

温暖条件下で育成したコナラの成長

奥田尚孝¹・中島敦司²・中尾史郎³・山田宏之⁴・養父志乃夫⁵

¹ 正会員 和歌山大学大学院博士前期過程 システム工学研究科 (〒640-8510 和歌山市栄谷 930 番地)

² 正会員 博(学) 和歌山大学助教授 システム工学部(同上)

³ 正会員 博(農) 和歌山大学助手 システム工学部(同上)

⁴ 非会員 博(学) 和歌山大学助教授 システム工学部(同上)

⁵ 正会員 農博 和歌山大学教授 システム工学部(同上)

年間を通じた気温の上昇がコナラの成長や生物季節現象に及ぼす影響を検討する目的で、3年生の実生苗を野外の気温に1.5℃, 3.0℃, 4.5℃加温した温暖条件および野外と同温, -1.5℃に調整した人工気象室内で育成した。その結果、春の開芽開始は、+1.5℃区, +3.0℃区, +4.5℃区で早くなる傾向が認められた。樹高伸長量、着生葉数、地際直径、全乾重は+3.0℃区, +4.5℃区で大となり、特に+4.5℃区の根の乾重が著しく大となった。また、+3.0℃区, +4.5℃区で落葉せずに着生した状態で越冬する個体が確認された。主軸の細胞長は加温区で増加した。そして、紅葉の進行は加温区で遅れる傾向が認められた。SPAD値、光合成速度は+4.5℃区で低下する傾向が認められた。以上の結果、生育環境の気温上昇は、樹高伸長量、着生葉数、器官別乾物重量、地際直径等の増加、光合成速度の低下、春の開芽時期の促進、紅葉の進行の遅れ、落葉せずに越冬などの現象を引き起こす可能性があると考えられた。

Key words: fallen leaves, growth, photosynthesis, *Quercus serrata*, warming

1.はじめに

近年、地球温暖化の影響が危惧されている。このような中、光合量の変化や開花、結実時期の変化など植物の受ける温暖化の影響についても予想されている¹⁾。

一方、温暖化環境下での植生の移動距離は極方向に年間1.5~5.5km、垂直距離では年間1.5~5.5mと予測されているのに対し、過去の例からみた植物の自然状態での移動距離は年間40~500m、移動距離の長い植物でも年間2.0kmにすぎないと予測されている²⁾。このように、急速な温暖化に伴い、気候帯は多くの植物の移動速度より速く移動し、結果的に、成長が早く適応性の高い植物が分布域を拡大するものと考えられている^{2), 3), 4)}。

また、今後、温暖化が進行した場合、温帯林、北方林の成長量の増大や気候変動による森林構成樹種の著しい遺伝的衰退が予測されている^{5), 6)}。これらのことから、温暖化による植物の生理的な影響や分布域の変化は連鎖的に森林内の構成樹種および種間関係に対して影響を及ぼすと考えられる。しかしながら、森林生態系においては、森林植生分布の移動、

種間の競争など、解明すべき問題が多く、温暖化に対する研究が十分に進んでいないのが実状である⁷⁾。

したがって、温暖化環境下での持続可能な森林育成のためには、森林生態系の基盤である樹木の環境変動に対する反応性を把握しておくことが重要である。

温暖化の進行に伴い、気温の変化、降水量の変化、土壤水分の変化など、環境条件の変化による様々な影響が懸念されている^{1), 8), 9)}。これまでにも、気温上昇に対する影響についての育成実験による実証研究は各所で行われている。しかし、それらの多くは、自然界ではみられないような恒温条件や日長処理と変温処理を組み合わせた条件設定にとどまっている^{10), 11), 12)}。自然界では、気温が常に変動しているため、それらの結果の自然界での再現性は乏しいものと考えられる¹³⁾。このような状況の中、本研究では、人工気象室を用いて、変動する外気温に対し常に一定温度を加温する条件をつくり出し、これらの環境下でコナラ *Quercus serrata* を育成することで、年間を通じた気温の上昇がコナラの成長や生物季節現象に及ぼす影響について検討した。

なお、コナラを取り上げた理由は、本種が北海道南部から九州に分布する森林の主要な構成種である

こと^{14), 15)}と、温帯樹木の3つの成長型の中の1つである周期的成長を示す樹種であること^{8), 16)}による。温帯樹木で周期的成長を示す樹種は、コナラの他に、ミズナラ、アラカシ、マテバシイ、タブノキ、クスノキなどがある⁸⁾。このように、周期的成長を示す樹種が多く、その中でも本種は、植栽分布も広いことから供試植物に取り上げた。また、コナラやミズナラなどナラ類の生物季節現象の観察は、これまでに全国の大学演習林など各地で多く行われている^{17), 18)}。しかし、これらの実験は、産地の異なる種を同一ヶ所で成長比較した実験結果であり、ナラ類の気温上昇に対する影響についての育成実験は少ないといえる。

2. 材料および方法

実験は北緯34°16'、東経135°16'の和歌山大学システム工学部屋上（2002年の実験地における年平均気温：15.9°C）に設置した5基の自然採光型の人工気象室（図-1）を用いて行った。使用した人工気象室の設定温度は、常に野外の気温より1.5°C低い条件（-1.5°C区）、常に野外の気温と同じ条件（±0.0°C区）、常に野外の気温より、それぞれ1.5°C、3.0°C、4.5°C高い条件（+1.5°C区、+3.0°C区、+4.5°C区）の5種類とした。

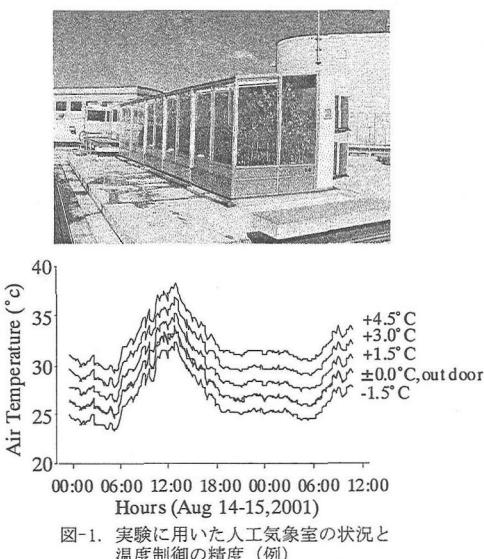


図-1. 実験に用いた人工気象室の状況と
温度制御の精度（例）

供試植物には、実験地とほぼ同じ緯度、標高で得られた三重県産の種子から増殖した3年生のコナラ

Quercus serrata の実生苗を18cmのビニルポットに植え付けたものを用いた。

供試植物を育成したポットの用土はピートモス、パーライト、マサ土を容積比で1:2:4に混合したものとし、1999年、2000年、2001年の8月中旬に全個体に対し肥効が90日タイプのIB化成肥料（N:P:K=10:10:10）を10gづつ与えた。水管理は夏季1日2回、それ以外の時期は1日1回のスプリンクラー灌水によって行った。1999年6月7日に、供試植物を各人工気象室内にそれぞれ20個体づつ搬入し、実験を開始した。その後、各処理区の主軸の成長経過（開芽時期、樹高成長、着生葉数）を全供試植物が伸長停止するまで継続して観察、記録した。

2001年には、葉緑素量の時期別変化を把握することを目的に、葉緑素計（SPAD-502 ミノルタ社製）を用いて、SPAD値を測定した。SPAD値は葉緑素含量を表す指標であるが、これまでの研究結果から葉緑素計の測定値と葉緑素含有量との間には正の相関が認められており、同種間ではその値の比較が可能であると考えられる¹⁹⁾。SPAD値の測定には、全供試植物の主軸に着生した葉5枚を対象とし、一枚の葉に対し3箇所測定して、その平均を用いた。測定は毎回、同一葉を用い、落葉するまで続けた。さらに、2000年、2001年には、紅葉時の葉緑素量の変化の違いを把握することを目的に、夏季に展開した葉を対象として上記と同じ方法でSPAD値を測定した。また、2000年には、夏季に展開した葉を対象に落葉の経過を観察した。

光合成速度については、2001年5月28日、6月25日、7月30日、8月28日、9月26日、10月25日に、各処理区から任意に選定した供試植物3個体の春に展開した葉を対象にして光合成測定装置（CIRAS-1 小糸工業社製）を用いて測定した（全処理区で合計15個体、測定に用いた葉は合計15枚）。装置の測定部であるキュベットの設定は、温度条件25°C、光強度1000 μ mol/m²/s、CO₂濃度380ppmとした。測定は、25°C恒温に調節された人工気象室内で行い、どの測定日においても、同一の葉を繰り返し用いて行った。なお、測定に用いた葉はSPAD値の測定に用いた葉と同一の葉である。

2001年3月には、各処理区から任意に選定した供試植物6個体を対象に、主軸の細胞長および根、主軸、側枝の器官別乾物重量、地際直径を測定した。なお、細胞長の測定は、主軸を節ごとに切断した後、全ての節間を対象に、プラントミクロトーム（MTH-1 日本医化器機製作所製）を用いて生体の縦断切片をつくり、偏光顕微鏡（ECLIPSE E600 Nikon製）により観察した。器官別乾物重量は、各

処理区から任意に選定した供試植物を根、主軸、側枝に切断し、それぞれの器官を乾燥機に設定温度80°Cで48時間乾燥させた後、速やかに計測した。

3. 結果および考察

表-1に2001年における各処理区の春季の開芽日を示した。これによると、春期の開芽は、+3.0°C区、+4.5°C区で3月29日の概ね同じ時期に、その後、+1.5°C区、±0.0°C区、-1.5°C区の順で開芽を開始した。このことから、設定温度が高くなるにしたがって春の開芽開始は早くなると考えられた。

表-1. 設定温度の違いがコナラの開芽時期に及ぼす影響

Date of sprouting	
-1.5°C	Apr.11±2.6 days
±0.0°C	Apr.9±3.7
+1.5°C	Apr.6±6.9
+3.0°C	Mar.29±4.0
+4.5°C	Mar.29±3.2

*開芽日は、各処理区で2個体目の開芽が確認された日をその処理区の開芽日とした。
±以下は、処理区内の標準偏差を示す。

図-2に各処理区のSPAD値の時期別変化を示した。これによると、+4.5°C区で7月初旬からSPAD値の低下が確認され、その後、他の処理区に比べ低い値を示しながら緩やかに減少していく傾向が認められた。

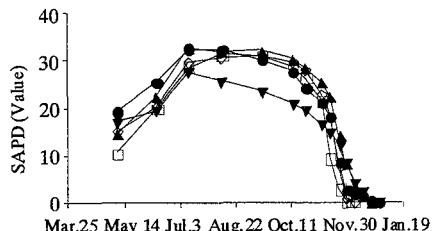


図-2. 設定温度の違いがコナラのSPAD値に及ぼす影響

□ -1.5°C ◇ ±0.0°C ▲ +1.5°C ● +3.0°C ▼ +4.5°C

また、図-3にSPAD値からみた各処理区の紅葉の経過を示した。紅葉の開始時期は2000年、2001年とも処理区間で大きな違いはみられなかった。しかし、+1.5°C区、+3.0°C区、+4.5°C区でSPAD値が10以下になった時期（葉の全体が赤くなり部分的に緑の部分が認められる時期）が、±0.0°C区に比べ、

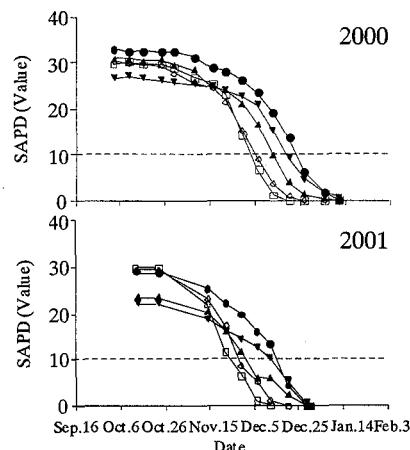


図-3. 設定温度の違いがコナラの紅葉の経過に及ぼす影響

□ -1.5°C ◇ ±0.0°C ▲ +1.5°C ● +3.0°C ▼ +4.5°C
＊上図は温度調節開始から2年目（2000年）、下図は温度調節開始から3年目（2001年）を示す。

2000年では、それぞれ7日、18日、14日、2001年では、それぞれ4日、16日、15日遅れた。つまり、温度上昇は、紅葉の進行を遅らせるが紅葉の開始時期には影響しない可能性が考えられた。

図-4に各処理区における最大光合成速度の時期別変化の平均値を示した。これによると、夏季以降、+4.5°C区で光合成速度の最大値は低くなる傾向が認められた。一般に葉緑素含量が多ければ光合成はさかんになると言われている²⁰⁾。今回得られた結果の直接的な原因が、前述したSPAD値の低下によるものかどうかは不明である。しかし、+4.5°C区のような温度上昇が起こった場合、葉緑素量や光合成速度は低下する可能性があると考えられた。

なお、高温区で夏季の光合成速度が低下する現象は本研究と同様の環境下で育成したポプラにおいても確認されている²¹⁾。

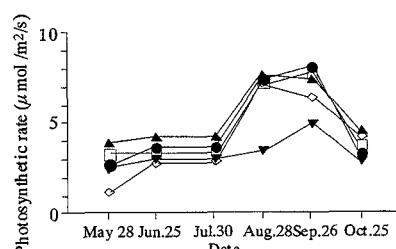


図-4. 設定温度の違いがコナラの最大光合成速度に及ぼす影響（測定条件25°C）

□ -1.5°C ◇ ±0.0°C ▲ +1.5°C ● +3.0°C ▼ +4.5°C

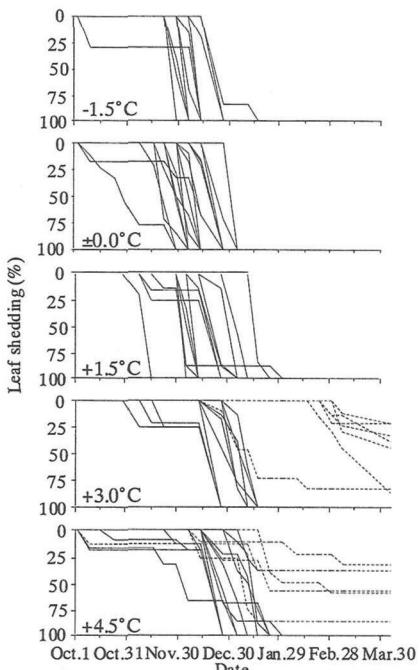


図-5. 設定温度の違いがコナラの落葉の経過に及ぼす影響

※ 点線は落葉せずに越冬した個体を示す

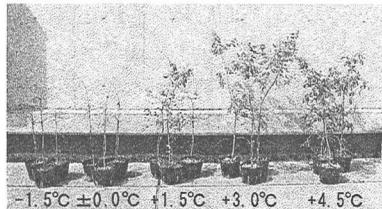


図-6. 落葉せずに葉をつけたまま越冬したコナラ（2002年3月18日）

図-5に各処理区の落葉の経過を示した。これによると、どの処理区においても、落葉時期の個体間差が大きく、各処理区の落葉時期に明確な違いはみられなかった。しかし、+3.0°C区、+4.5°C区では、落葉せずに翌春まで、葉を着葉した状態で越冬した個体が認められた（図-6）。一般に落葉現象は、葉柄の横断面に離層という小さな細胞群を形成することで生じる²²⁾。上記の結果は、日長が季節の移り変わりに同調して短くなっていくにもかかわらず、処理区内では高い温度条件であったために離層が発達しなかった可能性を示している。

図-7に各処理区の主軸の細胞長を示した。+1.5°C区、+3.0°C区、+4.5°C区の加温区で主軸の細胞長が増加した。また、±0.0°C区と+4.5°C区の主軸の細胞

長を比較した結果、+4.5°C区の細胞長は±0.0°C区に比べ平均で約20%以上大きくなっていた（図-8）。また、+4.5°C区の側枝は、±0.0°C区の側枝に比べて下方にしだれしていることが確認できた（図-9）。つまり、コナラは、気温上昇によって細胞長が大となり、幹の強度が低下する可能性があると考えられた。なお、加温区で主軸の細胞長が増加する現象は本研究と同様の環境下で育成したポプラにおいても確認されている²¹⁾。

図-10に各処理区の平均樹高を示した。これによると、平均樹高は+3.0°C区、+4.5°C区で大となる傾向が認められた。

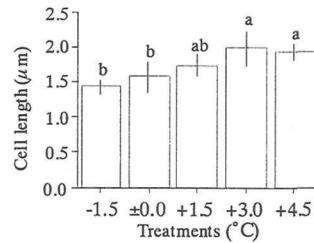


図-7. 設定温度の違いがコナラの主軸の細胞長に及ぼす影響

※国内アルファベットはDuncanの検定結果を示す
(a>b, p<0.05)

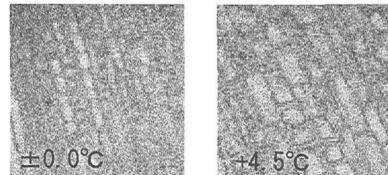


図-8. ±0.0°C区と+4.5°C区における供試個体の主軸の細胞長の比較（倍率×200）

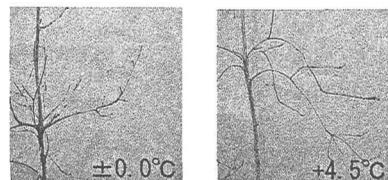


図-9. ±0.0°C区の正常な側枝と+4.5°C区で下方にしだれた側枝

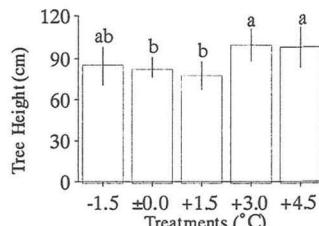


図-10. 設定温度の違いがコナラの樹高成長に及ぼす影響

※国内アルファベットはDuncanの検定結果を示す
(a>b, p<0.05)

図-11に各処理区の器官別乾物重量（根、主軸、側枝）を示した。これによると、+3.0°C区、+4.5°C区で根、主軸、側枝を合計した全乾物重量が大となった。なかでも、+4.5°C区は±0.0°C区と比較すると、2倍以上の重量となり、特に地下部（根）の増加が大となった。これらのことから、気温の上昇は、コナラの乾物生産（CO₂固定）を増加させるだけでなく、地下部へ多く蓄積する可能性があると考えられた。

また、図-12に示すように、+3.0°C区、+4.5°C区で主軸の地際直径が大きくなる傾向が認められた

図-13に各処理区の伸長成長停止後に測定した主軸の着生葉数を示した。これによると、主軸の着生葉数は+3.0°C区、+4.5°C区で多くなる傾向が認められた。

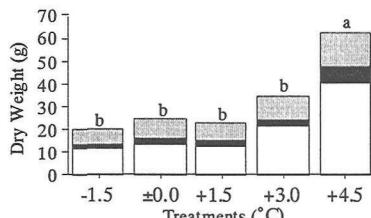


図-11. 設定温度の違いがコナラの器官別乾物重量に及ぼす影響
□ 根 ■ 側枝 □ 主軸
※図内アルファベットはDuncanの検定結果を示す
(a>b>c, p<0.05)

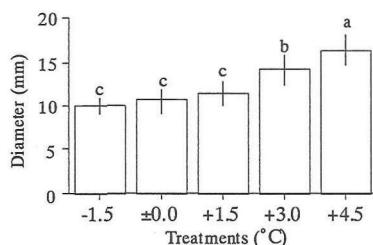


図-13. 設定温度の違いがコナラの肥大成長量に及ぼす影響
※図内アルファベットはDuncanの検定結果を示す
(a>b>c, p<0.05)

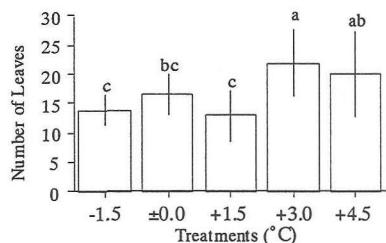


図-14. 設定温度の違いがコナラの主軸の着生葉数に及ぼす影響
※図内アルファベットはDuncanの検定結果を示す
(a>b>c, p<0.05)

4. おわりに

本研究の結果から、周期的成長を示すコナラは+1.5°C区において、成長量や光合成速度が、対照区である±0.0°C区と同程度となった。これに対し、+3.0°C区、+4.5°C区では、樹高伸長量が大となったことに加え、着生葉数、器官別乾物重量、地際直径が増加した。また、落葉せずに着葉した状態で越冬する個体が確認された。さらに、+1.5°C区、+3.0°C区、+4.5°C区のすべての加温区で、主軸の細胞長の増加および紅葉の進行の遅れが共通してみられた。

なかでも+4.5°C区は、葉緑素含量を示すSPAD値が早い時期から低下し始めたことに加え、光合成速度が夏季から秋季にかけて他の処理区に比べ低い値を示した。つまり、個葉の光合成効率の低下が考えられた。しかしながら、乾物生産量（CO₂固定量）は増加した。この要因は、樹高伸長量の増加やそれに伴う着生葉数の増加、また、伸長成長開始時期の早まりや紅葉の進行の遅れによって、成長期間が長期化したことによると考えられた。

さらに、設定温度の高い区で、紅葉の進行の遅れや落葉しない個体が確認されたことは、連鎖的に林床に生息する生物に対して影響を及ぼす可能性のあることを示している。このような生物季節現象に係る結果は、温度と日長のバランスが崩れたことにより生じたものと考えられた。また、以上の現象は、コナラに限ったことではないと考えられ、他の周期的成長を示す樹種においても今後検討していく予定である。

本研究では、高温条件下において個葉の光合成速度が低下した。個葉の光合成速度が低下する現象は、高CO₂条件下で育成した樹種でも認められている²³⁾。また、高CO₂条件下で育成した落葉樹は、葉数が増加する²³⁾ことの他に、葉が小型化するという研究結果もある²⁴⁾。さらに、アカナラの種子は、高CO₂条件下において、芽生え後の成長量が増加することも確認されている²⁵⁾。このような高CO₂条件下での樹木を用いた育成実験は各所で多く行われている²⁶⁾。本研究においても、温暖化に伴う気温上昇のみに注目した実験だけでなく、近年増加し続けるCO₂濃度など、他の環境要因の樹木に対する複合的な影響について、今後検討を深めていく必要がある。

地球規模で問題となっている温暖化は、森林をはじめ自然環境に大きな影響を及ぼすと予想されている。しかし、それら予想の多くは、平均気温が上がりれば、樹木は生育適温を求めて北方へ移動するなど、実証データに基づいた検討に乏しいのが実状である。したがって、温暖化傾向の予測とともに、環境影響

評価のような大規模なモニタリングの検討とその活用においても、種、個体レベルで予測することが重要であり、そのためには本研究のような種、個体の受ける影響についての実証研究が求められる。このことから、筆者らは、現在、樹種を増やすことに加え、人工気象室の設定温度を変更するなどして、気温の上昇が樹木の成長や生物季節現象に及ぼす影響についての実験を継続中である。

5. 引用文献

- (1) 堂本暁子、岩槻邦男：温暖化に追われる生きものたち. 413pp, 筑地出版, 東京, 1997.
- (2) Miko,U.F. and Fischlin,A.: Climate change impacts on forests In: Climate Change 1995 (Watson,R.T.,et al.eds), Cambridge, 95-130, 1996.
- (3) 内崎善衡：地球温暖化の生態系への影響予測. 日本機械学会誌 917:251-253, 1995.
- (4) 安田喜憲：地球の温暖化と日本の気候・森林. 林業技術 586 :9-13, 1991.
- (5) 井出雄二：地球温暖化と温帯・北方系樹木. 林木の育種 177 : 13-17, 1995.
- (6) 渡邊定元：地球環境問題と林木育種. 林木の育種. 175:15-18, 1995.
- (7) 河野昭一、井村治：環境変動と生物集団. 280pp, 海游社, 東京, 1999.
- (8) 櫛田達也：樹木の休眠に関する研究. 三重大演報 24 : 7-9, 2000.
- (9) 西沢秀三、原沢英夫：地球温暖化と日本. 256pp, 古今書院, 東京, 1997.
- (10) 櫛田達矢、万木豊、永田洋：ボプラの冬芽形成に及ぼす明期温度の影響. 日林誌 81:116-119, 1999.
- (11) 中島教司、養父志乃夫、櫛田達矢、永田洋：サザンカにおける土用芽の発生と花芽の形成および開花の関係. 日林誌 79:69-75, 1997.
- (12) 中島教司、万木豊、永田洋：夏季の温度および日長がサザンカの開花に及ぼす影響. 日林誌 76:584-589, 1994.
- (13) 中島教司、中尾史郎、山田宏之、山田和司、養父志乃夫：年間を通じた気温上昇がサザンカの開花に及ぼす影響. ランドスケープ研究 65:471-474, 2002.
- (14) 林弥栄：日本の樹木. 751pp, 山と溪谷社, 東京, 1985.
- (15) 伊藤修三、川里弘孝：わが国の二次林の分布. 吉岡邦二博士追悼植物生態論集:281-284, 1978.
- (16) 永田洋：林木の芽の休眠. 植物の化学調節 4 : 33-39, 1969.
- (17) 蒲谷肇、澤田晴雄、大畑茂：ミズナラとコナラの産地別苗のフェノロジー (1) 日林関東支論 50:75-77, 1999.
- (18) 柳本順、柴田昌三、秋本豊、田中弘之：産地の異なるナラ類のフェノロジー. 京都大学大学院農学研究科付属演習林/演習林試験研究年報 1998:59-66, 2000.
- (19) 吉川賢、井上雄介、嶋一徹、千葉喬三、坂本圭児：樹木の葉のクロロフィル濃度の季節的変化. 日緑工誌 19 : 215-222, 1994.
- (20) 田口亮平：植物生理学大要. 373pp, 養賢堂, 東京, 1998.
- (21) 中島教司、奥田尚孝、中尾史郎、山田宏之、養父志乃夫：温暖化に伴う気温の上昇がボプラの生育に及ぼす影響. 第113回日林学术講 2002, 287-287, 2000.
- (22) 畑野健一、佐々木恵彦：樹木の生長と環境. 382pp, 養賢堂, 東京, 1987.
- (23) Koike T.: Ecophysiological responses of the northern tree species in japan to elevated CO₂ concentration and temperature. In First IGBP Symposium, waseda Univ. (et. Y. OSHIMA) , pp. 425-430. Japan Society for Promotion of Sciences, Tokyo, 1993.
- (24) Stephan Hattenschwiler, Franco Miglietta, Antonio Raschi, Christian Körner: Morphological adjustments of mature Quercus ilex trees to elevated CO₂. Acta Oecologica 18(3):361-365, 1997.
- (25) Miao S.L.: Acorn mass and seedlings growth in *Quercus rubra* in response to elevated CO₂. Journal of Vegetation Science 6:697-700, 1995.
- (26) Giorgio Matteucci, Giuseppe Scarascia Mugnozza, Riccardo Valentini: Carbon exchange of forest at the ecosystem level: results over a three year period from two contrasting ecosystems of the Italian Peninsula. XXI IUFRO World Congress 2000 vol.3:474-475, 2000.

GROWTH OF *Quercus serrata* GROWN UNDER WARMER CONDITION

Hisanori OKUDA Atsushi NAKASHIMA Shiro NAKAO
Hiroyuki YAMADA and Shinobu YABU

The growth of *Quercus serrata* seedlings were investigated grown under several controlled temperature conditions of outdoor temperatures altered by -1.5°C, ±0.0°C, +1.5°C, +3.0°C, and +4.5°C. As a result, elongation period were earlier under warmer condition. Tree height, number of leaves, diameter of the main shoot and total dry weight were larger under +3.0°C, +4.5°C treatments. Many seedlings under +3.0°C, +4.5°C treatments didn't shed leaves. Cell length of the main shoot were larger under warmer condition. Advance of autumnal leaves under warmer condition was over due. SPAD value and photosynthetic rate decreased under +4.5°C treatment. There seemed that tree height, number of leaves, diameter of the main shoot, dry weight, cell length, advance of the autumnal leaves, shed leaves period, SPAD value and photosynthetic rate of *Quercus serrata* seedlings should change under warmer condition.