

Environment Research and Technology Development Fund

環境研究総合推進費 終了研究成果報告書

太陽光誘発クロロフィル蛍光による生態系光合成量推定のための包括的モデルの構築
(2RF-1601)

平成28年度～平成30年度

英文課題名

Development of the Comprehensive Simulation Model of Sun-Induced Fluorescence for Estimating the Ecosystem-level Photosynthesis

〈研究代表機関〉

国立大学法人北海道大学

〈研究分担機関〉

国立研究開発法人海洋開発研究機構

2019年5月

目次

I. 成果の概要	1
1. はじめに（研究背景等）	
2. 研究開発目的	
3. 研究開発の方法	
4. 結果及び考察	
5. 本研究により得られた主な成果	
6. 研究成果の主な発表状況	
7. 研究者略歴	
II. 成果の詳細	
II-1 個葉光合成プロセスモデルの開発 （国立大学法人北海道大学） 要旨	10
1. はじめに	
2. 研究開発目的	
3. 研究開発方法	
4. 結果及び考察	
5. 本研究により得られた成果	
6. 国際共同研究等の状況	
7. 研究成果の発表状況	
8. 引用文献	
II-2 森林放射伝達モデルの改良 （国立研究開発法人海洋研究開発機構） 要旨	21
1. はじめに	
2. 研究開発目的	
3. 研究開発方法	
4. 結果及び考察	
5. 本研究により得られた成果	
6. 国際共同研究等の状況	
7. 研究成果の発表状況	
8. 引用文献	
III. 英文Abstract	33

I. 成果の概要

課題名 2RF-1601 太陽光誘発クロロフィル蛍光による生態系光合成量のための包括的モデルの構築
 課題代表者名 加藤 知道（国立大学法人北海道大学農学研究院 准教授）

研究実施期間 平成28～30年度

累計予算額 16,983千円
 （うち平成28年度：5,757千円、平成29年度：5,757千円、平成30年度：5,469千円）
 累計予算額は、間接経費を含む。

本研究のキーワード リモートセンシング、光合成、生化学的モデル、放射伝達モデル、気候変動

研究体制

- （1）個葉光合成プロセスモデルの開発、国立大学法人北海道大学
- （2）森林放射伝達モデルの改良、国立研究開発法人海洋研究開発機構

1. はじめに（研究背景等）

陸域生態系は光合成により、温室効果ガスであるCO₂を大気から吸収しており、その時空間分布を正確に把握することは、将来の地球の気候変化を予測する上で非常に重要である。陸域生態系の光合成活動において利用されなかった光エネルギーの一部は、クロロフィル蛍光として解放される。最近では生態系の大きなスケールにおいて、地上タワー観測や衛星観測（GOSAT, GOME-2など）により、太陽光に誘発されたクロロフィル蛍光（Solar-Induced Fluorescence: SIF）と生態系光合成量との関係が大変強いことがわかってきている。また、SIFは、従来の植生指標（NDVI等）では困難であった冬期の常緑林や、生長後期の作物の光合成活性も正確に評価できるため、生態系光合成量の推定のより普遍的な指標として活用することが期待されている。

さらに、SIFは森林破壊が進んでいる発展途上国における炭素吸収源としての生態系光合成量の正確な見積もりへの利用を通じて環境政策に貢献することが期待される。また、農業分野においても干ばつ等の極端気候の作物生長に対する影響を即時的・広域的にモニタリングすることが可能であり、発展途上国における食料危機などへの対策への重要な情報を提供できる（図1）。

このようにSIFは広範囲な利用が期待できるため、各国で観測のための衛星観測が計画され、地上観測データも着々と蓄積されつつある。しかしながら、観測されたSIFによる生態系光合成機能の理解や、データ同化手法などに利用可能な生態系光合成量推定の基盤的なシミュレーションモデルの開発が遅れているのが現状である。

2. 研究開発目的

そこで本研究では、（サブテーマ1）SIFの個葉での生成・放出を取り扱う個葉光合成プロセスモデルの開発および、（サブテーマ2）SIFの個葉から生態系外・大気圏外への輸送を取り扱う3次元の森林放射伝達モデルの改良を組み合わせ、SIFを利用した包括的な生態系光合成量推定モデルを構築することを目的とする。

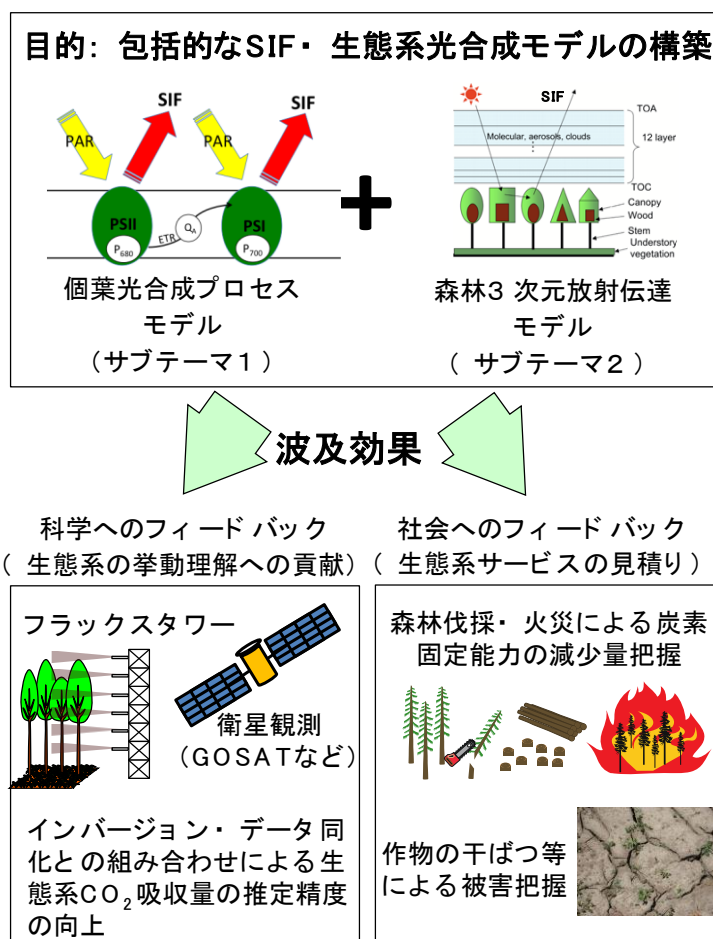


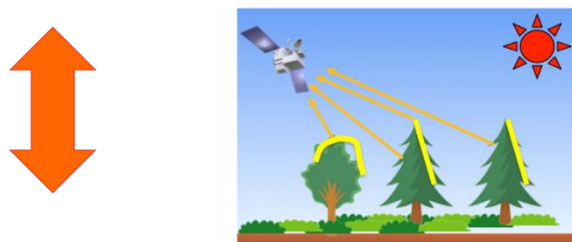
図1 本研究の目的及び波及効果

3. 研究開発の方法

(1) 個葉光合成プロセスモデルの開発

個葉レベルでのSIF放出量を求める際には、反応速度論を基にしたエネルギー収支を考えるモデルが利用される。葉によって吸収された太陽光の大部分はクロロフィルにおいて光合成(光化学)に用いられる形へ変換される。そして、残りのエネルギーは蛍光や熱などへと変換され大気へ放出される。つまり、エネルギーが各形態に変換される割合を求めることによって、吸収されてエネルギー量から蛍光量を計算することができる。これまでの研究によって、このエネルギー収支の問題は反応速度論をもとにして求められてきた。このうち、光合成、熱放散、蛍光の形態に変換される反応速度係数は、詳細に調べられてきた。しかし、それ以外の係数に関しては、個葉レベルでは調べられているが、その結果を生態系レベルにまで拡張することは困難である。つまり、長期的な環境変化に対しては従来のモデルの枠組みでは不十分であると考えられる。そこで、本研究ではPRIと呼ばれる分光植生指標を用いることで、環境パラメータの変化に対応してパラメータ値が変化するようにモデルを改良した。そして、サブテーマ(2)で開発された3次元放射伝達モデル(FLiES)に開発した個葉モデルのプロセスを組み込んだ新たなモデル(FLiES-SIF)によって個葉から放出されたSIFが植物群落の上端からキャノピー外に射出される過程を計算する(図2)。このモデルの統合によって、野外観測データを用いて長期的なSIF放出量の推定精度を向上させることができる。モデルの妥当性に関しては、岐阜県高山市における針葉樹林サイト(TKYサイト)で観測された環境データをモデルに入力し過去の観測データに即したSIF放出量の日変化や季節変化との比較によって調べる。

植物群落の上端からキャノピー外に射出される
クロロフィル蛍光の分光放射輝度 (760~780nm)
(単位 = $\text{mW m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ str}^{-1}$)



個葉の光合成モデルの蛍光収率から算出される
クロロフィル蛍光
(単位 = mW m^{-2} , フラックス密度)

図 2 本研究における開発モデルの概要

さらに、開発したFLiES-SIFを応用することで生態系レベルの総一次生産量(Gross Primary Production: GPP)量の推定を試みる。FLiES-SIFでは、空間を3次元の正方格子状に区切って、各座標単位での吸収光合成有効放射(Absorbed Photosynthetically Active Radiation: APAR)の量を計算することができる。このAPARの値を光合成量計算モデルに代入することにより各座標で発生するGPP量を計算し、その合計が生態系レベルでとなる。このように、FLiES-SIFはSIF放出量の推定を行うとともに、生態系レベルでのGPP量を推定するためのシミュレーションのアルゴリズム開発を行う。

(2) 森林放射伝達モデルの改良

森林などの群落から衛星観測方向に射出されるSIFは、1枚の葉面からの成分とは異なり多数の葉群からなる森林群落の構造の影響を受けるほか、現在衛星リモートセンシングで測定される近赤外線(760nm付近)のSIFは、葉面から射出されたのちに隣接する葉群で多重反射された成分を含む。このため、実際に森林群落から射出され衛星で観測されるSIFと日向や日陰を含む個葉のSIF(及び光合成活性)の関係を理論的に説明するためのモデル(放射伝達モデル)が必要不可欠である。本サブテーマでは、上記の素過程を考慮するSIFの放射伝達モデルを可視・近赤外の太陽光反射の放射伝達モデルとして開発された放射伝達モデルをベースに開発する。そして、3次元モデルによるSIFの再現性を感度解析で明らかにする。岐阜県高山市の観測サイトのデータとの比較を通じてモデルの検証を実施する。

4. 結果及び考察

(1) 個葉光合成プロセスモデルの開発

本研究で新たに求めた速度係数は光合成有効放射量の変化に対して、従来のモデルで用いられるものと同様の性質を持つことがわかった。そのため、先行研究のものと同様の性質を持ちながら、野外観測で得られたデータに対応してパラメータ値を変化させることが可能であるため、より一般に扱いやすいモデルに拡張することができた。さらに、サブテーマ(2)で開発された3次元放射伝達モデルである

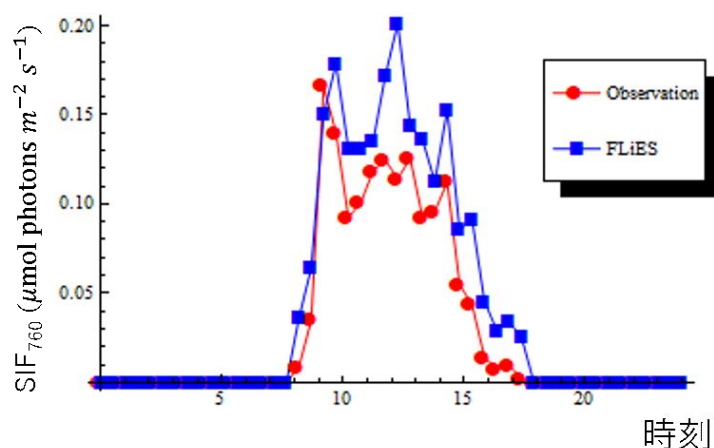


図 3 SIF 放出量の日変化の計算結果と観測データ (2006 年 9 月 16 日)

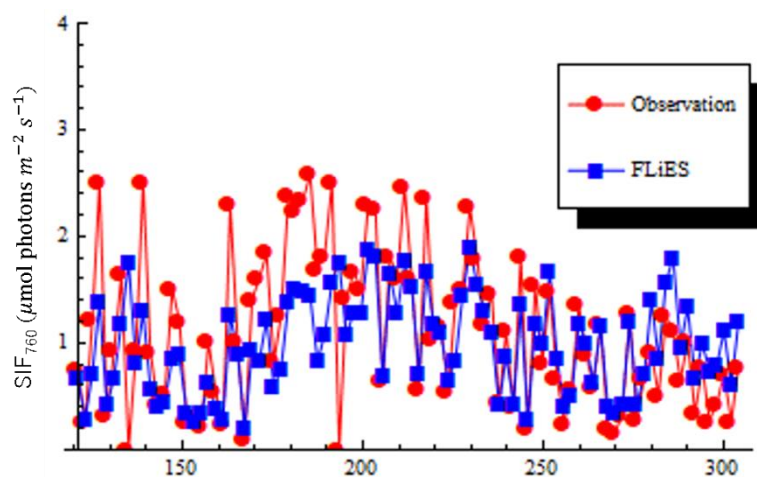


図 4 開発モデルの計算結果と観測データの比較 (SIF 放射量の季節変化、2006 年)

FLiESに統合することで個葉から放出されたSIFが樹冠内部で散乱を繰り返し、樹冠上端から放出されるSIFの観測量を計算することができる。結果として、モデルの結果と観測結果は同様の日変化を示しており、推定精度が高いことがわかった(図3)。特に朝から昼にかけて日射が強くなるにしたがって量子収率は減少し、日射が最も強くなる正午付近で一度光合成速度が落ちており、強光阻害の影響を示唆している。2006年の正午SIF放出量(11-14時平均)は、モデルと観測が同様の傾向を示している(図4)。また、春から夏にかけて蛍光収率が上昇しており、これは葉の成長によってクロロフィル濃度などが増加することで光合成量が上昇し、それに伴って放出される蛍光量が上昇するためであると考えられる。このように、従来のモデルを応用することでフラクスタワーにおいて観測されたデータから、環境変化に対応した長い時間スケールにおけるSIFの変化を調べることができた。しかし、春や秋にモデルの結果と観測結果の差異が大きくなっている。これは新緑展開や紅葉に際して、樹木には多くの葉が存在しているにもかかわらず、その光合成能力が低い時期であり、モデルへの入力LAI(葉面積指数)が、葉の光合成能力低下を考慮していないため、吸収できる光の量であるAPARを実際の値よりも高く見積もっていることによると考えられる。今後は、このLAIなどの入力値を季節に対して最適化することで、モデルの推定精度を向上させる必要がある。

また、開発モデルであるFLiES-SIFを用いることで、生態系レベルでのGPP量を推定することができた

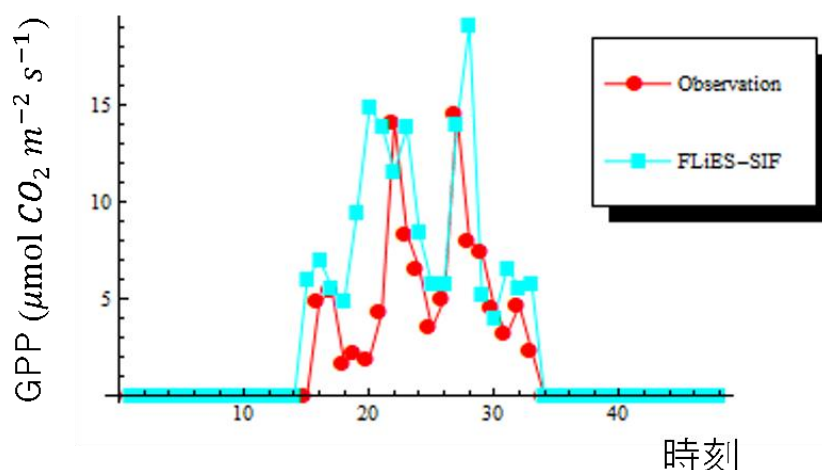


図 5 FLiES-SIF による GPP 量の推定 (2006 年 9 月 16 日の日変化)

(図4)。計算のプロセスは次の通りである。①FLiES-SIFを用いて計算した各座標のAPARの値を求める。②APARと個葉モデルを用いて量子収率を計算する。③量子収率から生態系レベルのGPP量を推定する。こ

のようにSIFを用いてパラメータ調整を行うことで、結果としてGPP量の計算精度を向上させることができた。今後の課題としては、春先や紅葉時期などの光合成能力が低い時期に対応したパラメータ値の調整を行う必要がある。さらに、個葉モデルによるSIF推定量に関してもさらなる改善が必要と考えられる。実際に現在は観測されたPRIの値から個葉ごとのPRIの値を推定して外挿して計算を行っているが、その推定精度はあまり高くない。そこで、そのようなパラメータ値をすべてFLiES-SIF内で計算できるように改良することで、さらなる推定精度の向上が図れると考えられる。

(2) 森林放射伝達モデルの改良

本サブテーマでは衛星観測SIFと個葉の光合成活性を結びつけるための3次元森林SIF放射伝達モデルを開発した。開発したモデルはモンテカルロ・レイトレーシング法をもとに構築されており、個葉から射出された蛍光が林内で他の葉群への散乱を繰り返した後に樹冠上端から射出される効果（多重散乱成分）の寄与をバイアス誤差なしに計算できるものになっている。また、開発モデルは、様々な3次元の森林構造の要素をモデル内に再現できる構造となっている。開発したモデルの感度解析を実施した結果、現実の森林景観を1次元の平板層のように単純化すると樹冠SIFを過大評価することが明らかとなった。特に、葉面積指数が3.5程度の中程度の密度の落葉林を対象とした場合、1次元の平板層のモデルではSIFが最大で43%程度過大評価される可能性があることが示され（図6）、正確な樹冠SIFの見積もりには現実に近い森林景観で蛍光の散乱・吸収過程をシミュレーションする必要があることが明らかとなった。また、岐阜県高山の落葉広葉樹林サイトでのモデル精度検証の結果から、現場の状況に合わせて森林景観を適切に設定することで入射光に強く律速される条件の樹冠SIFが開発した放射伝達モデルによって計算できることが示された。開発したモデルはサブテーマ1で開発された個葉レベルのモデルと統合された。

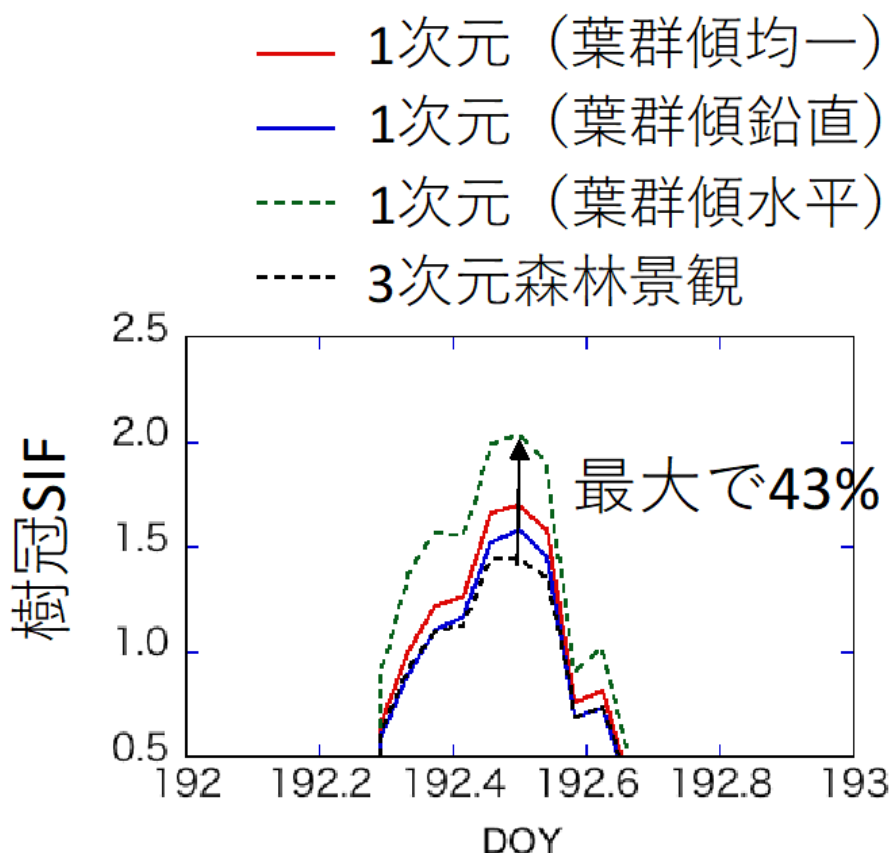


図 4 1次元の平板層と開発した3次元放射伝達モデルによる快晴時の樹冠SIFの日変化の比較。

5. 本研究により得られた主な成果

(1)科学的意義

従来の個葉クロロフィル蛍光のモデルでは、個葉ごとの観測値から推定されるパラメータ値を用いて計算を行っていたため、野外観測のデータを直接当てはめると推定精度が低下すると考えられる。しかし、今回行ったモデルの改良で推定精度の向上が見込まれ、GOSATやGOSAT-2の観測データをより有効に活用できるように改善することができた。

さらに、本研究では、衛星観測SIFと個葉の光合成活性を結びつけるための3次元森林SIF放射伝達モデルを開発した。研究の先行する欧米などでもSIFの放射モデルの開発は進められてきたが、本研究の開始当初、森林群落を3次元で記述できる詳細モデルは本モデルのみであった。その後、フランスでもDART-SIFと呼ばれる3次元モデルが近年開発されており、現時点ではSIFの3次元放射計算が行えるモデルは、DART-SIFとFLiES-SIFの2モデルである。こうしたモデルは、衛星SIFプロダクトの高度解釈には欠かせないツールであり、今後GOSAT、GOSAT-2を含む衛星SIFプロダクトの解釈に役立てられることが期待される。

そして、個葉プロセスモデルと3次元森林SIF放射伝達モデルと組み合わせることで、長期的に蓄積されている野外観測データを活用して、蛍光量から光合成量の推定を行うためのアルゴリズムを開発することができた。この結果のさらなる発展によって、今後の環境変動に対する陸域生態系における炭素収支を予測するためのシステムの予測精度の向上に貢献することが期待できる。

(2)環境政策への貢献

<行政が既に活用した成果>

平成28年9月と平成29年2月に国立環境研究所が環境省の委託業務として実施した「次世代型温室効果ガス観測衛星に関する検討研究会」に研究協力の形で出席し、次期GOSAT計画におけるクロロフィル蛍光データ利用の意義や観測に求められる時間空間分解能についての意見を述べるとともに、衛星による蛍光観測値と全球の光合成量（GPP）を放射モデルでメカニスティックに結びつけることの重要性を説明した。また、平成28年9月に環境省主催の「GOSATに関する専門家会合」に出席し、GOSAT/GOSAT2のクロロフィル蛍光観測データのクオリティーコントロールなど、衛星データ解釈のための開発中のモデル活用について説明した。

<行政が活用することが見込まれる成果>

開発したモデルは、環境省などが主導する温室効果ガス観測技術衛星GOSAT-2のSIFプロダクトのデータ解釈やデータ同化のサブモジュールとして活用されることが見込まれる。

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) Köhler, P., Guanter, L., Kobayashi, H., Walther, S., & Yang, W. (2018). Assessing the potential of sun-induced fluorescence and the canopy scattering coefficient to track large-scale vegetation dynamics in Amazon forests. *Remote Sensing of Environment*, 204, 769–785.

<査読付論文に準ずる成果発表>

- 1) コラム「宇宙から植物の蛍光をモニタリングする ～地球観測新時代の幕開け～」，サイエンス誌に載った日本人研究者2016, American Association for the Advancement of Science (AAAS), p25.
- 2) 小林秀樹：Blue Earth 151 (2017) p28-31, “地球環境にまつわる地図のはなし～3次元地図とは？植物の発する光の世界地図とは？”

(2)主な口頭発表(学会等)

- 1) 小林秀樹、Wei Yang：日本リモートセンシング学会秋季学術講演会（2016）

「様々な個葉モデルに対応可能な樹冠スケールの太陽光誘起クロロフィル蛍光モデルの開発」

- 2) 加藤知道、辻本克斗、奈佐原顕郎、秋津朋子、浅沼順、小野圭介、宮田明：日本リモートセンシング学会秋季学術講演会（2016）
「SIFの地上観測 - 農地・森林での例」
- 3) T. Kato: International Conference on Agricultural Biodiversity and Sustainability 2016, 2016
“Detection of ecosystem-level photosynthesis by Sun-Induced Chlorophyll Fluorescence in rice paddy field”
- 4) T. Kato: 2nd International Forum on Global Food Resources: New Models for Research, Education and Human Resource Development, 2016
“Sun-induced fluorescence measurement for real-time detecting of ecosystem-scale photosynthesis in crop field”
- 5) H. Kobayashi, T. Kato, Y. Saitoh, H. Noda, K. Hikosaka, K. Ichii, K. N. Nasahara: AGU fall meeting 2016, 2016
“An Integrative Observing and Modeling Approach for the Physiological Understanding of Sun-Induced Chlorophyll Fluorescence in Japan”
- 6) T. Kato, K. Tsujimoto, K. Nishida Nasahara, T. Akitsu, S. Murayama, H. Noda, H. Muraoka: AGU fall meeting 2016, 2016
“Detection of upward and downward Solar-induced chlorophyll fluorescence emissions at the forest floor in a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Japan”
- 7) Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Kenlo Nishida Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki Noda and Hiroyuki Muraoka: American Geophysical Union 2016 Fall Meeting, San Francisco, USA, 2016
“Detection of upward and downward Solar-induced chlorophyll fluorescence emissions at the forest floor in a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Japan”
- 8) 加藤知道、辻本克斗、酒井祐慎、小林秀樹、斎藤琢、村岡裕由、奈佐原顕郎、秋津朋子、永井信、三枝信子、村山昌平：第1回流域圏保全推進セミナー（2017）
「冷温帯林における太陽光誘起クロロフィル蛍光を利用した光合成機能推定」
- 9) 小林秀樹：日本生態学会第64回大会（2017）
「生態系リモートセンシングの視点から ～温室効果ガス観測衛星の環境科学への貢献と将来の展望～」
- 10) 加藤知道：第1回流域圏保全推進セミナー（2017）
「冷温帯林における太陽光誘起クロロフィル蛍光を利用した光合成機能推定」
- 11) 酒井祐慎、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由：日本地球惑星科学連合2017年大会（2017）
「Analysis of the relationship between the GPP and SIF from remote sensing data using theoretical model」
- 12) 加藤知道、辻本克斗、酒井祐慎、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由：日本地球惑星科学連合2017年大会（2017）
「冷温帯落葉広葉林における太陽光誘起クロロフィル蛍光の層別上下方向の観測」
- 13) Tomomichi Kato, Yuma Sakai, Katsuto Tsujimoto, Kenlo N. Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki Noda, Hiroyuki Muraoka: Joint conference of AsiaFlux Workshop 2017 and the 15th Anniversary Celebration of ChinaFLUX, Beijing International Convention Center, Beijing, China, 2017
“Directional partitioning of vertical Solar-Induced Fluorescence emissions for estimating ecosystem photosynthesis in a deciduous broad-leaf forest in Japan”
- 14) Yuma Sakai, Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Hideki Kobayashi, Kenlo Nasahara, Tomoko

- Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki M Noda, Hiroyuki Muraoka : Potsdam Greenhouse Gas Workshop From Photosystems to Ecosystems, Potsdam Institute for Climatology, Potsdam, Germany, 2017
 “Estimation of GPP with SIF based on flux tower measurement data using a theoretical model”
- 15) Tomomichi Kato, Yuma Sakai, Katsuto Tsujimoto, Kenlo Nishida Nasahara, Tomoko Akitsu, Hideki Kobayashi, Shin Nagai, Keisuke Ono, Taku M. Saitoh, Hiroyuki Muraoka, Hibiki M Noda, Yoshiyuki Takahashi, Shohei Murayama : Potsdam Greenhouse Gas Workshop From Photosystems to Ecosystems, Potsdam Institute for Climatology, Potsdam, Germany, 2017
 “Ground network of SIF based on eddy flux and spectral measurement tower in Japan”
- 16) 酒井佑慎、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : n日本数理生物学会 (2017)
 「太陽光誘発クロロフィル蛍光による生態系光合成量の推定」
- 17) 酒井佑慎、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : Japan Flux (2018)
 「シミュレーションモデルによる生態系光合成量の推定」
- 18) Yuma Sakai, Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Hideki Kobayashi, Kenlo Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki M Noda, Hiroyuki Muraoka : 2nd International symposium of river basin studies -towards the interdisciplinary study of the sustainable utilization and management of river basin systems-, Gifu, Japan (2018)
 “Structuring of the simulation model to estimate the GPP from SIF”
- 19) 酒井佑慎、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : 日本地球惑星科学連合2018年大会 (2018)
 「The simulation model of energy partition in leaf scale to estimate GPP from SIF」
- 20) Yuma Sakai, Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Hideki Kobayashi, Kenlo Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki M Noda, Hiroyuki Muraoka, American Geophysical Union Fall Meeting, Washington D.C, USA, 2018
 “Constructing the simulation model to estimate the SIF using remote sensing data”
- 21) Tomomichi Kato, Yuma Sakai, Katsuto Tsujimoto, Kenlo Nishida Nasahara, Tomoko Akitsu, Hideki Kobayashi, Shin Nagai, Keisuke Ono, Taku M. Saitoh, Hiroyuki Muraoka, Hibiki M Noda, Yoshiyuki Takahashi, Shohei Murayama, American Geophysical Union Fall Meeting, Washington D.C, USA, 2018
 “Bottom-up and top-down approach investigations on solar induced fluorescence for estimating the photosynthesis at ecosystem scale by both ground-based measurement and modeling”

7. 研究者略歴

研究代表者

加藤 知道

北海道大学農学部卒業、鳥取大学修士課程農学研究科修了、筑波大学大学院生物科学研究科修了、博士(理学)、海洋研究開発機構ポスドクトラル研究員及び研究員、英国ブリストル大学地球科学科客員研究員(日本学術振興会・海外特別研究員)、フランス国立気候・環境科学研究所ポスドクトラル研究員、現在、北海道大学大学院農学研究院准教授

研究分担者

1) 小林 秀樹

東京理科大学理学部卒業、東京工業大学大学院総合理工学研究科修了、博士(工学)、海洋研究開発機構ポスドクトラル研究員及び研究員、米国カリフォルニア大学バークレー校環境科学管理政策学部

ポスドクトラル研究員（日本学術振興会・海外特別研究員）、現在、海洋研究開発機構主任研究員

II. 成果の詳細

II-1 個葉光合成プロセスモデルの開発

国立大学法人北海道大学
農学研究院

加藤知道

〈研究協力者〉 酒井佑慎 （平成28-30年度）

平成28～30年度累計予算額：12,151千円

（うち平成28年度：4,119千円、平成29年度：4,119千円、平成30年度：3,913千円）

累計予算額は、間接経費を含む。

【要旨】

陸域生態系において、植物は大気中の二酸化炭素と太陽光エネルギーによって光合成をおこなう。その吸収された太陽光のうち光合成で利用されなかったエネルギーの一部がクロロフィル蛍光として放出される。最近の研究で、この太陽光誘発クロロフィル蛍光と生態系光合成量との相関が非常に高いことがわかってきている。つまりクロロフィル蛍光を用いることで二酸化炭素吸収源としての生態系の貢献度を知ることができるかと期待される、その関係性を調べるための基礎的なシミュレーションモデルの開発が必要とされている。

そこで、本研究では個葉レベルでの蛍光放出量を推定するためのプロセスモデルを野外の観測データを適用するために従来のモデルの改良を行う。さらに、樹冠内での散乱現象を考慮した3次元放射伝達モデルを組み合わせることで生態系レベルの蛍光放出量を計算するためのモデルへと拡張する。そして、開発したモデルの精度を検証するために、高山サイトにおける観測データを用いたシミュレーション結果と実際の観測データの比較を行う。結果として、モデルの結果は観測データの日変化や季節変化をおおむね一致することが分かった。さらに、今回開発したモデルは従来のモデルと比較しても精度の改善が見込まれる。しかし、春先や紅葉の時期など光合成能力が低いと考えられる時期に関しては差異が大きいと、パラメータの最適化などさらなるモデルの改善が必要である。

【キーワード】

リモートセンシング、光合成、生化学的モデル、炭素循環、気候変動

1. はじめに

陸域生態系は光合成により、温室効果ガスであるCO₂を大気から吸収しており、その時空間分布を正確に把握することは、将来の地球の気候変化を予測する上で非常に重要である。光合成で利用されなかった光エネルギーの一部を、クロロフィル蛍光として解放される。最近では生態系の大きなスケールにおいて、地上タワー観測や衛星観測（GOSAT, GOME-2）により、太陽光に誘発されたクロロフィル蛍光（Solar-Induced Fluorescence :SIF）と生態系光合成量との相関が非常に高いことがわかってきている^{(1, (2), (3))}。しかし一方で、この観測されたSIFによる生態系光合成機能の理解や、データ同化手法などによる生態系光合成量の推定精度の向上を図るための基礎的なシミュレーションモデルの開発が必要とされている。

2. 研究開発目的

個葉レベルでの蛍光放出量の推定には、反応速度論を基にしたエネルギー収量を計算するモデルが用いられる。これまでの研究では、野外や実験室内で個葉に対してPAM法を用いて蛍光収率を計算するためのパラメータ値を測定することで精度の高い計算を行ってきた⁽⁴⁾。しかし、この手法は対象に接近した

状態での観測しかできないために、短い時間スケールや狭い空間スケールにおける温度や光強度の変化に対する応答は検出できるが、長い時間スケールや広い空間スケールでの環境変化によるパラメータ値の変動を観測することが困難である。つまり、衛星や地上タワーなどによる長期的な観測データを用いた日変化や季節変化などを計算する場合には精度が低くなると考えられる。そこで、本研究では個葉蛍光モデルにおけるパラメータ値を、野外で観測可能な植生指標を用いて再設定する。また、野外での観測においては、植物群落の構造や群落内部での反射など、空間的な要素によって測定値は大きな影響を受けるため、エネルギー収支のみを考えた個葉モデルだけでは不十分である。そこで、個葉モデルをサブテーマ(2)で開発された3次元放射伝達モデルに組み込み、岐阜県高山市の落葉針葉樹林(TKYサイト)における観測値を用いて開発したモデルの精度検証を行った。

3. 研究開発方法

3.1 個葉モデルの概要

個葉レベルでのSIF放出量を求める際には、反応速度論を基にしたエネルギー収支を考えるモデルが適用される。葉によって吸収された太陽光の大部分はクロロフィルにおいて光合成(光化学)に用いられる形へ変換される。そして、残りのエネルギーは蛍光や熱などへと変換され大気に放出される。つまり、吸収されたエネルギーが各形態に変換される確率(収率) ϕ の間には以下のような関係がある。

$$\phi_p + \phi_f + \phi_d + \phi_n = 1 \quad (1-1)$$

ここで、添え字のpは光化学、fは蛍光、dは熱、nはそれ以外の形態を意味している。SIFの放出量は吸収光合成有効放射量(aPAR: absorbed PAR)と蛍光収率 ϕ_f を用いて以下のように表される。

$$\text{SIF} = \phi_f \cdot \text{aPAR} \quad (1-2)$$

さらに各形態の反応速度係数Kを用いると蛍光と光合成に利用されるエネルギーの収量は以下のように表現できる。

$$\phi_f = \frac{K_f}{K_p + K_f + K_d + K_n}, \quad \phi_p = \frac{K_p}{K_p + K_f + K_d + K_n} \quad (1-3)$$

つまり、各形態の反応速度係数を求めることで蛍光の収量を推定することが可能である。ここで、個葉から放出されるSIFの量を推定するに必要な速度係数の値は先行研究から以下のように求めることができる。

3.1-1 蛍光に変換される速度係数 K_f

葉で吸収されたエネルギーが蛍光に変換される反応速度係数 K_f は以下の式から求められる。

$$K_f = \frac{1}{\tau_0} \quad (1-4)$$

ここで、 τ_0 は蛍光寿命であり、一般的に約20nsであると知られている(つまり $K_f \approx 0.05$)。

表 (1)-1 モデルで用いる記号

記号	意味
ϕ	収率
K	反応速度係数
p	光化学(光合成)
f	クロロフィル蛍光
d	熱放散
n	そのほかの形態

3.1-2 熱放散に変換される速度係数 K_d

熱収支に関する速度係数 K_d はVan der tol et al. 2014における室内実験により以下のように求められる。

$$K_d = \text{Max}(0.0301 T + 0.0773, 0.8738) \quad (1-5)$$

3.1-3 光化学に変換される速度係数 K_p

光化学の速度定数 K_p は、式(1-3)を変形することにより以下のように表される。

$$K_p = \frac{\phi_p}{1 - \phi_p} (K_f + K_d + K_n) \quad (1-6)$$

ここで、光合成の収量である ϕ_p はFarquharの光合成モデル⁴⁾から以下のように求めることができる。

$$\phi_p = 4 \frac{J_v(C_i + 2\Gamma)}{J_e(C_i - \Gamma)} \quad (1-7)$$

ここで、 C_i は葉緑体 CO_2 分圧、 Γ は CO_2 補償点、 J_e は電子伝達速度、 J_v は光-光合成曲線から求められる光合成速度である。

3.1-4 その他の形態に変換される速度係数 K_n

Van der tol et al. 2014において、速度係数 K_n の値は、PAM法と呼ばれる蛍光の測定方法を用いた結果から光化学収量(ϕ_p)とその最大値(ϕ_{p0})を用いて

$$K_n = \frac{K_{n0}(1 + \beta)x^\alpha}{\beta + x^\alpha}, \text{ where } x = 1 - \frac{\phi_p}{\phi_{p0}} \quad (1-8)$$

という式で求められる。ここで、 α, β は実験データに基づいて求められるフィッティングパラメータで、

$K_{n0} := \lim_{aPAR \rightarrow \infty} K_n$ である。この式(1-8)では照射照度の変化に対する蛍光収量の変化を求めることはでき

るが、クロロフィル濃度の変化などの葉の生理的な変化による蛍光収量の変化に対応することができない。そのため、季節の変化を求める際には別のパラメータを用いる必要があると考えられる。そこで本研究では、PRI(Photochemical Reflectance Index)と呼ばれる分光植生指標を用いることで、葉の状態変化に対応したパラメータの再設定を行う。

3.2 3次元放射伝達モデル(FLiES-SIF)によるシミュレーション

個葉レベルでの蛍光収量はエネルギー収支の問題を解くことにより求めることができた。しかし、野外における観測においては、葉の角度による太陽光エネルギー吸収割合の違いや、樹冠内での散乱過程における他の葉による再吸収などの放射伝達過程を考慮する必要があり、実際に観測されるSIFは葉から放出されたものの一部である。つまり、個葉レベルのSIFから生態系レベルのSIFにスケールアップするためには、空間的な要素の導入が不可欠であると考えられる。そこで、個葉モデルによって求められた蛍光収量を、サブテーマ(2)でパラメータ調整された3次元放射伝達モデルであるFLiES-SIFに組み込み、個葉から放出されるSIFの樹冠内での放射伝達過程を導入することで個葉から放出されたSIFから生態系レベルで放出されるSIFを計算するための拡張を行うことができる。FLiES-SIFでは、光の粒子を単位としたRay-tracing simulationとモンテカルロ法によるサンプリングでSIF放出量の計算を行っている。各光の粒子の到達点において、その地点でのエネルギーの吸収量は葉の角度によって決まる。つまり、SIF

の計算に必要なパラメータであるaPARの値を個葉ごとにサンプリングすることが可能となる。このaPARの値を用いて個葉モデルを計算し、放射伝達モデルによって個葉から表出されたSIFが樹冠内部での散乱を繰り返し最終的に樹冠上端から放出されるSIFの総量を計算することができる。そして、TKYサイトで観測されたLAI、PAR、気温などをこの統合モデルに入力することで、過去の観測データに即したSIF放出量の日変化や季節変化を再現する。

3.3 FLiES-SIFを用いた生態系レベルのGPP量の計算

FLiES-SIFでは、仮想林分を3次元格子状の空間に区切り、各座標単位での光合成効率を計算することができる。この特徴を生かし、FLiESとFarquharモデル⁶と呼ばれる光合成量計算モデルを組み合わせることで各座標におけるGPP量を計算することが可能となり、それを合計することによって生態系レベルでのGPPを推定することができる。本研究では、Farquharモデルに対して、植物個体群全体を一つの葉と仮定し単純化するBig-leafモデルと呼ばれる手法と3次元的な空間構造を考慮したFLiESの両方の手法による計算結果を比較し、FLiESの有用性を確かめる。さらに、Farquharモデルの重要なパラメータの一つである電子伝達速度をSIF放射量を用いて近似的に求める。それにより、陸域生態系での炭素循環の推定におけるSIF観測量の有用性を調べる。

4. 結果及び考察

4.1 パラメータの再設定

本研究では、野外観測データに対応してパラメータ値を調整できるようにするためにPRIと呼ばれる分光植生指標を用いる。PRIは531nmと570nmの波長を用いて以下のように求めることができる。

$$PRI = \frac{R_{531} - R_{570}}{R_{531} + R_{570}} \quad (R_{\lambda}; \text{波長}\lambda\text{の反射率}) \quad (1-9)$$

ここで、各速度係数と非光化学クエンチング(NPQ : Non Photochemical Quenching)の間には以下のような関係があることが知られている。

$$K_n = (K_f + K_n) \cdot NPQ \quad (1-10)$$

さらに、このNPQはPRIと相関関係があると考えられており、仮に、

$$NPQ := a \cdot PRI + \beta \quad (1-11)$$

とし $\lim_{aPAR \rightarrow 0} PRI =: PRI_0$ とおくと、暗所では $K_n \rightarrow 0$ となるため、 $\lim_{aPAR \rightarrow 0} NPQ = 0$ となる。つまり、暗所でのPRI

の値を $\lim_{aPAR \rightarrow 0} PRI =: PRI_0$ と置くとNPQは、

$$NPQ = a (PRI - PRI_0) \quad (1-12)$$

と表すことができる。ここで、 $\lim_{aPAR \rightarrow \infty} PRI =: PRI_{min}$ とおくと、Merier et al. 2015⁶より、

$$PRI_0 = \frac{PRI - PRI_{min} \cdot \text{erf}}{1 - \text{erf}} \quad (1-13a)$$

$$\text{erf} := \text{Erf}\left(\frac{\text{aPAR}(t)}{\text{aPAR}_{\text{sat}}}\right) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^{\frac{\text{aPAR}(t)}{\text{aPAR}_{\text{sat}}}} e^{-x^2} dx \quad (1-13b)$$

となる。以上の式をまとめるとNPQの値は以下のように求められる。

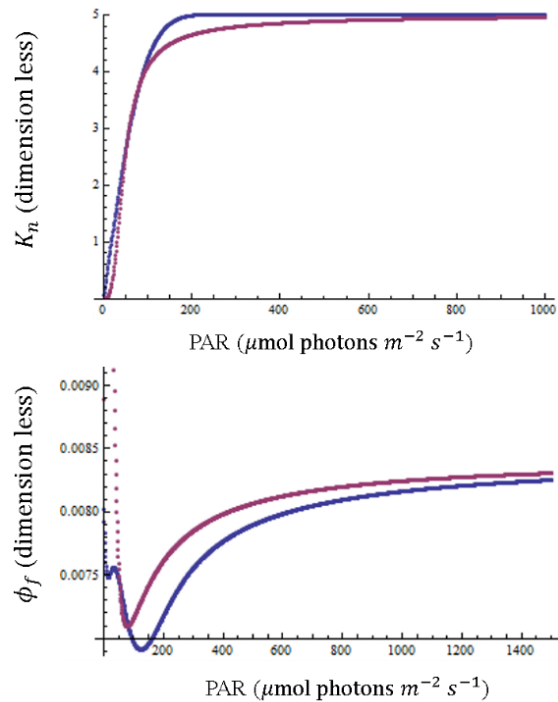
$$\text{NPQ} = \alpha (\text{PRI} - \text{PRI}_{\min}) \frac{\text{erf}}{1 - \text{erf}} \quad (1-14)$$

ここで、 aPAR_{sat} はPRIが飽和するaPARの値であり、 PRI_0 や $\text{PRI}_{\min}$ 、 aPAR_{sat} の値は葉の状態に依存して変化する(日変化はしない)。また、 K_n の最大値を K_{n0} とすると、

$$\alpha = \frac{K_{n0}}{K_f + K_d} (\text{PRI}_{\min} - \text{PRI}_0) \quad (1-15)$$

となり、PRIの値から K_n の値を求めることができる。

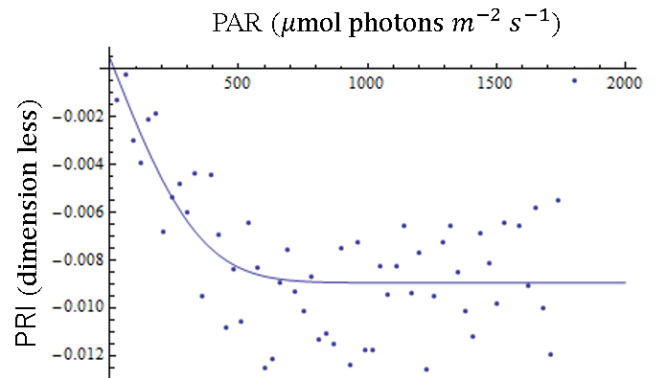
図(1)-1は、従来のモデルで用いられる K_n の値とPRIを用いて求められた K_n の値を比較したものである。この図から本研究で新たに求めた K_n の値はaPARの変化に対して、従来のモデルで用いられるものと同様の性質を持つことがわかる。そのため、この K_n を用いて求めた ϕ_f の値も先行研究のものと同様の性質を示しながら、野外観測で得られたデータに対応してパラメータ値を変化させることが可能であるため、より一般に扱いやすいモデルになっていると考えられる。以上の結果からすべての形態への速度係数の値を求めることができ、SIFの収量の計算が可能となる。



図(1)-1 反応速度係数 K_n と蛍光収量 ϕ_f の比較。赤線：従来のモデル 青線：開発モデル

4.2 FLiES-SIFによる生態系レベルのSIF放出量シミュレーション

これまでに求めた個葉モデルをFLiESに統合することで個葉から放出されたSIFが樹冠内部で散乱を繰り返し、樹冠上端から放出されるSIFの観測量を計算することができる。ここで、個葉モデルをFLiESに組み込むうえで、 K_n の値をPRIの観測データから推定する必要がある。本研究では簡単のために各月ごとのPRIの観測データからaPAR-PRIの回帰式を求めパラメータの値を決定している(図(1)-2)。また、FLiES-SIFの入力パラメータの一つである各日ごとの葉面積指数(LAI)は光量子センサーを用いて計算された値を用いる(図(1)-3)。図

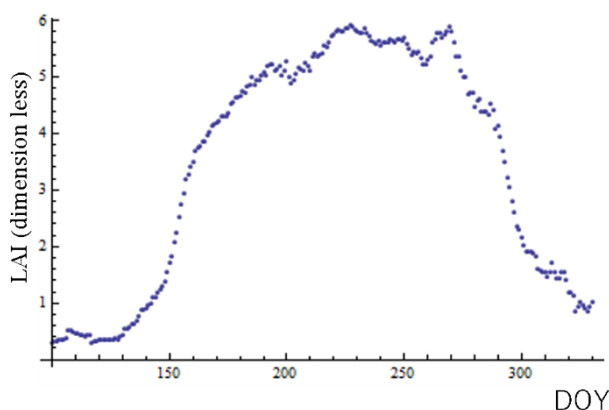


図(1)-2 PRIの回帰曲線の例(2006年6月)

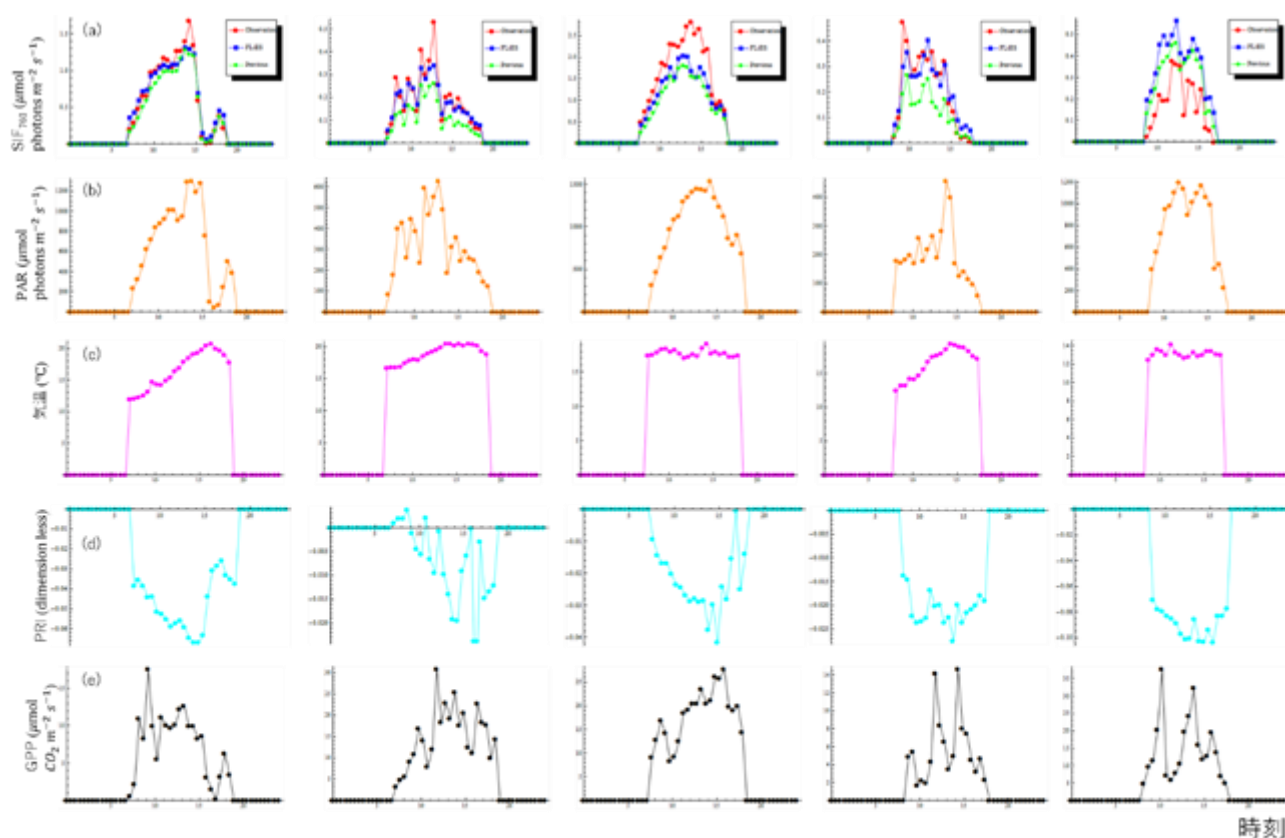
(1)-4(a)は、2006年におけるSIF放出量の観測値、従来のパラメータ設定をした個葉モデルをFLiESに組み込んだモデル(緑)、本研究で開発した個葉モデルをFLiESに組み込んだ開発モデル(FLiES-SIF)(青)

の結果を各月における適当な日を抜粋してプロットしている。また、図(1)-4-(b-e)には、各日にける環境状況（気温など）の変化をプロットしている。結果として、FLiES-SIFの結果と観測結果は同様の傾向を示している。SIF放出量の日に変化としては、朝方から昼にかけて日射が強くなるにしたがってSIF放出量が増加する。また、PRIの値の変化はSIFの観測データの変化と非常に近い形をしており、PRIを用いたSIF観測量の推定方法は非常に適した手法であると考えられる。さらに、従来のモデルの結果と比較すると、FLiES-SIFはより観測結果に近い値を示している。これは、本研究で開発したモデルは従来のものよりもSIF放出量の推定において精度の向上が見られたことを表している。

図(1)-4は2006年の5月から10月における日毎のIF放出量の11-14時平均の値を比較している。この図より、春から夏にかけて蛍光収量が上昇することがわかる。これは葉の成長によってクロロフィル濃度などが増加することで光合成量が上昇し、それに伴って放出される蛍光量が上昇するためであると考えられる。このように、従来のモデルを応用することでフラクスタワーにおいて観測されたデータから、環境変化に対応した長い時間スケールにおけるSIFの変化を調べることができる。また、5月や6月、10月においてモデルの結果と観測結果の差異が大きくなる(図(1)-5)。新緑や紅葉の時期には多くの葉が存在しているが、それぞれの葉の光合成能力が低いと考えられる。しかし、現在のシミュレーションで用いているLAI（葉面積指数）の値は、葉の状態の変化を反映することができていない。そのため、葉の

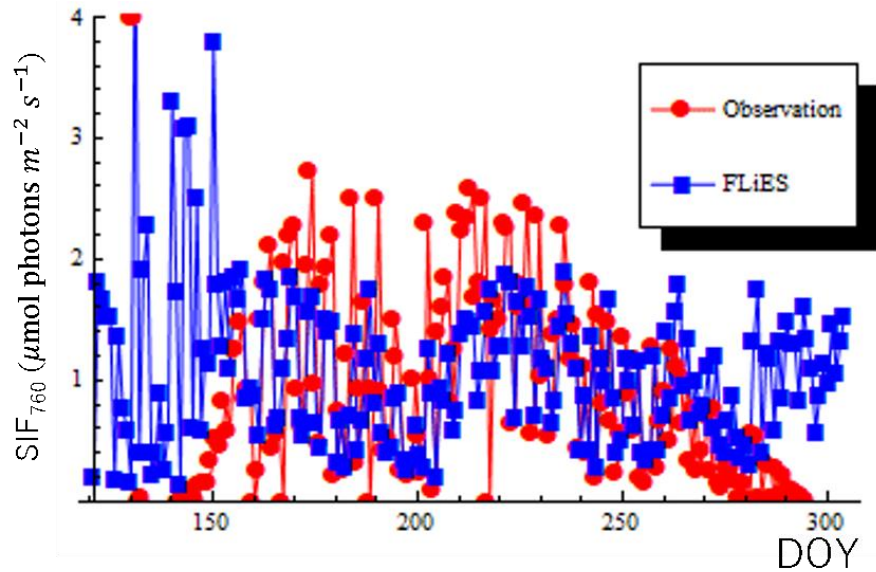


図(1)- 3 LAI の季節変化。LAI は春から夏にかけて高い値をとり、秋に向けて低下していく。

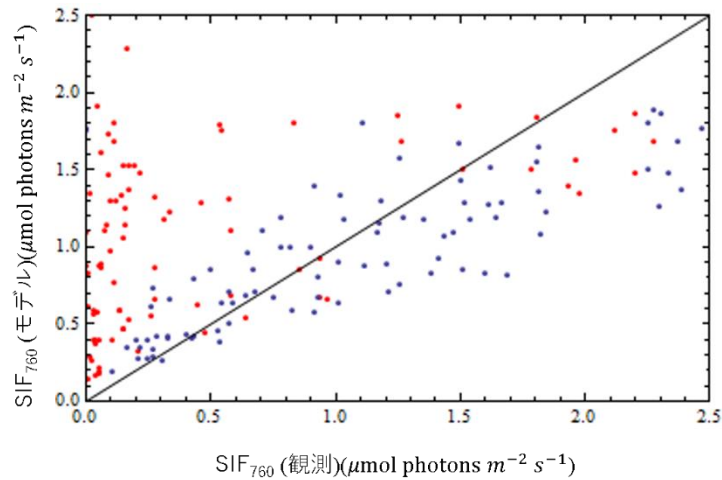


図(1)- 4 観測データとモデルによる計算結果。左から 6/6, 7/14, 8/15, 9/16, 10/15 の観測データを用いている。(a): SIF の観測データとモデルによる推定結果の比較。(b): PAR, (c): 気温, (d): PRI, (e): GPP の観測データの日変化をそれぞれプロットしている。

吸収できる光の量aPARを実際の値よりも多く見積もっていると考えられる。その結果としてモデルの推定量が観測データよりも大きな値をとることにつながっている。今後は、このLAIなどのパラメータ値を季節ごとに最適化することで、モデルの推定精度を向上させる必要がある。



図(1)-5 モデルを用いた計算結果と観測データの比較（SIFの季節変化）。2006年5月から10月にかけての1日毎の観測データと計算結果の11時から14時の値の平均値をプロットしている。



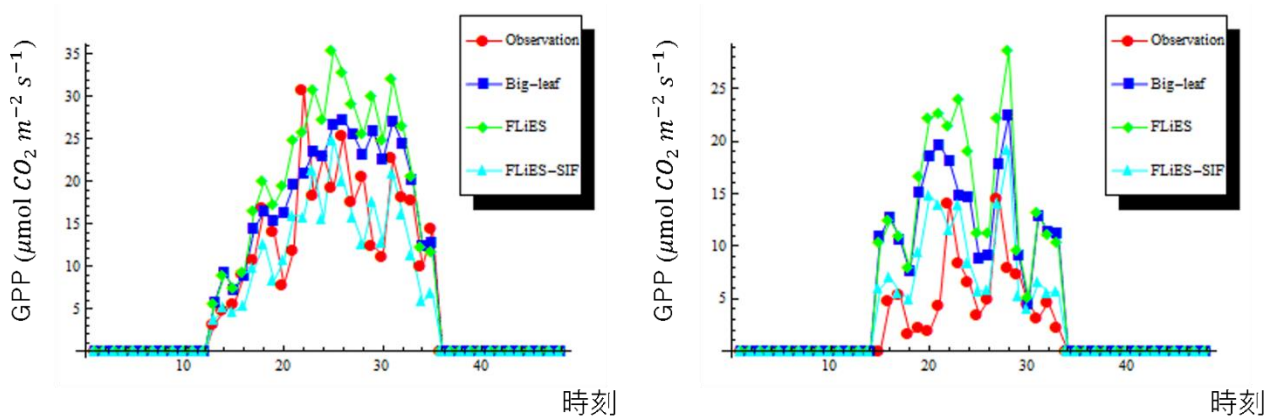
図(1)-6 SIFの観測データとモデルの計算結果の比較。青点：7-9月、赤点：5月、6月、10月の結果を示している。

4.3 FLiES-SIFを用いた生態系レベルのGPP量の計算

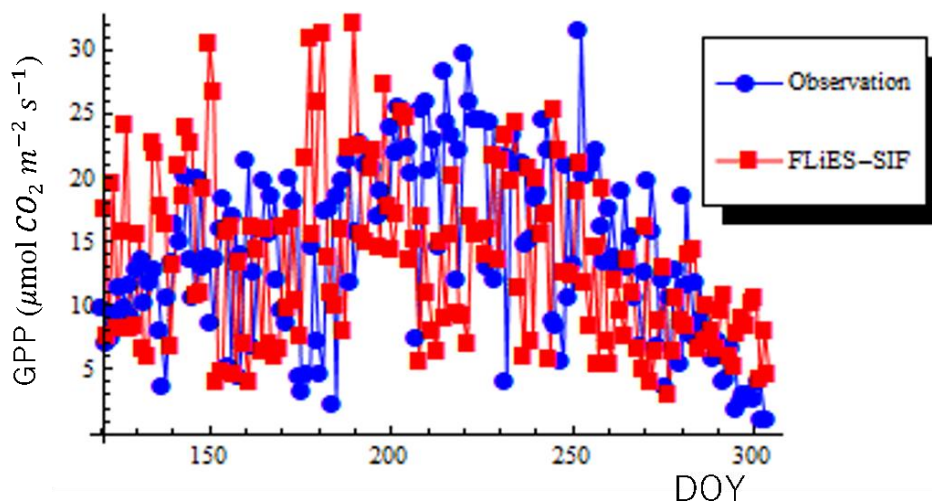
図(1)-7はBig-leafモデルとFLiESによるGPP量の結果を比較している。Big-leafモデルでは、樹冠上端に入射するPARをFarquharモデルに入力することでGPPの値を計算している。そのため林分の構造等は考慮しておらず、結果として観測データとの差が生まれると考えられる。一方で、FLiESを用いたGPP量の推定では、空間を3次元格子状に区切り、各座標におけるPARとLAIのLAI値を計算することで一部の入力パラメータ値の最適化を行うことができる。そのため、Big-leafモデルと比較して計算精度が高くなると考えられる。しかし、その他の多くのパラメータは文献値を用いているため計算精度はそれほど高くない。ここで、蛍光収量と光合成収量の間には $\phi_p = K_p \phi_f / K_f$ という関係があり、さらに、式(1-7)を変形することで光合成速度は以下のように求めることができる、

$$J_v = \frac{K_p \phi_p}{K_f} \frac{J_a(C_i - \Gamma)}{4(C_i + 2\Gamma)} \quad (1-16)$$

そして、FLiES-SIFを用いてSIF放出量の推定を行うことで、Farquharモデルのパラメータ値を最適化することができ、その結果としてGPPの推定を向上させることができると考えられる。つまり、①FLiES-SIFを用いて計算した各座標のaPARの値を求める、②求めたaPARと個葉モデルを用いて光合成収量の計算を行う。③求めた光合成収量を式(1-16)に代入することで電子伝達速度を求めるという手順で計算を行うことで生態系レベルのGPP量を推定することができる。このようにSIFを用いてパラメータ値の調整を行うことで、結果としてGPP量の計算精度を向上させることができた(図(1)-7)。図(1)-8は2006年5月から10月までのGPP量の変化をプロットしたものである。GPPにおいてもSIFの場合と同様に、春と秋に掛けて推定精度が低くなっている。これは光合成速度の計算にSIFの値を用いているために同様の傾向が現れているのだと考えられる。そこで、今後の課題としては、春先や紅葉時期などの光合成能力が低い時期に対応したパラメータ値の調整を行う必要がある。さらに、個葉モデルによるSIF推定量に関してもさらなる改善が必要と考えられる。実際に現在は観測されたPRIの値から個葉ごとのPRIの値を推定して外挿して計算を行っているが、その推定精度はあまり高くない。そこで、そのようなパラメータ値をすべてFLiES-SIF内で計算できるように改良することで、さらなる推定精度の向上が図れると考えている。



図(1)-7 FLiES を用いた GPP 日変化の推定結果の比較。赤線：観測データ, 青：Big-leaf モデル, 緑：FLiES, 水色：FLiES-SIF による計算結果。(a)2006 年 7 月 14 日、(b)2006 年 9 月 16 日



図(1)- 8 GPP の観測量の季節変化とモデルによる結果の比較。2006 年 5 月から 10 月にかけての 1 日毎の観測データと計算結果の 11 時から 14 時の値の平均値をプロットしている。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

従来の個葉クロロフィル蛍光のモデルでは、個葉ごとの観測値から推定されるパラメータ値を用いて計算を行っていたため、野外観測のデータを直接当てはめると推定精度が低下すると考えられる。しかし、今回行ったモデルの改良で推定精度の向上が見込まれ、GOSATやGOSAT-2の観測データをより有効に活用できるように改善することができた。

(2) 環境政策への貢献

<行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

<行政が活用することが見込まれる成果>

開発したモデルは、環境省などが主導する温室効果ガス観測技術衛星GOSAT-2のSIFプロダクトのデータ解釈やデータ同化のサブモジュールとして活用されることが見込まれる。

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）>

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) Tomomichi Kato, Yuma Sakai, Katsuto Tsujimoto, Kenlo Nishida Nasahara, Tomoko Akitsu, Hideki Kobayashi, Shin Nagai, Keisuke Ono, Taku M. Saitoh, Hiroyuki Muraoka, Hibiki M Noda, Yoshiyuki Takahashi, Shohei Murayama, American Geophysical Union Fall Meeting, Washington D.C, USA, 2018
 “Bottom-up and top-down approach investigations on solar induced fluorescence for estimating the photosynthesis at ecosystem scale by both ground-based measurement and modeling”
- 2) Yuma Sakai, Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Hideki Kobayashi, Kenlo Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki M Noda, Hiroyuki Muraoka, American Geophysical Union Fall Meeting, Washington D.C, USA, 2018
 “Constructing the simulation model to estimate the SIF using remote sensing data”
- 3) 酒井佑慎、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由：日本地球惑星科学連合2018年大会（2018）
 「The simulation model of energy partition in leaf scale to estimate GPP from SIF」
- 4) Yuma Sakai, Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Hideki Kobayashi, Kenlo Nasahara, Tomoko

Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki M Noda, Hiroyuki Muraoka : 2nd International symposium of river basin studies -towards the interdisciplinary study of the sustainable utilization and management of river basin systems-, Gifu, Japan (2018)

“Structuring of the simulation model to estimate the GPP from SIF”

- 5) 酒井佑槓、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : Japan Flux (2018)

「シミュレーションモデルによる生態系光合成量の推定」

- 6) 酒井佑槓、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : n日本数理生物学会 (2017)

「太陽光誘発クロロフィル蛍光による生態系光合成量の推定」

- 7) Tomomichi Kato, Yuma Sakai, Katsuto Tsujimoto, Kenlo Nishida Nasahara, Tomoko Akitsu, Hideki Kobayashi, Shin Nagai, Keisuke Ono, Taku M. Saitoh, Hiroyuki Muraoka, Hibiki M Noda, Yoshiyuki Takahashi, Shohei Murayama : Potsdam Greenhouse Gas Workshop From Photosystems to Ecosystems, Potsdam Institute for Climatology, Potsdam, Germany, 2017

“Ground network of SIF based on eddy flux and spectral measurement tower in Japan”

- 8) Yuma Sakai, Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Hideki Kobayashi, Kenlo Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki M Noda, Hiroyuki Muraoka : Potsdam Greenhouse Gas Workshop From Photosystems to Ecosystems, Potsdam Institute for Climatology, Potsdam, Germany, 2017

“Estimation of GPP with SIF based on flux tower measurement data using a theoretical model”

- 9) Tomomichi Kato, Yuma Sakai, Katsuto Tsujimoto, Kenlo N. Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki Noda, Hiroyuki Muraoka : Joint conference of AsiaFlux Workshop 2017 and the 15th Anniversary Celebration of ChinaFLUX, Beijing International Convention Center, Beijing, China, 2017

“Directional partitioning of vertical Solar-Induced Fluorescence emissions for estimating ecosystem photosynthesis in a deciduous broad-leaf forest in Japan”

- 10) 加藤知道、辻本克斗、酒井佑槓、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : 日本地球惑星科学連合2017年大会 (2017)

「冷温帯落葉広葉林における太陽光誘起クロロフィル蛍光の層別上下方向の観測」

- 11) 酒井佑槓、加藤知道、辻本克斗、小林秀樹、奈佐原顕郎、秋津朋子、村山昌平、野田響、村岡裕由 : 日本地球惑星科学連合2017年大会 (2017)

「Analysis of the relationship between the GPP and SIF from remote sensing data using theoretical model」

- 12) 加藤知道 : 第1回流域圏保全推進セミナー (2017)

「冷温帯林における太陽光誘起クロロフィル蛍光を利用した光合成機能推定」

- 13) Tomomichi Kato, Katsuto Tsujimoto, Kenlo Nishida Nasahara, Tomoko Akitsu, Shohei Murayama, Hibiki Noda and Hiroyuki Muraoka : American Geophysical Union 2016 Fall Meeting, San Francisco, USA, 2016

“Detection of upward and downward Solar-induced chlorophyll fluorescence emissions at the forest floor in a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Japan”

(3) 知的財産権

特に記載すべき事項はない。

(4) 「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) エコプロ2018 (主催: 産業環境管理協会、日本経済新聞社、2018年12月6日-8日、東京ビッグサイト、来場者数162,217人)にて成果紹介

(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) Frankenberg, C., Fisher, J. B., Worden, J., Badgley, G., Saatchi, S. S., Lee, J. E., ... & Yokota, T. (2011). New global observations of the terrestrial carbon cycle from GOSAT: Patterns of plant fluorescence with gross primary productivity. *Geophysical Research Letters*, 38(17).
- 2) Joiner, J., Guanter, L., Lindstrot, R., Voigt, M., Vasilkov, A. P., Middleton, E. M., ... & Frankenberg, C. (2013). Global monitoring of terrestrial chlorophyll fluorescence from moderate-spectral-resolution near-infrared satellite measurements: methodology, simulations, and application to GOME-2. *Atmospheric Measurement Techniques*, 6(10), 2803-2823.
- 3) Guanter, L., Zhang, Y., Jung, M., Joiner, J., Voigt, M., Berry, J. A., ... & Moran, M. S. (2014). Global and time-resolved monitoring of crop photosynthesis with chlorophyll fluorescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(14), E1327-E1333.
- 4) Farquhar, G. D., von Caemmerer, S. V., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1), 78-90.
- 5) Van der Tol, C., et al: Models of fluorescence and photosynthesis for interpreting measurements of solar - induced chlorophyll fluorescence." *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 119.12 (2014): 2312-2327.
- 6) Merlier, E., Hmimina, G., Dufrêne, E., & Soudani, K. (2015). Explaining the variability of the photochemical reflectance index (PRI) at the canopy-scale: Disentangling the effects of phenological and physiological changes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 151, 161-171.

II. 成果の詳細

II-2 森林放射伝達モデルの改良

国立研究開発法人海洋研究開発機構

北極環境変動総合研究センター

小林 秀樹

平成28～30年度累計予算額：4,832千円

(うち平成28年度：1,638千円、平成29年度：1,638千円、平成30年度：1,556千円)

累計予算額は、間接経費を含む。

[要旨]

光合成活性の指標として近年注目されるクロロフィル蛍光は、植物学の分野では1980年代から光合成活性の指標として用いられてきたが、衛星や航空機観測などのリモートセンシング観測においても、GOSATやGOME-2などの衛星を用いて2010年頃から太陽光によって誘起されるクロロフィル蛍光(SIF)の観測データが利用できるようになってきた。その一方で、森林などの群落から衛星観測方向に射出されるSIFは、森林群落の構造の影響や隣接する葉群で多重反射された成分の影響が含まれる。本サブテーマでは、衛星観測SIFと個葉の光合成活性を結びつけるための3次元森林SIF放射伝達モデルを開発した。開発したモデルの感度解析から、現実の森林景観を平板層のように単純化すると樹冠SIFを過大評価することが明らかとなり、正確な樹冠SIFの見積もりには、現実に近い森林景観で蛍光の散乱・吸収過程をシミュレーションする必要性が明らかとなった。また、岐阜県高山の森林サイトでの検証の結果から、森林景観を適切に設定することで入射光強度に強く律速される条件の樹冠SIFの日変化パターンが放射伝達モデルによって精度良く計算できることが示された。

[キーワード]

GOSAT、クロロフィル蛍光、放射伝達モデル、二酸化炭素フラックス、炭素循環

1. はじめに

グローバル炭素収支評価の不確かさの低減に向けて、衛星や地上観測網のデータの統合的な解析が進められている。陸域の植物が光合成によって年間に吸収する二酸化炭素量は、毎年気候変化や温暖化、乾燥化などの長期的な環境変動の影響を受けて変動し、炭素収支の年変動に大きな影響を与える。従来から全球スケールでの光合成量の推定には、衛星データから推定される葉面積指数などの植生理量や植物の光合成有効放射吸収量を植物分布の現況情報として利用し、モデルで算出する方法が一般的であった。しかしながら、こうした情報は植生構造に関連した指標であり、各地域の植物の光合成活性情報を観測値から陽に取り込む構造にはなっていなかった。光合成活性の指標として近年注目されるクロロフィル蛍光は、植物学の分野では1980年代から光合成活性の指標として用いられてきたが、衛星や航空機観測などのリモートセンシング観測においても、GOSATやGOME-2など2010年頃から太陽光によって誘起されるクロロフィル蛍光(SIF)の観測データが利用できるようになってきた。

その一方で、森林などの群落から衛星観測方向に射出されるSIFは、1枚の葉面からの成分とは異なり多数の葉群からなる森林群落の構造の影響を受けるほか、現在衛星リモートセンシングで測定される近赤外線(760nm付近)のSIFは、葉面から射出されたのちに隣接する葉群で多重反射された成分を含む。このため、実際に森林群落から射出され衛星で観測されるSIFと日向や日陰を含む個葉のSIF(及び光合成活性)の関係を理論的に説明するためのモデル(放射伝達モデル)が必要不可欠である。本研究では、衛星観測SIFと個葉の光合成活性を結びつけるための放射伝達モデルを開発する。

2. 研究開発目的

森林樹冠上で上向きに射出されるSIFは、森林内における個葉の蛍光エネルギーのうち、樹冠外へ射出したエネルギーの集合である。しかし、例えば、森林群落の下層に存在する葉からの蛍光は、その葉の周辺に存在する他の葉や幹、枝などに衝突する可能性が高い。周辺の葉に衝突した蛍光起源の光子の一部はクロロフィル色素に吸収されて光合成に再利用される。一方で、葉や枝、幹などに衝突した蛍光起源の光子は、それらの媒体で散乱される。この散乱を繰り返す中で、一部の光は樹冠上端から射出される。蛍光エネルギーの波長分布は赤から近赤外領域に分布しており、葉の表面における吸収と散乱光の割合は、葉内のクロロフィルに代表される葉内色素の分光吸収係数に依存するため、蛍光エネルギーは波長によって異なる。このように、樹冠上端で観測される樹冠スケールのクロロフィル蛍光輝度（以下、樹冠SIF）は、森林群落内の個々の葉の蛍光の総和ではなく、上述の複雑な経路をたどって樹冠上端で観測される蛍光輝度の積算値である。そのため、樹冠SIFを計算するためには、森林群落の形状の出来るかぎり正確に表現し、その植生モデル上で放射伝達計算を実施する必要がある。本研究の目的は、上記の素過程を考慮するSIFの放射伝達モデルを可視・近赤外の太陽光反射の放射伝達モデルとして開発されたFLiES (Forest Light Environmental Simulator, Kobayashi and Iwabuchi, 2008)¹⁾をベースに開発する。そして、3次元モデルによるSIFの再現性を感度解析で明らかにする。さらに岐阜県高山市の観測サイトのデータとの比較を通じてモデルの検証を実施する。なお本開発モデルは、サブテーマ1で開発された個葉レベルのSIFモデルと結合して観測値との比較を実施している。結合モデルの検証結果については、サブテーマ1にまとめて記載した。

3. 研究開発方法

3.1 開発したモデルの概要

SIFの計算では個々の葉に入射する光の強度やその他の環境条件（葉温、湿度など）によって個々の葉から射出されるSIFは変動する。ここで既往研究 (To1 et al., 2014)²⁾と同様に吸収光合成有効放射 (APAR) に対する個葉SIF輝度 ($SIF_t, \text{mW m}^{-2} \text{nm}^{-1}$) を蛍光収率 ϕ_f で表すと以下ようになる。

$$SIF_t = \phi_f(APAR, T, Rh) \times APAR \quad (2-1)$$

太陽光が Ω_s 方向から入射したときに、衛星観測方向 (Ω_o) に射出される樹冠上端上向きSIFの放射輝度と蛍光収率は、陽葉 (SIF_{sun}) と陰葉 (SIF_{shade}) の寄与に分けて考えることができる。

$$SIF(\Omega_s, \Omega_o) = SIF_{\text{sun}}(\Omega_s, \Omega_o) + SIF_{\text{shade}}(\Omega_s, \Omega_o) \quad (2-2)$$

$SIF_{\text{sun}}(\Omega_s, \Omega_o)$ 及び $SIF_{\text{shade}}(\Omega_s, \Omega_o)$ には個葉から射出された蛍光が林内で他の葉群への散乱を繰り返した後に樹冠上端から射出される効果（多重散乱成分）も含むものとする。植物群落内での光環境以外の環境要因の空間変動の影響が小さいとし、さらにすべての陰葉のAPARが等しいと仮定すると、 SIF_{sun} 及び SIF_{shade} は、以下のように表すことができる。

$$SIF_{\text{sun}}(\Omega_s, \Omega_o) = \sum_i \left\{ \phi_{i,f} \cdot PAR \cdot \omega \cdot \cos \alpha_i + \sum_j \Psi_{i,j}(\Omega_s, \Omega_o) \right\} \quad (2-3a)$$

$$\text{SIF}_{\text{shade}}(\Omega_s, \Omega_o) = \sum_i \left\{ \phi_{i,f} \cdot \text{APAR} + \sum_j \Psi_{i,j}(\Omega_s, \Omega_o) \right\} \quad (2-3b)$$

上記の式で SIF_{sun} 及び $\text{SIF}_{\text{shade}}$ は、林内の i 番目の葉から射出されるSIFとその葉で多重散乱されるSIF成分の和として表されている。ここで ω は、葉面の単散乱アルベド（1 - 個葉透過率 - 個葉反射率）である。式（2-3 a）の $\cos \alpha$ は、太陽光の入射ベクトルと葉面の法線単位ベクトルの内積である。式（2-3 a）及び式（2-3 b）の第二項は、それぞれ多重散乱項である。式（2-3 b）より、陰葉については $\text{SIF}_{\text{shade}}$ に対して蛍光収率 ϕ_f は線形の関係があることがわかる。つまり、与えられた森林景観構造や葉面積指数、太陽入射光条件下では蛍光収率 $\phi_f \rightarrow x\phi_f$ の変化は $\text{SIF}_{\text{shade}} \rightarrow x\text{SIF}_{\text{shade}}$ となる。陽葉の場合、式（2-3 a）は個葉に入射する光強度が個々の葉の向きと太陽光の入射方向の関係に依存する。このため、APARの関数である ϕ_f も個々の葉によって異なり、陰葉のように単純スケール変換は行えない。本研究では SIF_{sun} を葉と太陽入射方向の間の角度である α で展開し、 α の角度クラス毎にSIF計算を実行しておくことにより、 α の角度クラス毎にスケール変換する方法を提案する。

$$\text{SIF}_{\text{sun}} = \int_0^\pi \left\{ \phi_f \cdot \text{PAR} \cdot \omega \cdot \cos \alpha + \sum_j \Psi_j(\alpha) \right\} d\alpha \quad (2-4)$$

ここで式（2-4）の非積分因子は ϕ_f と線形な関係があるため、この非積分因子を予め個別に計算しておけば、異なる ϕ_f の場合にも角度クラス毎にスケール変換することが可能となる。この提案手法をFLiESの放射伝達モデルに実装して計算を行った。

3.2 感度解析のシミュレーション条件

森林構造の違いが樹冠上端で観測される樹冠SIFに与える影響を仮想林分による感度解析で調べた。図(2)-1に森林構造パラメータの感度解析に使用した仮想林分を示す。図(2)-1 (a)は、1haプロット内の樹木の分布と樹冠の形状を示したものである。樹冠投影図は樹木の位置（ x , y ）の分布がポアソン統計分布に従うように乱数を用いて構築したものである（Yang et al., 2017）³⁾（以下、3次元の森林景観と呼ぶ）。樹木密度は359本 ha^{-1} で樹高は5-35mに分布している。また、個々の樹木は図(2)-1(b)左図のような回転楕円体の形状で近似した。さらに森林群落構造が樹冠SIFに与える影響を評価するため、比較のために図(2)-1(b)右図の様な平行平板キャノピー層においてもシミュレーションを実施した（以下、1次元の森林景観）。これらの形状の組み合わせにより、① 3次元の森林景観（葉群傾き分布=Spherical、シュートレベルのクランピングなし）、② 3次元の森林景観（葉群傾き分布=Spherical、シュートレベルのクランピング指数=1.67）、③ 1次元の森林景観（葉群傾き分布=Erectophile）、④ 1次元の森林景観（葉群傾き分布=Spherical）、⑤ 1次元の森林景観（葉群傾き分布=Planophile）の5種類の森林景観で計算を行った。ここで、すべての景観条件において葉面積指数LAI=3.5とした。なお、本シミュレーションでは、森林構造が樹冠SIFに与える影響を検討するため、個葉の蛍光収率は、入射太陽光強度、気温に依存せず0.01で固定パラメータとした。また、シミュレーションは、GOSATやGOME-2、OCO-2などの衛星観測で利用される近赤外域740nmを想定して、直下視で樹冠SIFを観測する条件とした。その他、個葉の反射率・透過率は既往研究の値（Kobayashi et al., 2015）⁴⁾を利用した。

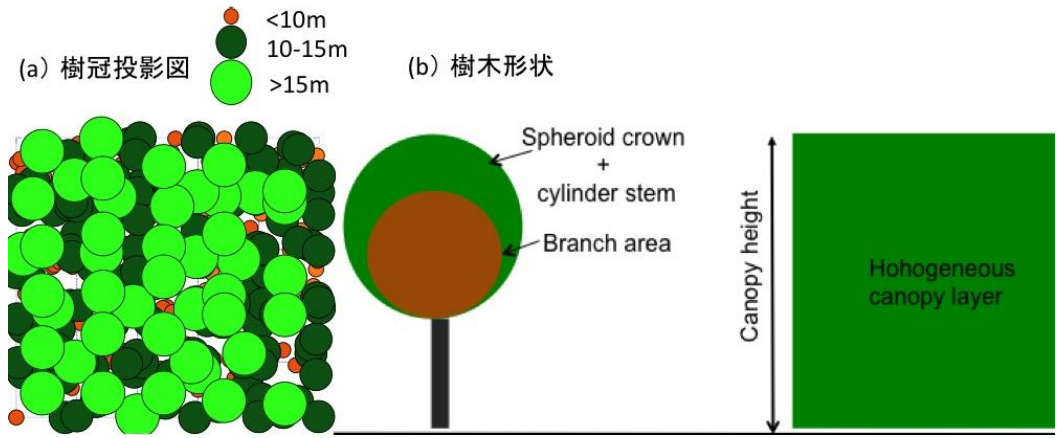


図 (2)-1 シミュレーションを実施した仮想植生林分。(a) 樹冠投影図 (100mx100m)
(b) 個々の樹木形状の近似法と平行平板層キャノピー。

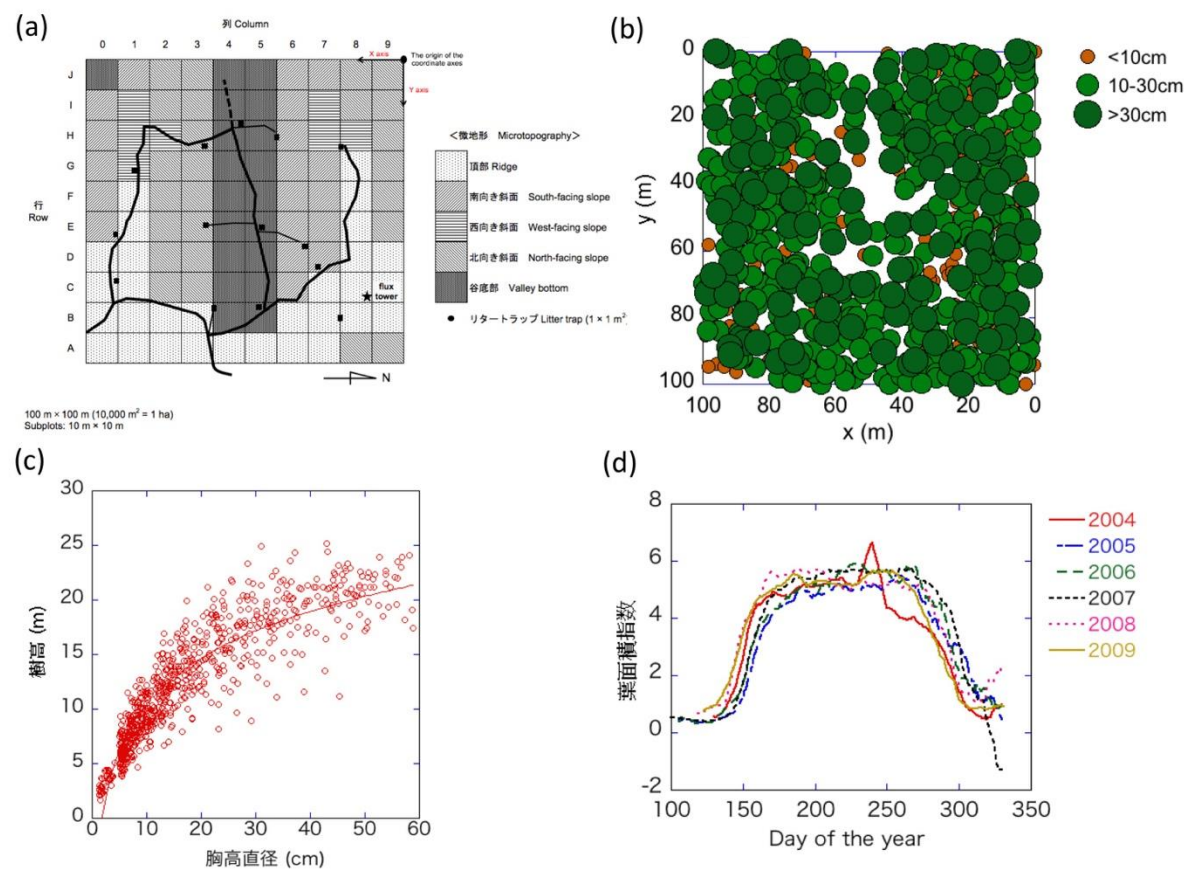


図 (2)-2 放射伝達シミュレーションのために構築された仮想森林景觀のパラメータ。(a) 高山試験地 1ha プロットの概況、(b) 樹木位置と胸高直径の関係、(c) 構築した胸高直径 (DBH, cm) と樹高 (H, m) 関係式。Aiba et al (2009)⁵⁾ 観測値から算出。H = -3.76+ 6.16ln(DBH)。(d) 光子センサーの観測データから算出した葉面積指数の季節変化 (2004 年～2009 年)。データ提供：岐阜大学・吉竹晋平氏、大塚俊之氏、村岡裕由氏。

3.3 観測サイトとモデルの入力データ構築

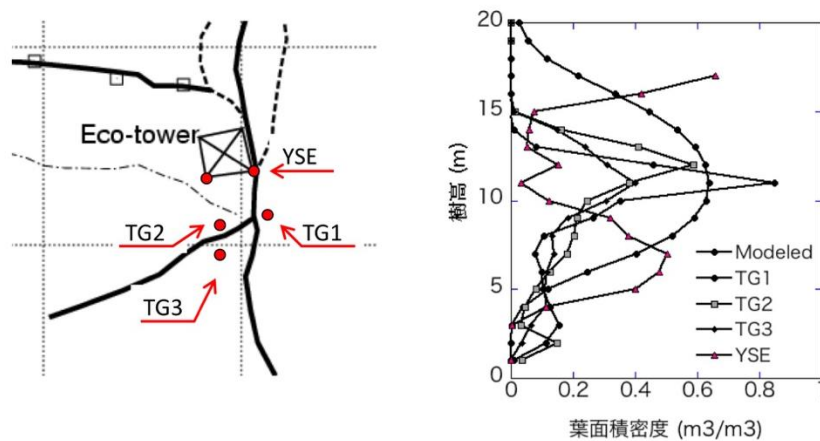
本研究では、モデルのテストサイトである岐阜大学高山試験地の落葉広葉樹林の森林群落構造を、現場データを用いてできるだけ正確にシミュレーション空間に再現し、FLiESで樹冠SIFをシミュレーションした。このシミュレーションのために、岐阜大学高山試験地のデータを入手し、モデルの入力用に整備

した。モデル入力用に整備したデータは、個葉の反射率・透過率及び林分構造（樹木位置、DBH、樹種）の毎木調査やレーザースキャナーデータ、葉面積指数の季節変化、林床PARの値（林内計5地点）である。

図(2)-2(a)は、放射伝達シミュレーションを実施した高山試験1haプロットの概況である。この1haプロット内で実施した毎木調査による樹木位置と胸高直径の空間分布を図(2)-2(b)に示した。現地1haプロット内の樹木本数は917本である。優先する樹種はミズナラ、ダケカンバ、ヒトツバカエデ、コハウチワカエデ、ヤマザクラである。当該地の個々の樹木の樹高情報は観測されていないため、同様の国内森林である森林総合研究所・小川試験地（茨城県北茨城市）の落葉広葉樹林における樹木と胸高直径の観測値(Aiba et al., 2009)⁵⁾から、以下のような胸高直径(DBH)と樹高(H)の関係式を構築した(図(2)-2(c))。

$$H = -3.76 + 6.161n(\text{DBH}) \quad (2-5)$$

また、葉面積指数(LAI)の季節変化は森林の樹冠上部と林床に設置した光量子センサーから推定したデータを用いた図(2)-2(d)。2004年～2009年までの季節変化をみると、当該サイトにおける葉の展葉は年によって変動があるものの、1月1日からの積算日数（Day of the year, DOY）で、おおよそDOY 150付近であり、すべての葉が落葉するのはDOY 300付近である。また、LAIの夏季最大値は5程度である。



図(2)-3 観測プロット付近の4ヶ所（TG1, TG2, TGF3, YSE）におけるレーザースキャナー観測から推定した葉面積密度の鉛直プロファイルと構築した仮想林分の鉛直プロファイル (Modeled)。レーザースキャナーデータ提供：武田氏（当時国立環境研究所）。

さらに、構築した森林景観における葉群の空間分布（鉛直プロファイル）を現況にフィットさせる目的で、現地のサイト周辺におけるレーザースキャナー観測データを利用した。このレーザースキャナー観測は、図(2)-3（左）に記載の落葉広葉樹林の林床3ヶ所（TG1、TG2、TG3）、タワー2ヶ所（YSW、YSE）で測定されたものである。このうち、他の観測地点と葉面積密度のプロファイルが明らかに異なったYSWのサイトは除外し、他の4サイトの結果を利用した。今回のフィッティングでは2006年に実施された計6回測定データから展葉前と夏季（DOY230）の植物体面積密度（PAD）のデータを抽出し、その差から葉面積密度を算出した。個々の樹冠形状を回転楕円体で近似してレーザースキャナー観測の葉面積指数プロファイルに近くなるように最大樹冠直径と樹冠長を最適化した結果が図(2)-3（右）である。このようにして決定した森林景観の樹冠率は71%であった。

4. 結果及び考察

4.1 仮想林分による感度解析

図(2)-4に感度解析の結果を示す。図(2)-4(a)は、本シミュレーションで使用した全天及び散乱PARのデータ（2014年7月12日-18日、場所：神奈川県横浜市）である。また、本シミュレーションで利用したPARデータの入射角条件で日向の葉面積指数を計算した結果が図(2)-4(b)である。この図から、葉面積指数が同一であっても、森林景観構造の違いによって日向の葉面積の割合が大きく異なることがわかる。今回の比較では、1次元で葉群傾き分布が③Erectophileと④Sphericalの場合に、日向の葉面積指数がもっとも高くなり、その次に、①3次元森林景観でシュートクランピングなしの場合、日向の葉面積指数が低いのが②3次元森林景観でシュートクランピングありと⑤1次元で葉群傾き分布がPlanophileの場合であった。1次元で葉群傾き分布が③Erectophileと④Sphericalの場合には、水平葉に比べて効率的に個々の葉が直達光を受け取ることができる反面、葉に入射する直達日射は葉面に平行に入射しがちであり、個々の葉の単位面積あたりに入射する直達PARの強度は低くなるというトレードオフが生じる。樹冠SIFの日変化のシミュレーション結果を図(2)-4(c)に示した。また、シミュレーションを行った7日間のなかで、快晴条件だった192日目（DOY 192）の日変化を拡大した結果を図(2)-4(d)に示す。この結果から、毎日の日射環境の変化（PAR）に伴う樹冠SIFの変動が見られ、さらに森林景観の違いによって、日中の最大値も大きく異なることが明らかとなった。しかし、森林景観の違いによる樹冠SIFの日変化の差異は、日射環境によって異なり、198日目のような完全曇天日には、今回比較した5つの森林景観間での樹冠SIFの差異は小さいことがわかる。その一方で、192日目のように晴天条件で、直達PARが支配的な条件では、その差が大きくなった。本シミュレーションの結果、⑤1次元で葉群傾き分布がPlanophileの場合は、3次元森林景観の場合（①、②）に比べて最大43%樹冠SIFを過大評価していた（図(2)-4(d)）。また、同様に④1次元で葉群傾き分布がSphericalの場合には19%過大評価していた。これらの結果から、現実の森林景観を平板層のように単純化すると樹冠SIFを過大評価することが明らかとなり、正確な樹冠SIFの見積もりには、現実に近い森林景観で蛍光の散乱・吸収過程をシミュレーションする必要があることが明らかとなった。

図(2)-5は、樹冠SIFの陽葉、陰葉の寄与率（%）である（葉面から射出され直接樹冠上端に到達した成分のみ）。また、100%から陽葉と陰葉からの樹冠SIFの寄与率を差し引いた部分は、葉面多重散乱の寄与分である。まず、①の3次元景観でクランピングを考慮しない場合のそれぞれの寄与をみると（図(2)-5(a)）、晴天時は（DOY192）寄与率に日変化はあるものの、陽葉の寄与が総じて最も大きく、全体の50~70%を占めていた。また、陰葉の寄与は20%程度であった。これは、晴天時の陽葉の単位面積から射出される樹冠SIFが陰葉よりも格段に大きいこと、また、陽葉は樹冠の上部に位置しており、葉面から射出した蛍光が他の葉に衝突して散乱される確率が低いことによる。一方で、曇天日（DOY 198）になると、陽葉の寄与が減少し、陰葉の寄与が増加する。これは、曇天時は直達光が弱く、そのため陽葉と陰葉から射出される単位面積あたりの樹冠SIFの差が小さいに起因する。さらに、陰葉は樹冠の中・下層に多く分布するため、陰葉から射出される樹冠SIFが樹冠上端に散乱せずに射出される割合は陽葉に比較して小さいものの、葉面積指数に対する陰葉の割合は陽葉に比較して大きく、その結果、曇天日は陽葉と同等程度の寄与を持っていた。樹冠SIFから陽葉と陰葉の寄与を差し引いた多重散乱成分の寄与は、全体の20-30%存在し（図(2)-5(a)）、無視できない量であることがわかる。衛星データによるSIF観測に利用されている近赤外領域では、個葉の反射率・透過率が高く、そのため多重散乱の影響が無視できない。また、多重散乱の影響は太陽天頂角が大きくなる早朝、夕刻に最大となり、太陽天頂角が小さくなる正午に最小となる。

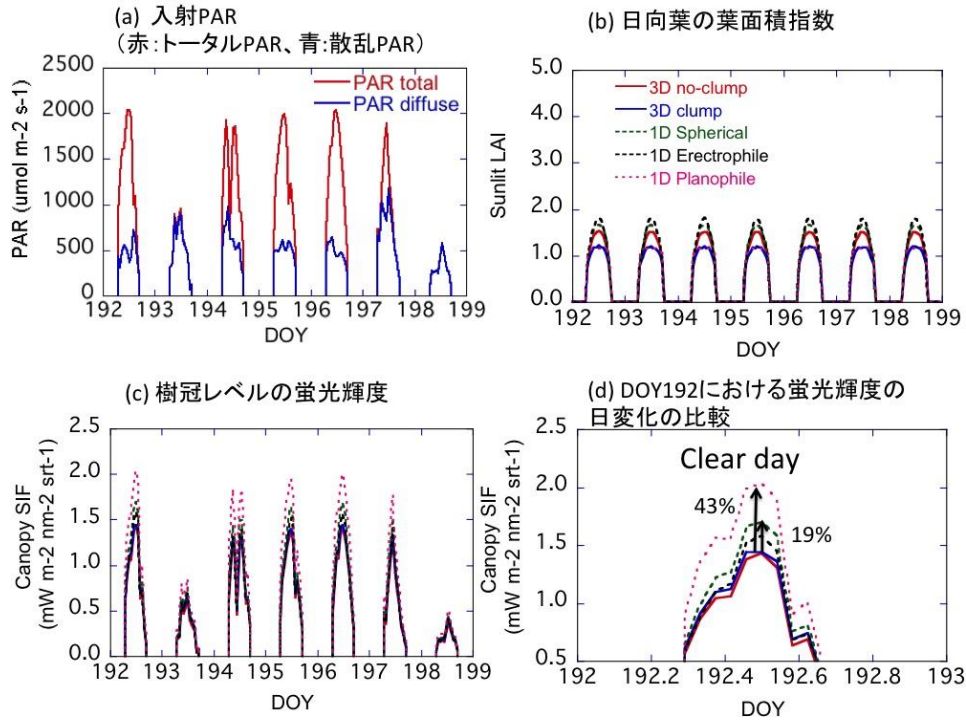


図 (2)-4 様々な森林構造におけるシミュレーション結果。(a)シミュレーションに使用した入射PAR(赤：トータルPAR、青：散乱PAR)、(b)各森林景観における日向の葉面積指数の日変化、(c)樹冠レベルSIF、(d) 晴天時（192日目）における蛍光輝度の日変化の比較。

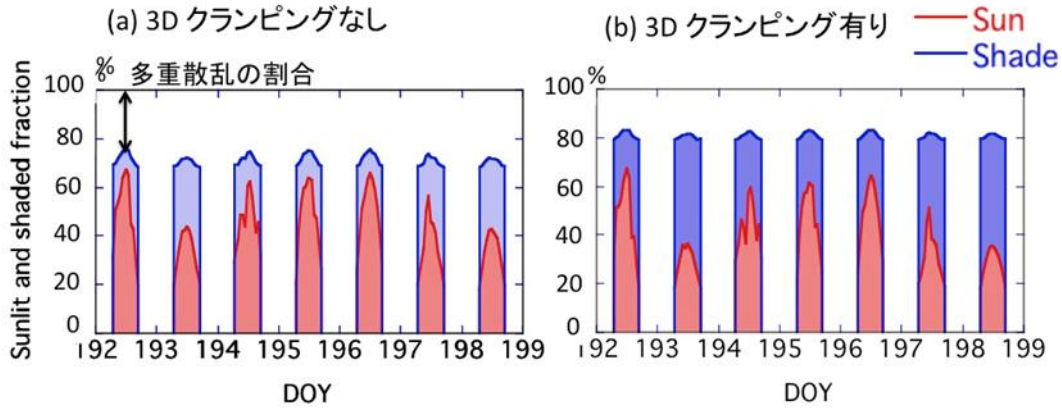


図 (2)-5 日向・日陰の蛍光光度の比。(a) 3次元森林景観（シュートクランピングなし）(b) 3次元森林景観（シュートクランピング有り）

次に同じ3次元の森林景観をもち葉群の空間偏在性が異なる図(2)-5(a)（シュートクランピング無し）と図(2)-5(b)（シュートクランピングあり）を比較すると、シュートクランピングありの図(2)-5(b)（シュートクランピングあり）の方が、陰葉の寄与が大きく、多重散乱の寄与が小さい事がわかる。これは、シュートクランピングがある場合、群落の中・下層からの蛍光がギャップを抜けて樹冠に到達する割合が高いことを示している。また、その結果、他の葉に衝突する確率が小さくなるため、多重散乱効果が小さくなっている。また、また、この図には掲載していないものの1次元の森林景観で葉群の傾き分布が異なる3パターンの計算結果も得ており、その結果ではElerctophileとSphericalは、Planophileよりも、陽葉の寄与が大きい傾向があり、日変化のパターンを見ると、水平葉の割合が多いPlanophileは陽葉・陰葉の寄与率には日変化があるものの、多重散乱効果は時間に依らずほぼ一定であった。これらの解析結果から、陽葉と陰葉の寄与は、日射環境（直達、散乱PARの割合）や太陽天頂角によって変化する

こと、また樹冠SIFには無視できないレベルの多重散乱成分が含まれており、多重散乱効果は無視することは樹冠SIFの過小評価に繋がるということが明らかとなった。

なお、今回の感度解析で示した結果は、葉面積指数の大きさや太陽天頂角、個葉の蛍光収率などに依存する問題である。そのため、例えば葉面積指数が低い場合、総葉面積に占める陽葉の割合は大きくなり、樹冠SIFに占める陽葉の寄与率も高くなる。

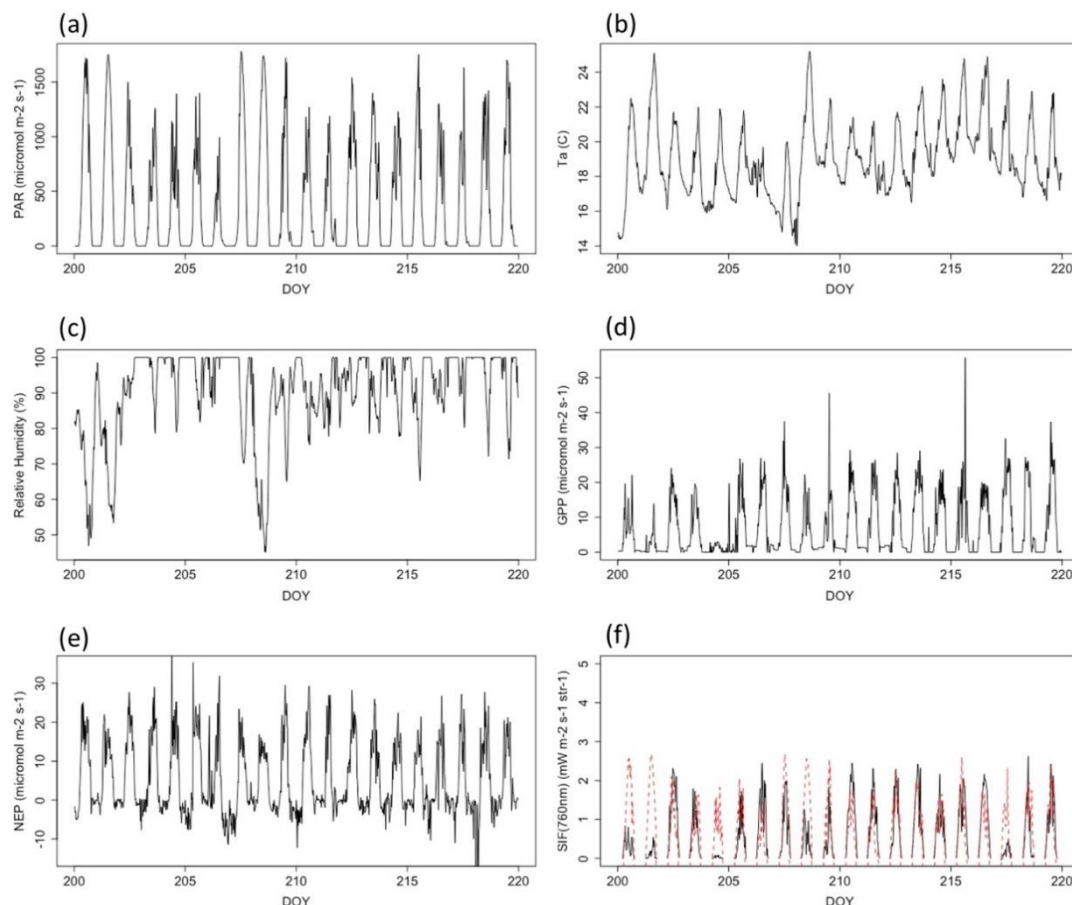


図 (2)-6 高山試験地における放射伝達シミュレーションの結果。LAI が夏季に最大となる DOY 200～220 までの結果をプロットしている（期間平均の LAI=5.29）。(a) 光合成有効放射 PAR（量子単位、シミュレーションではエネルギー単位に変換して使用）、(b) 気温、(c) 相対湿度（%）、(d) Gross Primary Production (GPP)、(e) Net Ecosystem Production (NEP)、(f) 760nm における樹冠 SIF の観測値（黒線）とシミュレーション結果（赤点線）。CO₂ フラックス(GPP)及び気象データ提供：産業総合技術研究所・村山昌平氏。

4. 2 高山試験地の観測値との比較

蛍光収率を0.01と固定した条件での放射伝達モデルによるシミュレーション結果を図(2)-6に示す。ここでは日々のGPPや気象条件に対するSIFの変化を評価するため、LAIがほぼ一定であり、かつ天候が安定していた夏季のデータ（DOY 200～220）を示している。図(2)-6(a)と(b)は、解析期間における光合成有効放射（PAR）と気温の30分値の変動である。本解析期間においては、PARは概ね正午付近に最大値1000-1500 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)を取っており、気温の日変化や解析期間の変動は小さかった(16～24℃)。正午付近に限ってみれば、気温変化は20～24℃程度であった。図(2)-6(d)のGPPを見ると、解析期間前半は、例えばDOY 201や204日目など十分な日射があるにもかかわらず、GPPが非常に小さい日が存在したが、解析期間後半のDOY210以降は日変化に大きな変動がなかった。その一方で、NEPの値は解析期間全体で大きな違いは見当たらなかった。

図(2)-6(e)はサブテーマ1より提供された760nmにおける分光SIFの輝度（黒線）とシミュレーション

結果（赤点線）を比較した結果である。実測値とシミュレーションの結果は、解析期間全体として日変化の絶対値が大まかには一致する結果が得られた。一方で、個々の日を見ると例えばDOY 200, 201のようにその違いが顕著な日が存在する。本シミュレーションは、個葉の蛍光収率(=0.01)を一定として計算したため、SIFの変化はLAIなどの森林構造と入射光合成有効放射に強く依存する。一方で、蛍光収率は気温などの他の環境要因も蛍光収率に寄与することが知られているが(Tol et al., 2014)⁴⁾、DOY 200, 201の気温の日変化は解析期間の平均に近く、シミュレーション結果と観測値の差（250%程度過大）を説明することはできなかった。

図(2)-7は解析期間後半（DOY210-220）におけるSIFの観測値と計算値の比較である。比較の結果、相関係数 $r=0.51$ と相関が見られたがデータのばらつきも見られる。以上の解析結果から、森林景観を適切に設定することで入射光に強く律速される条件の樹冠SIFが放射伝達モデルによって計算できることが示された。その一方で、蛍光収率一定の条件では、PAR、気温、乾燥化などの環境要因に起因する収率の変化がSIFの日変化に影響を与える場合については再現することができない。SIFの計算値が光合成有効放射以外の環境要因が蛍光収率に与える影響を考慮した包括モデルの総合検証の結果はサブテーマ1と合同で行い、サブテーマ1の成果に記載した。また、今後は温帯の落葉林のみではなく、寒帯林から熱帯林までの幅広い森林生態系でモデルの性能評価を実施する必要がある。

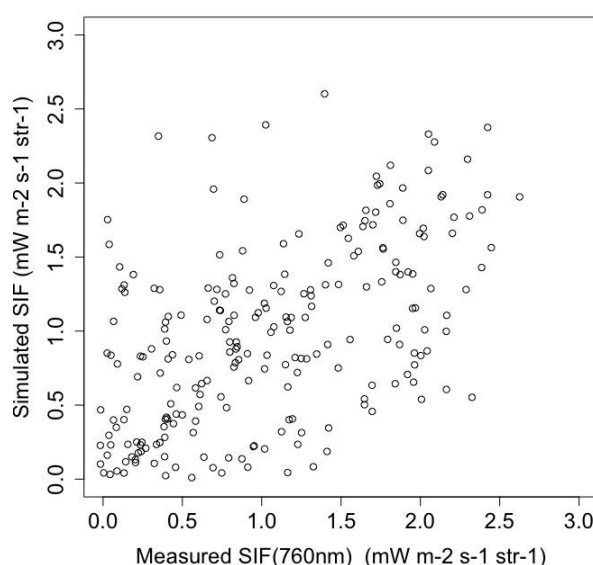


図 (2)-7 解析期間後半 (DOY210-220) の SIF の計算値と観測値の比較 ($r=0.51$)

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

本研究では、衛星観測SIFと個葉の光合成活性を結びつけるための3次元森林SIF放射伝達モデルを開発した。研究の先行する欧米などでもSIFの放射モデルの開発は進められてきたが、本研究の開始当初、森林群落を3次元で記述できる詳細モデルは本モデルのみであった。その後、フランスでもDART-SIFと呼ばれる3次元モデルが近年開発されており、現時点ではSIFの3次元放射計算が行えるモデルは、DART-SIFとFLiES-SIFの2モデルである。こうしたモデルは、衛星SIFプロダクトの高度解釈には欠かせないツールであり、今後GOSAT, GOSAT-2を含む衛星SIFプロダクトの解釈に役立てられることが期待される。

(2) 環境政策への貢献

<行政が既に活用した成果>

平成28年9月と平成29年2月に国立環境研究所が環境省の委託業務として実施した「次世代型温室効果

ガス観測衛星に関する検討研究会」に研究協力の形で出席し、次期GOSAT計画におけるクロロフィル蛍光データ利用の意義や観測に求められる時間空間分解能についての意見を述べるとともに、衛星による蛍光観測値と全球の光合成量（GPP）を放射モデルでメカニスティックに結びつけることの重要性を説明した。また、平成28年9月に環境省主催の「GOSATに関する専門家会合」に出席し、GOSAT/GOSAT2のクロロフィル蛍光観測データのクオリティーコントロールなど、衛星データ解釈のための開発中のモデル活用について説明した。

<行政が活用することが見込まれる成果>

特に記載すべき事項はない。

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) Köhler, P., Guanter, L., Kobayashi, H., Walther, S., & Yang, W. (2018). Assessing the potential of sun-induced fluorescence and the canopy scattering coefficient to track large-scale vegetation dynamics in Amazon forests. *Remote Sensing of Environment*, 204, 769-785.

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) コラム「宇宙から植物の蛍光をモニタリングする ～地球観測新時代の幕開け～」，サイエンス誌に載った日本人研究者2016, American Association for the Advancement of Science (AAAS), p25.
- 2) 小林秀樹：Blue Earth 151 (2017) p28-31, “地球環境にまつわる地図のはなし～3次元地図とは？植物の発する光の世界地図とは？”

（2）口頭発表（学会等）

- 1) 小林秀樹、Wei Yang：日本リモートセンシング学会秋季学術講演会（2016）
様々な個葉モデルに対応可能な樹冠スケールの太陽光誘起クロロフィル蛍光モデルの開発」
- 2) 加藤知道、辻本克斗、奈佐原顕郎、秋津朋子、浅沼順、小野圭介、宮田明：日本リモートセンシング学会秋季学術講演会（2016）
「SIFの地上観測 - 農地・森林での例」
- 3) T. Kato: International Conference on Agricultural Biodiversity and Sustainability 2016, 2016
“Detection of ecosystem-level photosynthesis by Sun-Induced Chlorophyll Fluorescence in rice paddy field”
- 4) T. Kato: 2nd International Forum on Global Food Resources: New Models for Research, Education and Human Resource Development, 2016
“Sun-induced fluorescence measurement for real-time detecting of ecosystem-scale photosynthesis in crop field”
- 5) 小林秀樹、Wei Yang：日本リモートセンシング学会秋季学術講演会（2016）
「様々な個葉モデルに対応可能な樹冠スケールの太陽光誘起クロロフィル蛍光モデルの開発」
- 6) H. Kobayashi, T. Kato, Y. Saitoh, H. Noda, K. Hikosaka, K. Ichii, K. N. Nasahara: AGU fall

meeting 2016, 2016

“An Integrative Observing and Modeling Approach for the Physiological Understanding of Sun-Induced Chlorophyll Fluorescence in Japan”

- 7) T. Kato, K. Tsujimoto, K. Nishida Nasahara, T. Akitsu, S. Murayama, H. Noda, H. Muraoka: AGU fall meeting 2016, 2016

“Detection of upward and downward Solar-induced chlorophyll fluorescence emissions at the forest floor in a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Japan”

- 8) 加藤知道、辻本克斗、酒井祐慎、小林秀樹、斎藤琢、村岡裕由、奈佐原顕郎、秋津朋子、永井信、三枝信子、村山昌平：第1回流域圏保全推進セミナー（2017）

「冷温帯林における太陽光誘起クロロフィル蛍光を利用した光合成機能推定」

- 9) 小林秀樹：日本生態学会第64回大会（2017）

「生態系リモートセンシングの視点から ～温室効果ガス観測衛星の環境科学への貢献と将来の展望～」

- 10) H. Kobayashi, T. Kato, Y. Sakai, W. Yang, Asia Oceania Geoscience Symposium 2017, 2017

“Simulation forest canopy sun-induced chlorophyll fluorescence using a 3D canopy radiative transfer model”

- 11) H. Kobayashi, T. Kato, Y. Sakai, W. Yang, Intecol 2017, 2017,

“Sensitivity analysis of the canopy scale 3D sun-induced chlorophyll fluorescence model at various forest structures”

- 12) T. Kato, H. Kobayashi, Y. Sakai, H. Noda, T. Miyauchi, K. N. Nasahara, T. Akitsu, S. Murayama, H. Muraoka, AGU fall meeting 2018

“Bottom-up and top-down approach investigations on solar induced fluorescence for estimating the photosynthesis at ecosystem scale by both ground-based measurement and modeling”

（３）知的財産権

特に記載すべき事項はない。

（４）「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) 国立研究開発法人海洋研究開発機構 一般公開セミナー（2016年11月19日、参加者約50名）にて成果紹介

（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) Kobayashi and Iwabuchi: A coupled 1-D atmosphere and 3-D canopy radiative transfer model for canopy reflectance, light environment, and photosynthesis simulation in a heterogeneous landscape, Remote Sensing of Environment, 112, 173-185. 2008
- 2) Van der Tol, C., et al: Models of fluorescence and photosynthesis for interpreting measurements of solar - induced chlorophyll fluorescence.” Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 119.12 (2014): 2312-2327.
- 3) Yang, W. H. Kobayashi, X. Chen, K. N. Nasahara, R. Suzuki, A. Kondoh: Modeling

three-dimensional forest structures to drive canopy radiative transfer simulations of bidirectional reflectance factor, *International Journal of Digital Earth*, Pages 1-20, <http://dx.doi.org/10.1080/17538947.2017.1353146>, 2017.

- 4) Kobayashi, H: Directional effect of canopy scale sun-induced chlorophyll fluorescence: Theoretical Consideration in A3-D radiative transfer model, *Proceedings of IGARSS 2015* Pages: 3413 - 3415, DOI: 1109/IGARSS.2015.7326552, 2015
- 5) M. Aiba and T. Nakashizuka: Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species, *Functional Ecology* 23.2 (2009): 265-273.

III. 英文Abstract

Development of the Comprehensive Simulation Model of Sun-Induced Fluorescence for Estimating the Ecosystem-level Photosynthesis

Principal Investigator: Tomomichi KATO

Institution: Hokkaido University
 Kita 9 Jo Nishi 9 Chome, Kita-ku, Sapporo,
 Hokkaido 060-8589, JAPAN
 Tel: +81-11-706-4942 / Fax: +81-11-706-2440
 E-mail: tkato@cen.agr.hokudai.ac.jp

Cooperated by: Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology

[Abstract]

Key Words: Remote sensing, Photosynthesis Biochemical model, Radiative Transfer model, Climate change

Since the GOSAT detected from space firstly in 2009, the solar-induced fluorescence (SIF) has been recognized as a desirable proxy for ecosystem-level photosynthesis in large scale, leading to more accurate detection of carbon uptake by land ecosystem. As both satellite and ground-based measurement of SIF have been conducted at finer spatio-temporal scales recently, the computer simulation model of SIF and photosynthesis is demanded to make the most of them.

Here we developed the combined model of both single-leaf scale SIF/photosynthesis and 3 dimensional radiative transfer processes, named as Forest Light Environmental Simulator (FLiES)-SIF, which represents the 3 dimensional structures of SIF and photosynthesis in forest stand. FLiES-SIF can fill the scale gap in parameterization where the conventional 1D ecosystem-level model uses single leaf level parameter despite the diversity of leaf traits. Single leaf process estimates the energy balance between incoming absorbed light photons and outgoing 4 pathways: photosynthesis (photochemical quenching), chlorophyll fluorescence (equals to SIF), heat dissipation (similarly equals to non photochemical quenching) and other. 3D radiative transfer process treats with emission, re-absorption, transmission and scattering of SIF under the complex foliage distribution in canopy with the application of Monte Carlo Ray Tracing algorithm, which is able to represent the multiple scattering among foliage without the bias.

The validation was conducted in broad leaf deciduous forest in Takayama city in central Japan with considering the observed individual tree distribution for 100m x 100m sampling plot. The FLiES-SIF showed the reasonable diurnal and seasonal trends in SIF and Gross Primary Production (GPP) as similar as observed at an eddy flux tower in 2006. Relatively large difference between model and observation in Spring and Autumn minds us to introduce the seasonality in photosynthetic capacity per unit leaf area, which is not considered now. Finally the FLiES-SIF demonstrates the SIF emission in virtually altered solar zenith angle, and reminds us its expectation on potential use for elucidating the SIF products from both GOSAT

and GOSAT-2 for better estimating the terrestrial ecosystem uptake of atmospheric carbon dioxide via photosynthesis, which could lead to accurate estimation on future climate change.