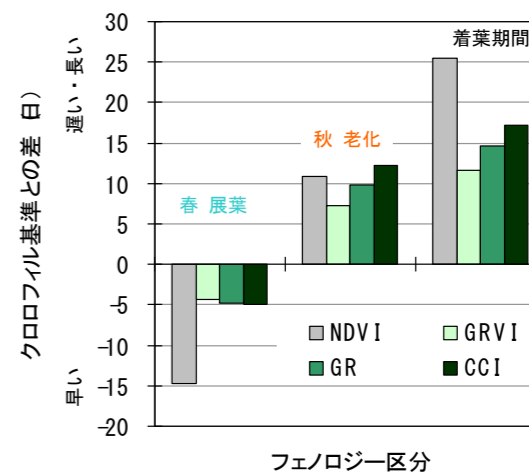
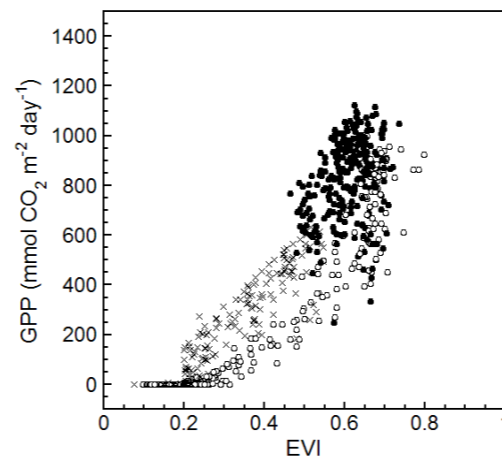
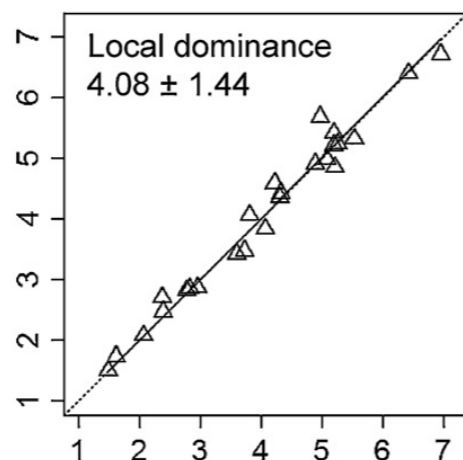
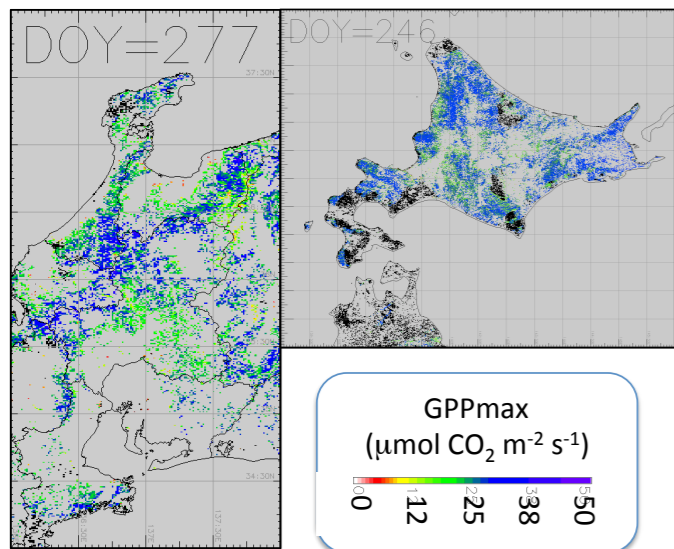
葉量

×

機能量

×

フェノロジー



生態系機能の広域評価

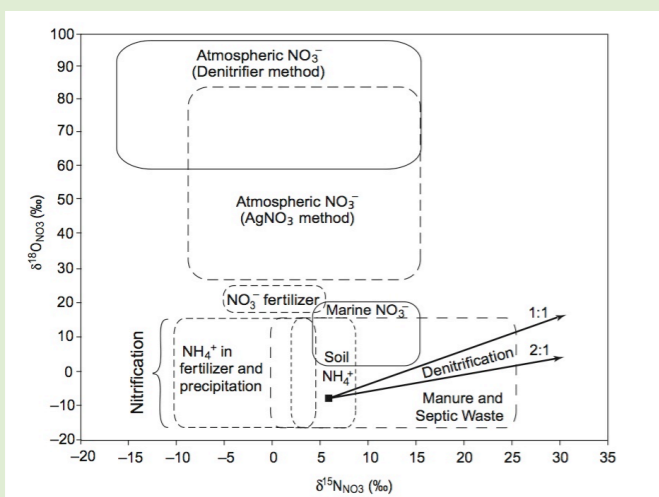
葉量推定法の開発

植生指数と  
機能量の解析

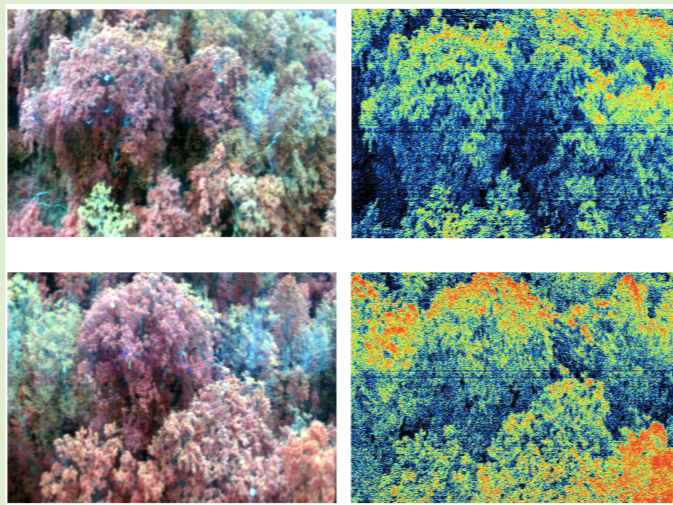
簡易カメラの開発

環境省モニ1000などのネットワーク・データベースの有効活用

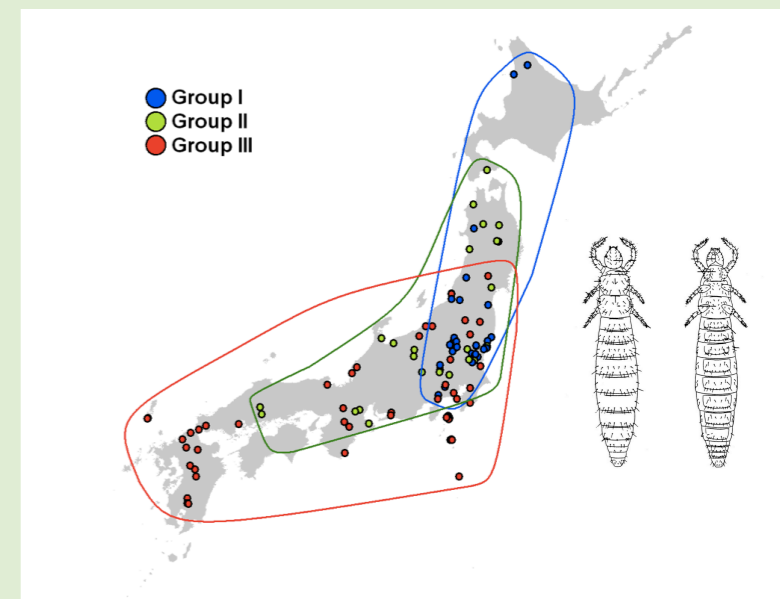
# 指標群



同位体による窒素起源の推定



大規模実験による  
温暖化応答の検出



気候変動の影響を強く受ける  
土壌動物では初のパターン発見