

(28) 年間を通じた温暖条件下で育成したブナの成長と生物季節

Effects of year-round warmer condition to the growth and phenology of *Fagus crenata*

山本将功*, 中島敦司**, 櫛田達也***, 中尾史郎**, 山田宏之**, 養父志乃夫**

Masanori YAMAMOTO*, Atsushi NAKASHIMA**, Tatsuya KUSHIDA***, Shiro NAKAO**, Hiroyuki YAMADA**, Shinobu YABU**

ABSTRACT; This study aimed to examine that effects of year-round warmer condition to the growth and phenology of three-year-old *Fagus crenata* seedlings. This study was investigated under several controlled temperature conditions of outdoor temperatures altered by -1.0°C , $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$, $+1.0^{\circ}\text{C}$, $+2.0^{\circ}\text{C}$, $+3.0^{\circ}\text{C}$. As a result, the terminal leaf buds elongation were almost the same under each warmer condition. But, the terminal leaf buds under warmer conditions required more cumulative temperature on growth. Photosynthetic rate had decreased under each warmer condition since June, 2002. Shedding leaves started under each warmer condition were almost the same, but, some shedding leaves under warmer condition were late on progress. And some seedlings under each warmer condition passed the winter without shedding leaves. Year-round warmer condition furthered to increase the percentages of the secondary flush. Some proleptic shoots under warmer condition were longer than Lammas shoots. There seemed that the growth and phenology of *Fagus crenata* seedlings were affected to year-round warmer condition.

KEYWORDS; *Fagus crenata*, growth, Photosynthesis, shedding leaves, warming

1. はじめに

21世紀以降、我々人類は多くの環境問題に直面している。このような中、近年、世界中で多くの議論がなされている問題の一つに温暖化がある^[9]。温暖化には、地球温暖化や、エルニーニョ現象など異常気象による気候の温暖化等がある。これら温暖化問題に共通して言えることは、気温が上昇するということである^[10, 13]。この気温の上昇は、自然環境に大きな影響を及ぼす可能性があると指摘されている^[9]。例えば、自然環境を構成する要素の一つである樹木が受ける影響としては、開芽や紅葉の時期、樹高伸長量、干ばつや風に対する耐性、生育適地などが変化する可能性があると整理されている^[21]。

ブナ *Fagus crenata* は、林内の種の多様性や水源涵養機能等が、世界的に注目されている樹木である^[5, 14, 18]。こういった特徴から、ブナは森林を構成する重要な樹木の一つだと言える。このように重要な樹木であるブナは、温暖化に伴う気温の上昇の影響を受けることが危惧されている^[8, 20, 21]。例えば、渡辺らによる北方のブナについての研究では、温暖化に伴いブナの分布域が北上した場合、北方のブナは、成長型が固定成長から連続成長に変化し、現在よりも成長が速くなることは対照的に、寿命は短くなり、その一方で裸地に更新し、先駆樹種となるといった可能性が指摘されている^[19, 21]。

本研究に先立ち、筆者らは、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ことを目的として、ブナ実生苗を用いた育成実験を行った。実験は2001年12月から、翌2002年5月末まで行い、冬季から春季にかけた気温の上昇がブナの成長に及ぼす影響について検討した^[21]。この実験では、グロースチャンバーを用い、変動する外気温に対して常に同じ温度条件、 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た。この結果、温度条件が高くなるほど、早春の芽の膨らみだし開始が

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

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

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

遅くなる一方で、開芽は早くなった。また、早春の芽の膨らみだし開始から開芽までの期間から日平均気温の積算温度を求めたところ、設定温度が高くなるにしたがって積算温度が高くなった。このことから、設定温度が高くなるほど早春の芽の膨らみだし開始から開芽までに多くの熱量を要する可能性が考えられた。これらのことから、冬季から春季にかけた気温の上昇は、ブナの成長に対して影響を及ぼすという重要な知見が得られた。しかし、夏季の気温の上昇がブナに及ぼす影響については明らかにすることができなかった。

そこで本研究では、年間を通じた気温の上昇が、ブナの成長や生物季節に及ぼす影響を確認し、温暖条件下での樹木個体の生育状況を把握することを目的として、ブナを供試植物とした育成実験を行った。

2. 材料および方法

実験は、和歌山大学システム工学部（北緯 34° 16′，東経 135° 16′）に設置した 5 基の自然採光型グロースチャンパーを用いて行った。グロースチャンパーの温度条件の設定は、野外の気温より常に +1.0℃、+2.0℃、+3.0℃加温、野外の気温と同じ、野外の気温より -1.0℃減温する 5 種類とした（図-1）。ただし、実験地の標高が 80m であるのに対し、ブナの生育標高は一般的に 750m～1700m といわれている。標高が 100m 異なる毎に、気温は約 0.6℃づつ変化することが知られている^[1,15]。実験地の標高とブナの成育標高は約 650m 以上の差があるため、実験地における野外の気温は、少なくとも +4.0℃以上温暖化された条件とみなすことができる。そこで本研究では、設定した 5 種類の温度条件にそれぞれ 4.0℃を加え、+3.0℃、+4.0℃、+5.0℃、+6.0℃、+7.0℃と取り扱った（表-1）。なお、本研究は気温の上昇のみに着目しているため、グロースチャンパー内の CO₂ 濃度、湿度、日長といった各条件については野外と同じとした。水管理は、夏季 1 日 2 回、夏季以外の季節は 1 日 1 回の頻度で自動灌水装置を用いて行った。

実験に用いた供試植物は、実験地とほぼ同緯度である大分県産のブナの 3 年生実生苗を 18cm のビニルポットに植付けたものとした。なお、実験に用いた実生苗の種子は、標高 750m～800m に自生する同一母樹から採取したものとした。また、種子の採集後から実験を開始するまでの期間、大分県内に位置する標高 500m の育苗地で実生苗の育成を行った。供試用土は、ピートモス、バーミキュライトを 1：1 の割合で混合したものとし、2002 年 8 月 22 日には、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 1 ポット当たり 10g 施した。

2002 年 6 月 1 日に各グロースチャンパーへ 10 個体ずつ供試植物を搬入し、温度処理を開始した。その後、異なる温度条件下でのブナの生育状況を知ることが目的として、冬芽の長さの変化、夏季の光合成速度、落葉、土用芽の発生の有無について観察、測定を行った。

冬芽の長さの変化については、全個体の主軸と側軸の頂芽を対象とし、冬芽の発育期間中 3 日おきの頻度でノギスを用いて計測した。一般的なブナの開芽時期は 3 月下旬から 5 月上旬であり、開芽後のシュートの伸長停止時期は 5 月上旬から下旬であることが知られている^[4,16,17]。ブナはシュートの伸長と共に冬芽の発育を行うことから、供試個体搬入時に、すでに全個体の冬芽は同じ条件の下で発育を開始していたと考えられた。また、発育開始は同じ条件であったことから、発育開始から供試個体搬入までの期間は、本研究の加温処理と関連しないと考えられた。そこで、本研究でいう冬芽の発育期間とは、供試個体搬入時から冬芽の発育停止までの期間とした。光合成速度の測定については、2002 年 7 月 2 日、8 月 1 日、9 月 3 日、10

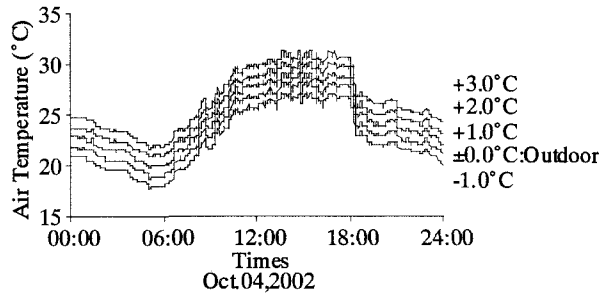


図-1 グロースチャンパー内の温度制御の状況

表-1 ブナの生育環境に考慮して設定したグロースチャンパーの温度条件

元の設定温度条件	4.0℃加温した温度条件
-1.0℃	+3.0℃
±0.0℃	+4.0℃
+1.0℃	+5.0℃
+2.0℃	+6.0℃
+3.0℃	+7.0℃

月5日にCIRAS-1（小糸工業社製）を用い、2002年春に展開した主軸の葉を対象として行った。測定に際しては、25℃恒温に調整したグロースチャンバー内へ供試植物を一時的に搬入した。測定部であるキュベット内の温度も25℃一定に調整し、その他のキュベットの設定条件は、光強度1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、 CO_2 濃度380ppmとした。落葉については、2002年夏季から冬季にかけて週1回の頻度で、全個体の落葉した葉の枚数を記録した。2002年6月の供試個体搬入後、冬芽の長さを計測した主軸と側軸の頂芽に加え、主軸と側軸の側芽も対象として、異なる温度条件下での土用芽の発生割合を比較する目的で、3日おきの頻度で頂芽および側芽の長さを測定した。一般的に土用芽はその発生する芽によって頂芽からのもの（Lammas shoot）と、側芽からのもの（proleptic shoot）とに分けられている^[6, 11, 12]。そこで、本研究でもこの定義に従い、主軸および側軸の頂芽からの土用芽をLammas shoot、主軸および側軸の側芽からの土用芽をproleptic shootとした。

3. 結果および考察

3. 1. 温度条件の違いが発育停止後の冬芽の長さおよび冬芽の発育期間、および発育期間における積算温度に及ぼす影響

図-2に全個体の冬芽の発育が停止した、2002年12月における各処理区の冬芽の長さを示した。これによると、+5.0℃の冬芽の長さが最大となり、+3.0℃、+6.0℃、+7.0℃の冬芽の長さには差が認められなかった。このことから、冬芽の内部における葉原基の形成は、各処理区間で大きな違いはないものと考えられた。

図-3に冬芽の発育期間と、発育期間から求めた日平均気温の積算温度を示した。これによると、まず、冬芽の発育期間は設定温度が高くなるほど長くなった。また、冬芽の発育期間から求めた積算温度は、設定温度が高くなるほど高くなった。

上述したように、発育停止後の冬芽の長さは、各処理区間で差が認められなかった。しかし、冬芽の発育期間は設定温度が高くなるほど長くなったことから、設定温度の高い処理区では発育抑制が起こると判断された。そのため、高い設定温度区の個体は冬芽の発育に多くの期間を要し、多くの熱量を得ることで低い設定温度の個体と同じ程度の葉原基の形成をしたものと考えられた。

3. 2. 温度条件の違いが光合成速度に及ぼす影響

各処理区別の最大光合成速度の季節変化を図-4に示す。これによると、全ての処理区において最大

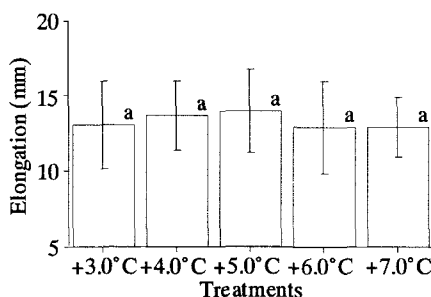


図-2 温度条件の違いが発育停止後の冬芽の長さに及ぼす影響

棒グラフ：各処理区の平均値

中央の垂線：標準偏差

アルファベット：Duncanの検定結果 ($p < 0.05$)

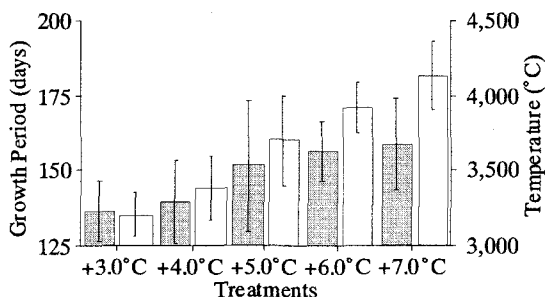


図-3 温度条件の違いが冬芽の発育期間および発育期間における積算温度に及ぼす影響

棒グラフ：各処理区の平均値

中央の垂線：標準偏差

■：成長期間

□：成長期間における積算温度

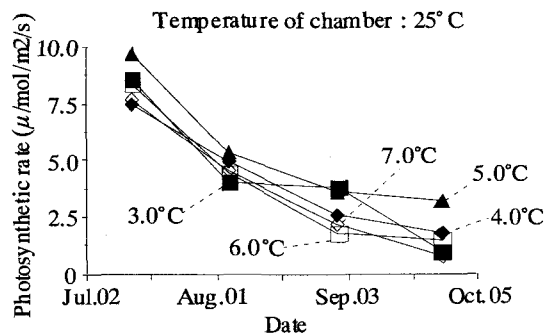


図-4 温度条件の違いがブナの最大光合成の季節変化に及ぼす影響

光合成速度は徐々に低下していき、2002年10月には最も低い値を示した。一般的に、野外でブナの光合成速度を測定した場合、夏季から秋季にかけて光合成速度は最も高い値を示すことが知られている。しかし、本研究においてそのような傾向は認められなかった。光合成速度が低下した要因の一つとして、8月以降各処理区において褐色に変化した葉の増加が考えられる。この褐色に変化した葉を葉緑素計で測定した場合、葉緑素計はエラー値を示し測定できなかった。なお、一般的に緑葉が変色するという葉の老化現象は、高い温度ほど進行することが知られている^[6]。そのため、高温条件下で育成したブナでは、夏季以降に本研究で認められたような葉の変色が起こる可能性が考えられた。

3. 3. 温度条件の違いが落葉に及ぼす影響

図-5に各処理区別の落葉経過を示す。これによると、落葉開始時期は各処理区において差が認められなかった。しかし、高い設定温度では、落葉の進行が遅れる個体が確認された。また、各処理区において、葉を落葉させずに着葉した状態で越冬した個体が認められた。この落葉しない葉を葉緑素計で測定した場合、葉緑素計はエラー値を示し測定できなかった。

一般的に落葉は、種々原因によって葉の生理作用が衰えた時に起こることが知られている^[2,3]。形態学的には、多くの木本植物の落葉は葉柄の基部に離層と呼ばれる細胞群の発達を伴うことが知られている^[3]。このことから、落葉しない葉が発生した理由として、秋の訪れと伴に日長が短くなっていったにも関わらず非常に高い温暖条件であるために、離層が発達しなかった可能性が考えられた。

3. 4. 温度条件の違いと土用芽の発生との関係

図-6に各処理区における各個体のLammas shootの発生割合を示す。また、図-7に各処理区各処理区における各個体のproleptic shootの発生割合を示す。これらによると、Lammas shootの発生割合が最も高い個体は、+5.0℃において確認された。Lammas shootの発生した個体数は、+3.0℃において最も多く、10個体中7個体であった。また、proleptic shootの発生割合が最も高い個体は、+6.0℃において確認された。

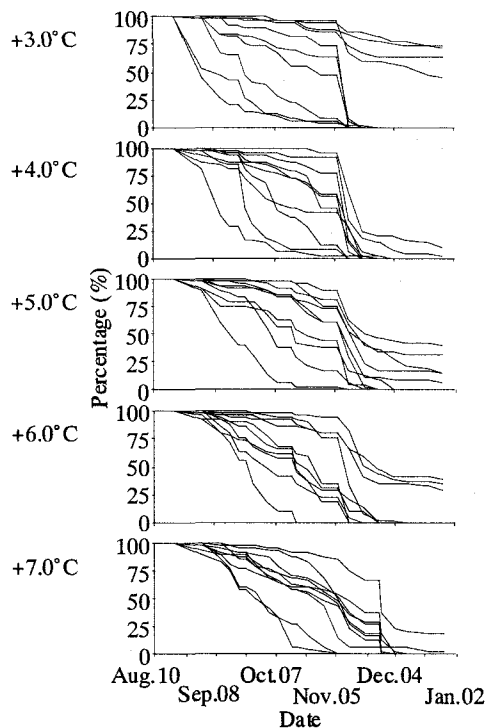


図-5 温度条件の違いがブナの落葉経過に及ぼす影響

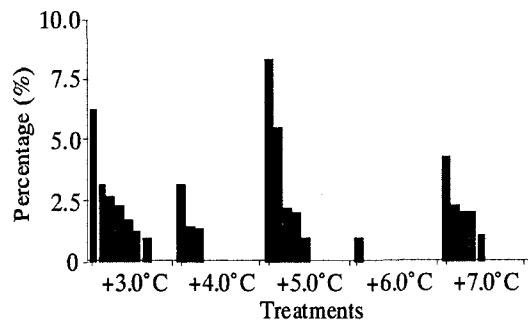


図-6 温度条件の違いがLammas shootの発生に及ぼす影響

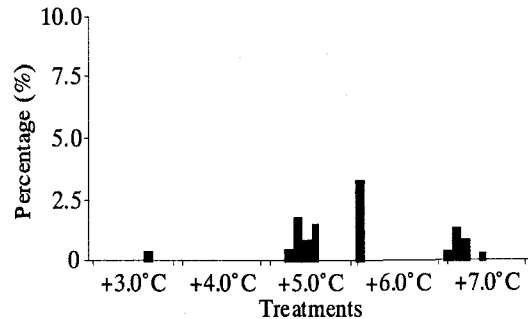


図-7 温度条件の違いがproleptic shootの発生に及ぼす影響

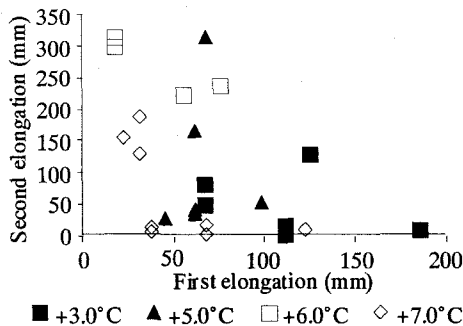
さらに、+5.0℃ではLammas shootが発生していないにも関わらず、proleptic shootの発生した個体も認められた。

3. 5. 土用芽の発生によるシュート伸長量の変化

春の1次成長で伸長したシュートの伸長量を1次伸長量、2次成長で形成されたシュートの伸長量を2次伸長量、3次成長で形成されたシュートの伸長量を3次伸長量とし、各処理区における供試個体の主軸および側軸の1次伸長量、2次伸長量、3次伸長量を図-8に示した。これによると、+5.0℃、+6.0℃、+7.0℃において2次伸長量の大きい土用芽は、その多くがproleptic shootであった。そのため、設定温度が高くなるほど、頂芽優勢の崩れる可能性が考えられた。

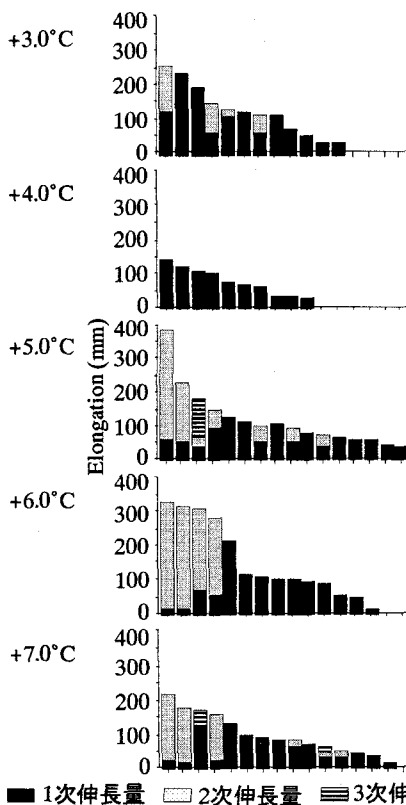
3. 6. 主軸および側軸の1次伸長量と2次伸長量との関係

図-8で示した各処理区の1次伸長量と2次伸長量の相関関係を図-9に示す。図-9の結果からは、 $r = -0.381$ (n. s.) となり、有意な関係は認められなかった。しかし、1次伸長量が100mm以下のシュートが2次成長した場合、その2次伸長量は100mm以上となるシュートが多く認められた。また、1次伸長量が100mm以上のシュートが2次成長した場合、その2次伸長量は100mm以下となるシュートが多く認められた。これらのことから、本研究の結果からは統計上有意な相関は認められなかったものの、1次伸長量が小さいシュートは2次伸長量が大きくなり、1次伸長量大きいシュートは2次伸長量が小さくなる可能性が考えられた。



■ +3.0℃ ▲ +5.0℃ □ +6.0℃ ◇ +7.0℃

図-9 各処理区毎の主軸および側軸の1次成長量と2次成長量の関係



■ 1次伸長量 □ 2次伸長量 ▨ 3次伸長量

図-8 温度条件の違いによるLammas shootの発生がシュート伸長量に及ぼす影響

4. おわりに

本研究で得られた結果と、それに伴う考察を以下に示す。

(1) 高い設定温度区における頂芽は、年間を通じた気温の上昇によって発育抑制が起こると判断された。しかし、高い設定温度区における頂芽は、その発育に多くの期間を要し、多くの熱量を得ることで低い設定温度と同じように葉原基の形成を行うと考えられた。これらのことから、年間を通じた気温の上昇によって、ブナの成長は旺盛とならない可能性が考えられた。これは、渡辺らによる研究結果とは異なる結果であった。ブナの成長が旺盛とならなかった原因は、頂芽の発育の高温障害や、以下に示す光合成速度の低下に伴うエネルギー収支の高温障害等が考えられる。そのため、ブナの成長が旺盛とならなかった原因の詳細については今後の課題と言える。

(2) 夏季の光合成速度の測定から、全ての処理区の最大光合成速度は6月以降徐々に低下し、10月に最大光合成速度は最も低くなるという結果が得られた。このことから、年間を通じた気温の上昇は、ブナの光合成の低下を引き起こす可能性が考えられた。

(3) 本研究では、ブナは土用芽の発生により、1次伸長量が小さい個体でも、2次成長することでシュート長が増加する結果となった。しかし、土用芽のような2次成長で形成されたシュートは、組織が十分に堅くなる前に冬が訪れ、霜害を受ける可能性があると考えられている^[7]。この霜害を受ける可能性について、本研究の範囲では確認できなかった。そのため、ブナにおける土用芽の発生割合が高いことが、翌年以降の樹高伸長量の増大につながる可能性について検討することは今後の課題と言える。また、土用芽の発生割合については、温度条件の違いと土用芽の発生割合との間に明確な関係は見出せなかった。しかし、全ての処理区において土用芽が確認されたことから、年間を通じた気温の上昇はブナの2次成長を促進させる可能性があると考えられた。また、本研究では、+5.0℃、+6.0℃、+7.0℃において2次伸長量の大きい proleptic shoot が確認された。この現象については、本研究結果から一定の傾向が得られなかったものの、気温の上昇はブナの頂芽優勢に対して影響を及ぼす可能性があると考えられた。

(4) 全ての処理区において、葉を落葉させずに着葉した状態で越冬した個体が認められた。このことから、林床に生息する生物は連鎖的に影響を受ける可能性が考えられた。この現象の要因の一つには、温度と日長のバランスが崩れ、離層が発達しなかったことが挙げられるが、詳細については今後の課題と言える。

引用文献

- [1] 荒木真之：森林気象，60-65pp，川島書店（1995）
- [2] 福田裕穂：朝倉植物生理学講座④成長と分化，190-196pp，朝倉書店（2001）
- [3] Hans Mohr・Peter Schopfer：植物生理学，426-428pp，シュプリンガー・フェアラーク東京株式会社（1998）
- [4] 橋詰隼人：ブナの生育特性と育苗の実践について，鳥大演報，No. 11，55-69（1979）
- [5] 橋詰隼人・中田銀佐久・新里孝和・滝川貞夫・染郷正孝・内村悦三：実用樹木学，66-67pp，朝倉書店（1993）
- [6] 畑野健一・佐々木恵彦：樹木の生長と環境，169-171pp，174-176pp，195-203pp，養賢堂（1987）
- [7] 本間幸次・青野靖之・小元敏男：日本の温帯落葉樹の南限と気温との関係，農業雑誌 51，321-327（1995）
- [8] 伊藤進一郎：現在問題となっているブナ科樹木の衰退・枯死，森林科学 No. 35，4-9（2002）
- [9] 霞が関地球温暖化問題研究会：IPCC/地球温暖化レポート，72-75pp，108-110pp，中央法規（1991）
- [10] 気候ネットワーク：よくわかる地球温暖化問題，6-7pp，9pp，72-77pp，中央法規（2000）
- [11] 櫛田達也・中島敦司・永田 洋：春季の加温処理によるアカマツの土用芽の誘導，日林誌 81，57-64（1999）
- [12] 櫛田達也・中島敦司・永田 洋：アカマツの土用芽の発生と翌春の雄花と雌花の関係，日林誌 81，109-115（1999）
- [13] 文字信貴・平野高司・高見晋一・堀江 武・桜谷哲夫：農学・生態学のための気象環境学，38-50pp，丸善株式会社（1997）
- [14] 村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏：ブナ林の自然環境と保全，35-36pp，64-67pp，193-206pp，230-231pp，235-306pp，309-349pp，351-393pp，ソフトサイエンス社（1991）
- [15] 中堀謙二・伊藤和洋・丸山 穰・菅原 聡：標高の違いによる植物季節の変化，日林中論 37，47-50（1989）
- [16] 中野好基・砂坂元幸・中村徹：植物見本園の樹木フェノロジー I，筑大演報，No. 17，41-51（2001）
- [17] 中田誠・中山昇：産地の異なるブナの育成状況とフェノロジー，新大演研報，No. 28，17-28（1995）
- [18] 武田明正：ブナの種類・分布と利用，森林科学 No. 35，10-16（2002）
- [19] 渡辺定元・長尾精文・佐々木恵彦：ブナの光周性・温周性と伸長成長，地球温暖化に伴う温帯・北方系樹種の生態遺伝育種に関する研究 平成6年度科学研究費補助金研究成果報告書，97-109（1994）
- [20] 渡辺定元：ブナの種特性と地球温暖化に伴う分布域の変動，地球温暖化に伴う温帯・北方系樹種の生態遺伝育種に関する研究 平成6年度科学研究費補助金研究成果報告書，111-132（1994）
- [21] 渡辺定元：地球温暖化と日本の森林帯，朝日百科 植物の世界 9，94-96pp，朝日新聞社（1997）
- [22] 山本将功・中島敦司・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ブナの春季の成長に及ぼす影響，平成14年度日本造園学会関西支部大会研究発表要旨，19-20（2002）