

(27) 異なる温度条件下で育成したコナラの成長と生物季節現象

Growth and phenology of *Quercus serrata* grown under different temperature conditions

奥田 尚孝*, 中島 敦司**, 櫛田 達矢***, 中尾 史郎**, 山田 宏之**, 養父 志乃夫**
Hisanori OKUDA*, Atsushi NAKASHIMA**, Tatsuya KUSHIDA***, Shiro NAKAO**, Hiroyuki YAMADA**, Shinobu YABU**

ABSTRACT; The growth of *Quercus serrata* seedlings were investigated grown under several controlled temperature conditions of outdoor temperatures altered by -1.0°C , $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$, $+1.0^{\circ}\text{C}$, $+2.0^{\circ}\text{C}$, and $+3.0^{\circ}\text{C}$. As a result, elongation, number of leaves, length between leaves, flushing times and diameter of the main shoot were greater under $+3.0^{\circ}\text{C}$ treatment. However, leaf area and leaf thickness of seedlings under $+3.0^{\circ}\text{C}$ treatment became almost the same as leaf area and leaf thickness of seedlings under $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ treatment. Advance of autumnal leaves under warmer condition was overdue. Many seedlings under $+3.0^{\circ}\text{C}$ treatment didn't shed leaves and abscission layer of many seedlings under $+3.0^{\circ}\text{C}$ treatments were not developed. There seemed that elongation, number of leaves, length between leaves, flushing times, diameter of the main shoot, advance of autumnal leaves, shed leaves period, and development of abscission layer of *Quercus serrata* seedlings should change under warmer condition.

KEYWORDS; fallen leaves, growth, *Quercus serrata*, warming

1. はじめに

近年、地球規模での温暖化が懸念されている。このような中、森林やそれを構成する樹木に及ぼす温暖化の影響についても予測されている^{1), 2), 3), 4)}。さらに、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についても予測されている^{2), 3)}。しかし、このような予測は、非科学的な議論や理屈からの予測に終始しており、実証データを基にした検討に乏しいのが実状である。よって、温暖化が森林や樹木に及ぼす影響を予測するためには、種、個体の受ける影響についての様々な実証研究が求められる。

温暖化の進行に伴い、気温の変化、降水量の変化、土壌水分の変化など、環境条件の変化による様々な影響が懸念されている。これまでも、気温上昇に対する影響についての樹木を用いた育成実験は各所で行われている^{5), 6), 7)}。しかし、それらの多くは、恒温条件や日長処理と変温処理を組み合わせたものなど自然界では起こりえないような条件設定にとどまっている。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といえる⁸⁾。

このような中、筆者らは、本研究に先立ち、温暖化に伴う気温の上昇が樹木の成長に及ぼす影響を検討する実証研究の1つとして、コナラ実生苗を用いた育成実験を1999年の6月から開始した。この実験では、グロースチャンバーを用いて変動する外気温に対して常に同じ温度条件および 1.5°C 、 3.0°C 、 4.5°C 加温する温度条件をつくり出し、それらの中で個体を育成し、気温の上昇が本種の成長に及ぼす影響について調べた^{9), 10)}。これによると、外気温 $+1.5^{\circ}\text{C}$ の処理区で育成した本種の樹高伸長量、年間のフラッシュ（開芽）の回数、地際直径、着生葉数は、外気温 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区と同程度となった。これに対し、外気温 $+3.0^{\circ}\text{C}$ 、 $+4.5^{\circ}\text{C}$ の処理区で育成した本種は、樹高伸長量、年間のフラッシュの回数、地際直径、着生葉数が、外気温 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区に比べ、増加した。このことから、 1.5°C を上回る気温上昇は、本種の成長に対して大きな影響を及ぼす可能性があると考えられた。

*和歌山大学大学院システム工学研究科 (Graduate School of System Engineering, Wakayama University)

**和歌山大学システム工学部 (Faculty of System Engineering, Wakayama University)

***東京大学医科学研究所 (The Institute of Medical Science, The University of Tokyo)

そこで、本報では、コナラの成長に対して影響を及ぼす気温を外気温+2.0℃という仮説を立て、2002年6月からグロースチャンパーを用いて実験を開始した。その結果、本種の成長に影響を与える分岐点に加え、気温上昇が本種の生物季節現象に与える影響の一部が明らかになったので報告する。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と^{11), 12)}、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による^{13), 14)}。温帯樹木で周期的成長を示す樹種は多く、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¹³⁾。このように、周期的成長を示す樹種は多く、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^{15), 16), 17)}。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に設置した5基の自然採光型のグロースチャンパー（図-1）を用いて行った。使用したグロースチャンパーの設定温度は、常に野外の気温より1.0℃低い条件（-1.0℃区）、常に野外の気温と同じ条件（±0.0℃区）、常に野外の気温より、それぞれ1.0℃、2.0℃、3.0℃高い条件（+1.0℃区、+2.0℃区、+3.0℃区）の5種類とした。

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（平均樹高：52cm）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、バーミュキュライトを1:1に混合したものとし、2002年の7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。一個体に対する灌水量は夏季で1日当たり200cc、それ以外の期間では100ccとした。2002年6月1日に、供試植物を各処理区にそれぞれ10個体づつ搬入し、実験を開始した。その後、各処理区の供試植物の年間伸長量、年間のフラッシュの回数、着生葉数、葉間長、地際直径、葉面積、葉厚を全供試植物が伸長停止するまで観察、記録した。また、紅葉、落葉の経過についても観察した。

伸長量の測定は、各処理区の供試植物の主軸の伸長量を対象とした。着生葉数については、各処理区のすべての供試植物の葉の展開が終了し、新たにフラッシュが確認されなくなった2002年10月に、各個体に着生した葉の総数を調べた。

葉面積の測定は、過去に葉の長径（長さ）と短径（幅）の積と実際の葉面積の間に、正の相関が認められている^{18), 19)}ことから、葉面積は葉の長径と短径を計測すれば、推定できるものと考えられた。本実験においては、上記の手法を参考にし、全供試個体の主軸に着生した全ての葉の長径と短径の積を測定した後、平均を取ることで個葉の葉面積を導き出した。さらに、個体あたりの着生葉数と掛け合わせることで、個体あたりの葉面積を推定した。

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、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数であるが、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の間には正の相関が認められており、同種間での比較が可能であると考えられる^{20), 21)}。SPAD値の測定には、全供試植物の主軸の先端から下に三枚の葉を対象とし、一枚の葉に対し三箇所測定し

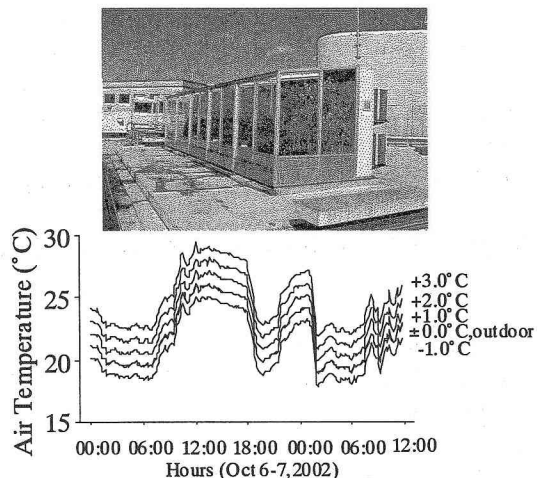


図-1. 実験に用いたグロースチャンパーの状況と温度制御の精度（例）

て、その平均を用いた。測定は、毎回同一の葉を用い、落葉するまで続けた。

落葉の経過を把握することを目的に、2002年10月中頃から、全供試植物の主軸先端から下に10枚に葉を対象に、落葉の経過を観察した。観察は対象の葉がすべて落葉するまで行った。

3. 結果および考察

図-2に各温度処理区の年間の樹高伸長量を示した。これによると、年間の樹高伸長量は、+3.0℃区で大となる傾向が認められた (Kruskal-Wallis検定, $p=0.037$)。図-3に各温度処理区の個体あたりの着生葉数を示した。これによると、個体あたりの着生葉数は、+3.0℃区で多くなる傾向が認められた (Kruskal-Wallis検定, $p=0.00081$)。図-4に各温度処理区の個体あたりの葉間長を示した。これによると、+3.0℃区で個体あたりの葉間長が増加する傾向が認められた (Kruskal-Wallis検定, $p=0.045$)。また、各温度処理区の年間のフラッシュの回数は、+3.0℃区で大となる傾向が認められた (Kruskal-Wallis検定, $p=0.0309$) (図-5)。つまり、+3.0℃区のコナラは、年間のフラッシュの回数および葉間長が増加したことにより、年間伸長量、着生葉数が増加したものと考えられた。さらに、図-6に各温度処理区の個体あたりの地際直径を示した。これによると、個体あたりの地際直径は、+3.0℃区で大となる傾向が認められた (Kruskal-Wallis検定, $p=0.00028$)。図-7に各温度処理区の個葉の葉面積を示した。これによると、個葉の葉面性は、処理区間で差が認められなかった (Kruskal-Wallis検定, $p=0.655$)。しかし、+3.0℃区では、前述したように、個体あたりの着生葉数が増加したために、個体あたりの葉面積、つまり全ての葉の葉面積の合計は、他の温度処理区に比べ、大となった (Kruskal-Wallis検定, $p=0.000818$) (図-8)。近年、高CO₂条件下での樹木を用いた育成実験が各所で多く行われている²²⁾。高CO₂条件下で育成した落葉広葉樹は、分枝や着生葉数が増加することに加え、葉が小型化する等も確認されている^{23) 24)}。本研究では、上述したように加温開始1年目では、個葉の葉面積に処理区間の違いはみられなかった。しかし、育成実験を継続している現在では、加温区で個葉が大幅に小型化することが確認されているため、個葉の葉面積については今後検討を深めていく必要があると考えられる。図-9に各温度処理区の葉厚を示した。これによると、個体あたりの葉厚は、処理区の違いによらずほぼ同じとなった (Kruskal-Wallis検定, $p=0.273$)。

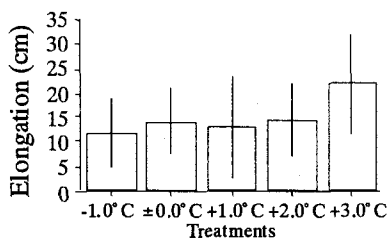


図-2. 設定温度の違いがコナラの年間伸長量に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

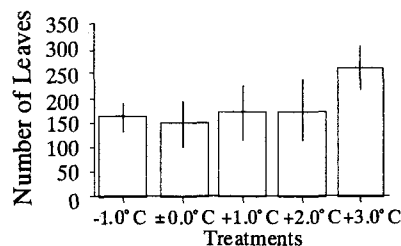


図-3. 設定温度の違いがコナラの個体あたりの着生葉数に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

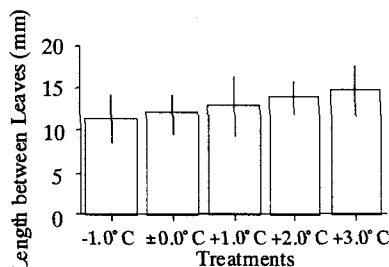


図-4. 設定温度の違いがコナラの個体あたりの葉間長に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

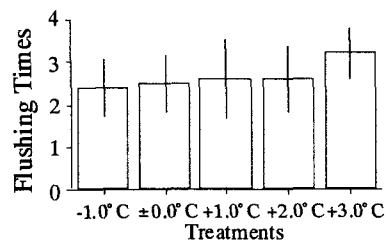


図-5. 設定温度の違いがコナラの年間のフラッシュの回数に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

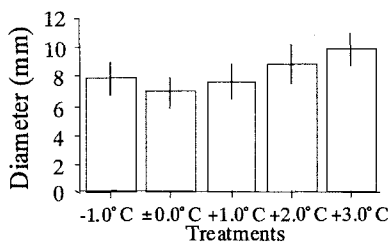


図-6. 設定温度の違いがコナラの地際直径に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

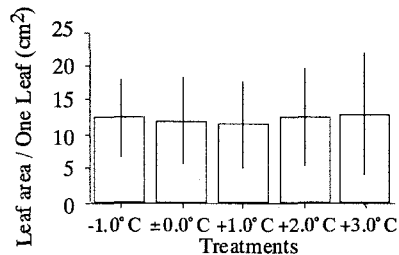


図-7. 設定温度の違いがコナラの個葉の葉面積に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

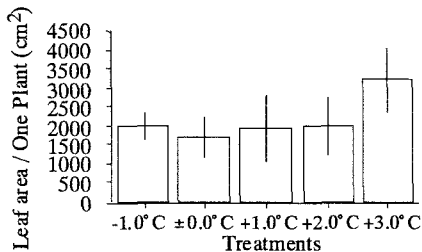


図-8. 設定温度の違いがコナラの個体あたりの葉面積に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

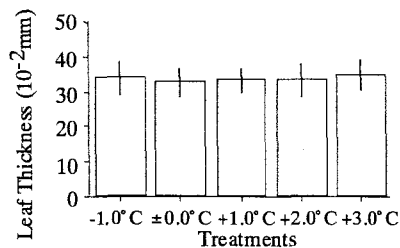


図-9. 設定温度の違いがコナラの個体あたりの葉厚に及ぼす影響

※中央の垂線：標準偏差

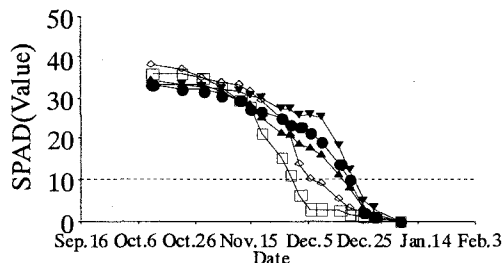


図-10. 設定温度の違いがコナラの紅葉の経過に及ぼす影響

□ -1.0°C ◇ ±0.0°C ▲ +1.0°C ● +2.0°C ▼ +3.0°C

図-10にSPAD値からみた各温度処理区の紅葉の経過を示した。紅葉の開始時期は、処理区間で大きな違いはみられなかった。しかし、各温度処理区の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)は、-1.0°C区においては、2002年11月30日、±0.0°C区は12月6日、+1.0°C区は12月18日、+2.0°C区は12月20日、そして+3.0°C区では12月22日であった。つまり、加温区では、多くの個体で、SPAD値が10以下になった時期が±0.0°C区に比べ10日～15日遅れた。したがって、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を及ぼさない可能性が考えられた。

図-11に各温度処理区の落葉の経過を示した。これによると、落葉の開始時期は、処理区間で明確な違いはみられなかった。しかし、加温区では、落葉の進行が遅れる個体が確認された。さらに、+3.0°C区では、落葉せずに翌春まで、葉を着生した状

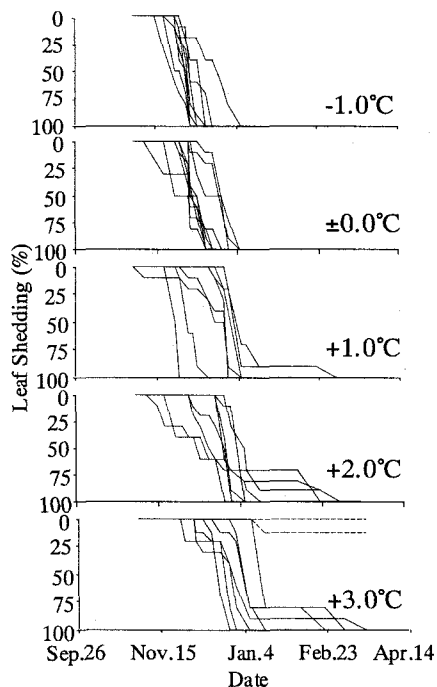


図-11. 設定温度の違いがコナラの落葉経過に及ぼす影響

※破線は落葉せずに越冬した個体を示す

態で越冬する個体が認められた(図-12)。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²⁴⁾。そこで、 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区と $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区のコナラの離層の状態を偏光顕微鏡(ECLIPSE E600 Nikon製)により観察してみたところ、 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区ではほぼすべての個体で離層の発達が確認されたが、 $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区では、多くの個体で離層が発達していなかった(図-13)。これらの結果は、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。

本研究では、加温区で、紅葉の進行の遅れや離層が未発達 of 個体が確認された。これらは、温度と日長のバランスが崩れたために生じた可能性が高いと考えられる。落葉については、カシワやマンサク等で葉をつけたまま越冬し、春先に落葉するものもあるため²²⁾、詳細については、離層の発達だけでなく、葉の老化等の検討も含めて今後の課題とする。

実験開始時期や供試個体の状態が本研究とほぼ同じで、グロースチャンパーの各温度処理区の設定温度を、 -1.5°C 、 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 、 $+1.5^{\circ}\text{C}$ 、 $+3.0^{\circ}\text{C}$ 、 $+4.5^{\circ}\text{C}$ として行った1999年の実験では、以下のことが明らかとなった⁹⁾。 $+1.5^{\circ}\text{C}$ 区では、年間伸長量、年間のフラッシュの回数、地際直径、着生葉数が $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区とほぼ同じであり、 1.5°C 程度の気温上昇はコナラの成長に影響を及ぼさないと考えられた。これに対して、 $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区、 $+4.5^{\circ}\text{C}$ 区においては、年間伸長量、年間のフラッシュの回数、地際直径、着生葉数が増加した。落葉の時期は $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区、 $+4.5^{\circ}\text{C}$ 区で遅れた。つまり、グロースチャンパーの各温度処理区の設定温度を変更した今回の実験の結果と同様に、 3.0°C の気温上昇はコナラの樹高伸長、フラッシュの回数、着生葉数および生物季節現象に大きな影響を及ぼすと考えられた。

また、1999年と2002年の実験期間中の和歌山市における気温の変化を、図-14に示した。これによると、コナラの成長期である6月から8月の気温は1999年と2002年でほぼ同じであったが、1999年は残暑が厳しかったため、9月以降の気温は2002年より高く推移した。このため、1999年では、2002年よりも多くフラッシュする個体が認められた。また、紅葉および落葉の時期は2002年よりも遅れた⁹⁾。しかしながら、外気温 $+3.0^{\circ}\text{C}$ がコナラの成長に影響を及ぼすことや落葉の時期を遅らすことは1999年と2002年で共通していた。つまり、コナラの成長期間や生物季節現象の発現時期は各年の気温条件により一定とならないが、少なくとも、 $+3.0^{\circ}\text{C}$ の気温上昇は、コナラの成長や生物季節現象に対して影響を及ぼす可能性の高いことが今回行った実験と1999年の実験から裏付けられた。本研究に先立って行われた1999年の実験で、 1.5°C を上回る気温上昇はコナラの成長に対して外部形態で確認できる程度の大きな影響を及ぼすと考えられた。そのことから、本研究では外気温 $+2.0^{\circ}\text{C}$ の処理区を加え、実験を開始した。その結果、外気温 $+2.0^{\circ}\text{C}$ を上回る条件にコナラの成長に大きな影響を与え始める分岐点がある可能性が考えられた。

4. まとめ

異なる温度条件下でコナラ実生を育成し、気温上昇が本種の成長や生物季節現象に及ぼす影響について調べてみた結果、以下のことが明らかとなった。

- 1) $+1.0^{\circ}\text{C}$ 区および $+2.0^{\circ}\text{C}$ 区の供試植物の年間伸長量、着生葉数、葉間長、年間のフラッシュの回数、地際直径、個葉の葉面積、個葉の葉厚は、対照区である $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区の供試植物と同程度となった。
- 2) $+1.0^{\circ}\text{C}$ 区および $+2.0^{\circ}\text{C}$ 区の供試植物の紅葉、落葉については、その進行が遅れた。
- 3) $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区の供試植物の個葉の葉面積、個葉の葉厚は、 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区と同程度であったが、年間伸長量、着

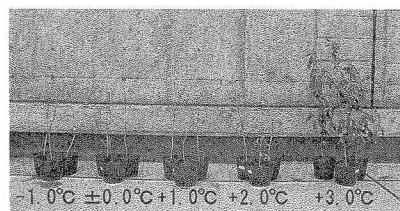


図-12. 各温度処理区における落葉の状態 (2003年3月5日)

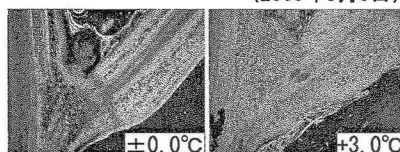


図-13. $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区と $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区における離層の発達の違い

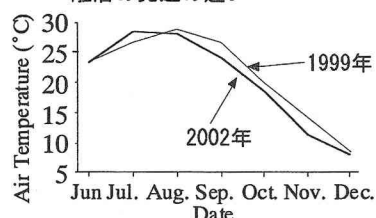


図-14. 和歌山市における1999年と2002年の気温変化の違い

生葉数は、葉間長および年間のフラッシュの回数が増加したために他の処理区に比べ大となった。

- 4) +3.0℃区の供試植物の紅葉、落葉については、+1.0℃区、+2.0℃区と同様、その進行が遅れた。さらに、落葉しない個体が確認された。

コナラは、前年に周期伸長を活発に行った個体ほど、翌年に発生するシュート（新条）の数が増加し、枝分枝も起こりやすい²⁶⁾。本研究は、現在も実験を継続中であるので、2年目以降の同一個体の受ける気温上昇の影響について、今後も検討していく予定である。

引用文献

- 1) 堂本暁子・岩槻邦男 (1997) 温暖化に迫られる生きものたち. 413pp, 築地出版, 東京.
- 2) 井出雄二 (1995) 地球温暖化と温帯・北方系樹木. 材木の育種 177:13-17.
- 3) 渡邊定元 (1995) 地球環境問題と材木育種. 材木の育種 175:15-18.
- 4) 内嶋善兵衛 (1995) 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.
- 5) 櫛田達矢・万木豊・永田洋 (1999) ポプラの冬芽形成に及ぼす明期温度の影響. 日林誌 81:116-119.
- 6) 中島敦司・養父志乃夫・櫛田達矢・永田洋 (1997) 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.
- 7) 中島敦司・万木豊・永田洋 (1994) 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.
- 8) 中島敦司・中尾史郎・山田宏之・山田和司・養父志乃夫 (2002) 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.
- 9) 中島敦司・藤原史裕・養父志乃夫・中尾史郎・櫛田達矢・松本勝正・山田和司 (2000) 地球温暖化がコナラの成長に及ぼす影響. 第113回日林学術講 2000, 429-429.
- 10) 奥田尚孝・中島敦司・中尾史郎・山田宏之・養父志乃夫 (2003) 温暖条件下で育成したコナラの成長. 環境システム研究論文集 31 印刷中
- 11) 林弥栄 (1985) 日本の樹木. 751pp, 山と溪谷社, 東京.
- 12) 伊藤修三・川里弘孝 (1978) 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.
- 13) 櫛田達也 (2000) 樹木の休眠に関する研究. 三重大演報 24: 7-9.
- 14) 永田洋 (1969) 林木の芽の休眠. 植物の化学調節 4: 33-39.
- 15) 生方正俊・林英司・丹藤修・河野耕蔵 (1994) 北海道におけるミズナラの開葉の産地間差. 日林論 105:451-454.
- 16) 蒲谷肇・澤田晴雄・大畑茂 (1999) 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.
- 17) 柳本順・柴田昌三・秋本豊・田中弘之 (2000) 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.
- 18) 小池孝良・坂上幸雄・藤村好子 (1981) 北海道カンバ属単葉の生長. 日林北支講 30:136-138.
- 19) 小池孝良・坂上幸雄・藤村好子 (1982) ウダイカンバ・シラカンバ・ダケカンバの単葉の生長におよぼす光と温度の影響. 日林北支講 31:88-90.
- 20) 只木良也・木下真実子 (1988) 葉緑素計 SPAD-501 を用いて測定した樹木の葉のクロロフィル濃度. 日林誌 70: 488-490.
- 21) 吉川賢・井上雄介・嶋一徹・千葉喬三・坂本圭児 (1994) 樹木の葉のクロロフィル濃度の季節的变化. 日緑工誌 19: 215-222.
- 22) Giorgio Matteucci, Giuseppe Scarascia Mugnozza, Riccardo Valentini (2000) 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.
- 23) Koike T. (1993) Ecophysiological response of deciduous broadleaved trees species in Japan to elevated CO₂ concentration and temperature. In: First IGBP Symposium, Waseda Univ. (ed. Y. OSHIMA), pp. 425-430. Japan Society for Promotion of Science, Tokyo.
- 24) Stephan Hattenschwiler, Franco Miglietta, Antonio Raschi, Christian Koner (1997) Morphological adjustments of mature Quercus ilex trees to elevated CO₂. Acta Oecologica 18(3):361-365.
- 25) 畑野健一・佐々木恵彦 (1987) 樹木の生長と環境. 382pp, 養賢堂, 東京.
- 26) 藤井貴史・橋本良二 (1999) 母樹保全法更新面に発生したコナラ稚樹の周期伸長と幹枝系発達. 岩大演報 30:119-130.