

(68) 年間を通じた温暖条件下で育成したスギの成長と生物季節現象

Effects of year-round warmer condition to the growth and phenology of *Cryptomeria japonica*

山本将功*, 中島敦司**, 奥田吾記**, 奥田尚孝***, 櫛田達矢****

Masanori YAMAMOTO*, Atsushi NAKASHIMA**, Aki OKUDA**, Hisanori OKUDA***, Tatsuya KUSHIDA****

ABSTRACT; This study aimed to examine that the effects of year-round warmer conditions to the growth and the phenology of two-year-old *Cryptomeria japonica* seedlings. The growth and the phenology of *C. japonica* were investigated grown under several controlled temperature conditions of outdoor temperatures altered by $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$, $+1.0^{\circ}\text{C}$, $+2.0^{\circ}\text{C}$, $+3.0^{\circ}\text{C}$. The results indicated that, the growth period were longer under warmer conditions, because growth halt were later and the spring flush were earlier under warmer conditions. Though the spring flush were earlier under warmer conditions, cumulative temperature from growth halt to the spring flush were increased under warmer conditions. Main shoot elongation, the speed of main shoot elongation, and length of between branches were greater under $+2.0^{\circ}\text{C}$ and $+3.0^{\circ}\text{C}$ treatments. Number of branches were increased under warmer conditions. Male flowers were not formed under $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ treatment, but they were formed under warmer conditions. The blooming period began late under warmer conditions.

KEYWORDS; *Cryptomeria japonica*, growth, male flower, phenology, warming

1. はじめに

近年, 地球規模での温暖化の進行が懸念されており, すでに世界各地でその影響が認められている。例えば, 欧州では, 過去 10 年の間に開花と葉の展開時期が約 1.4~3.1 日早くなったとの報告がなされている¹⁾。欧米では, 1950~2000 年にかけて開花が 1 週間早まり, 葉の展開が 1~4 週間早まり, 落葉が 1~2 週間遅くなったとの報告もなされている²⁾。このような中, 今後さらなる気温の上昇すら予測されており³⁾, 温暖化が森林や樹木の成長等に及ぼす悪影響が危惧されている。こうした気候変動に伴う温暖化が森林や樹木の成長等に及ぼす影響の予測研究は, 1970 年頃からアメリカのデューク大学で始まり⁴⁾, その後, 同様の研究が世界中で行われるようになった。

渡邊らは^{5,6)}, 気温の上昇によって, 温帯林および北方林の成長量の増大や森林構成樹種の著しい遺伝的衰退が起ると予測している。また, これに類した報告は他でも見られている。しかし, このような将来的な予測は, マクロな視点からのシミュレーションや理論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。こうした現状から, 温暖化が森林や樹木に及ぼす影響をより正確に把握するためには, 森林や樹木の環境変動に対する反応性を理解するための様々な実証研究が求められる。

このような中, 近年では, 温暖化の原因の 1 つとして挙げられている CO_2 濃度の上昇が森林や樹木に及ぼす影響についての研究が盛んに行われている。例えば, Duke Forest (米国ノースカロライナ州) のテータマツを対象とした FACE (Free Air CO_2 Enrichment: 根系の抑制のない状況での CO_2 富化実験) は, 大規模な実証研究の 1 つとして注目されている⁷⁾。また, 日本においても同様の FACE を用いた実験等, 様々な CO_2 富化実験が行われている⁸⁾。しかし, CO_2 富化実験に用いられている FACE やオープントップチェンバー (OTC: 上部が一部開放されているチェンバー) は, 正確な温度制御ができないため, CO_2 濃度の上昇が森林や樹木に及ぼす影響についての検討のみに留まっている。

*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)

***ゆとりとみどり振興局緑化推進部 (RECREATION AND TOURISM BUREAU GREENERY Promotion Division Parks Construction Department)

****JST 高木研究室/東京大学大学院新領域創成科学研究科 (The Institute of Medical Science, The University of Tokyo)

さらに、各所で行われている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育成実験の多くは、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^{9,10)}。自然界では、気温が常に変動しているため、前述のような実験結果の自然界での再現性は乏しいと考えられる。

そこで、我々研究グループは、植物の生育環境の制御が正確に行えるグロースチャンバーを用い、外気に対して正確に一定の温度勾配を設けた温暖条件下で数種の温帯樹木を育成することで、気温の上昇が数種の温帯樹木に及ぼす影響を検討してきた^{11,12,13)}。こうした正確に一定の温度勾配を設けた温暖条件下で樹木を育成し、気温の上昇が樹木に及ぼす影響について検討する研究の一端として、本研究では、スギの育成実験を行うことで、年間を通じた気温の上昇がスギ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、本研究のようにポットを用いた育成実験では、根系の抑制はポットサイズによって決まり¹⁴⁾、苗木のポットの容量が約5 Lを境にしてソース・シンク（地上部と地下部）のバランス等が変化するという報告がある¹⁵⁾。そのため、本研究では大型のポット（7.6 L）を用いることで苗木の根系の抑制を防いだ。

なお、供試植物にスギを取り上げた理由は、国土面積の67%を森林が占め、その内のおよそ2割に相当する約453万haがスギ林であることによる¹⁶⁾。また、スギの花芽の形成については、温度によって大きく影響を受け、高温条件下で雄花の分化が促進されとの報告^{17,18)}がある。しかし、こうした報告の多くは、恒温条件や変温処理と植物ホルモン処理を組み合わせた実験結果であり、気温の上昇がスギの花芽分化に及ぼす影響についての育成実験が少ないことからスギを供試植物に選定した。

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′，標高80m）に設置した4基の自然採光型グロースチャンバーを用いて行った（Photo.1）。グロースチャンバーの設定温度は、野外の気温より常に+1.0°C、+2.0°C、+3.0°C高い条件（+1.0°C区、+2.0°C区、+3.0°C区）、野外の気温と常と同じ条件（±0.0°C区）の4種類とした（Fig.1）。なお、温暖化は様々な要因によって引き起こされるが、本研究では気温の上昇の影響のみを分離して把握することを目的としているため、グロースチャンバー内のCO₂濃度、湿度、日長といった各条件については、いずれの処理区も外気に追従するよう制御した。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。一個体あたりの灌水量は、夏季1日当たり200cc、夏季以外の季節は1日100ccとした。

供試植物には、直径22cm（容量7.6L）の不織布ポットに植え付けた、和歌山産のスギの2年生挿し木苗を用いた。供試植物を育成した不織布ポットの用土は、ピートモス、パーミキュライトを容積比1:1の割合で混合したものとし、2003年7月に肥効が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づつ施した。

2003年6月1日に、各処理区につき14個体ずつ搬入し、実験を開始した。その後、全ての供試個体を対象に、3日に一度の頻度で主軸の伸長量の測定を行った。各個体について、主軸の伸長が認められなくなった時期をその個体の成長停止時期として記録した。成長停止後には、主軸の樹高伸長量、分枝間長、分枝数を測定した。なお、全ての供試個体が加温処理開始以前に同じ条件の育苗場で成長を開始していたことから、本研究における成長期間とは、供試個体搬入時である6月1日から各個体の成長停止時期までの期間とした。また、雄花の発生割合、雄花の数、雄花の開花時期を観察した。さらに、2004年の冬季から春季にかけて、各個体の主軸が1mm伸長した時期をその個体の成長開始時期と

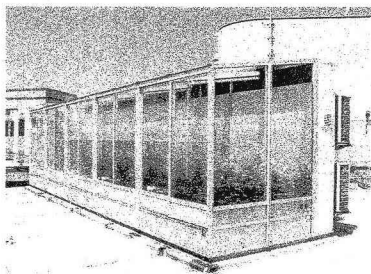


Photo.1 Growth chambers used for the experiment

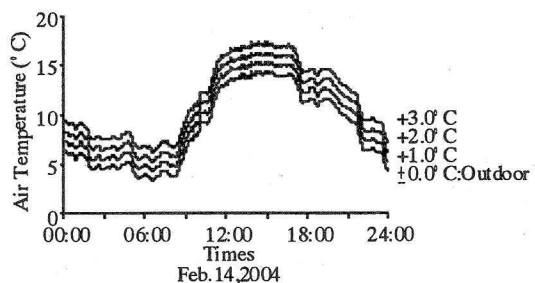


Fig.1 Temperature conditions of growth chambers and outdoor

して記録した。

伸長量の測定は、供試個体の主軸の樹高伸長量を対象とした。分枝間長については、加温処理開始以降に伸長した主軸の全ての樹枝と樹枝の間の長さを対象として測定を行った。また、加温処理開始以降に伸長した主軸からの分枝数を数えた (Fig.2)。全ての供試個体を対象に、雄花の有無を観察し、雄花が確認された個体数を数えた。雄花の開花日については、平らの研究手法¹⁹⁾に準じて、雄花を10cm程度の小さな棒で軽くたたいたときに肉眼で花粉の飛散が認められた時とした。

頂端の休眠と成長開始に必要な温度の関係を検討する目的で、2003年の成長停止から2004年の成長開始までの期間の日平均気温による積算温度を求めた。積算温度とは、植物の生活環において、ある生育段階から次の生育段階までに植物が要求する熱量は一定とし、このような期間における植物側の温度要求量を示す指標のことである。積算温度は、毎日の平均気温のうち、ある基準温度以上の部分を積算した値で示される。

また、ある基準温度を0℃とし、0℃以上を積算するのが一般的な方法である。そこで、本研究でいう積算温度とは、成長停止から成長開始までの期間の日平均気温のうち0℃以上を積算した値とした。

3. 結果および考察

Fig.3に各処理区の成長停止時期を示した。加温区における成長停止時期は、設定温度が高くなるほど遅くなるという傾向が認められた。Fig.4に各処理区の翌春の成長開始時期を示した。翌春の成長開始時期は、+3.0℃区が最も早く、±0.0℃区が最も遅れるという傾向が認められた。また、+3.0℃区の成長開始は、±0.0℃区に比べ約8日早かった。加温区において、成長停止時期が遅延したことに加え、成長開始時期が早まったことから、気温の上昇によってスギの成長期間は長期化する可能性が考えられた。

Fig.5に各処理区の成長停止から成長開始までの期間の積算温度を示した。積算温度は、+2.0℃区や+3.0℃区で高くなる傾向が認められた。このことから、+2.0℃や+3.0℃といった温度上昇下では、成長開始に対して多くの熱量を必要とすることが示された。また、温暖条件下で成長開始に必要な熱量が増加する現象は、冬芽を形成し休眠する他の樹種においても認められており²⁰⁾、スギの秋季から春季にかけての温度に対する反応性は、他の樹種における休眠導入や休眠解除を包括した一連の冬芽の休眠現象と類似すると考えられた。

Fig.6に各処理区の樹高伸長量を示した。樹高伸長量は、+2.0℃区や+3.0℃区において増加する傾向が認められた。また、過去に本研究と同じグローブスチャンバーを用いて行った温帯樹木の実験においても、+2.0℃区や+3.0℃区において樹高伸長量は増加する傾向が認められた^{11,12,13)}。したがって、夏季の気温の上昇により、スギの樹高伸長量は増加すると考えられた。

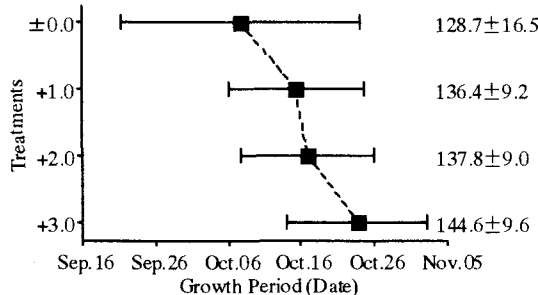


Fig.3 Effects of temperature rising on the growth period of *Cryptomeria japonica*

Note: 1) Vertical bars show standard deviation.

Note: 2) Numerical values show growth period from Jun. 01. 2003.

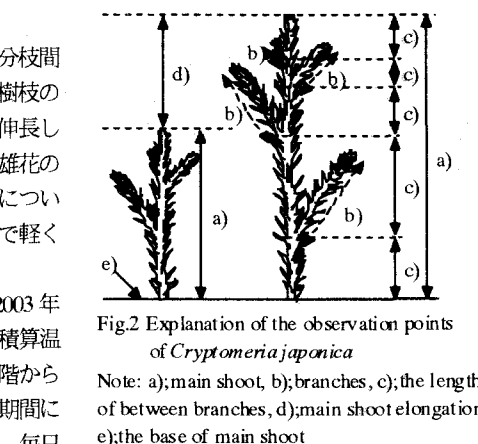


Fig.2 Explanation of the observation points of *Cryptomeria japonica*

Note: a); main shoot, b); branches, c); the length of between branches, d); main shoot elongation, e); the base of main shoot

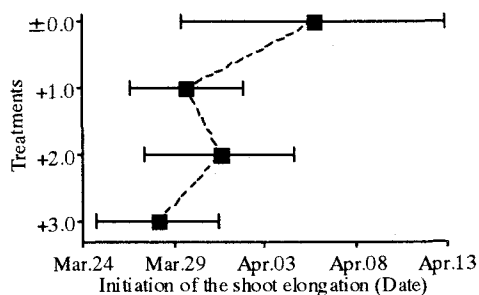


Fig.4 Effects of temperature rising on the spring flush of *Cryptomeria japonica*

Note: Vertical bars show standard deviation.

一般に、樹木は光合成により物質生産を行い、生産物の一部は呼吸の基質として、残りは各器官へ分配し現存量の増加に用いるが、その時の各器官への分配比 (T/R 比) は環境によって変化することが知られている²¹⁾。また、T/R 比は苗の健全性の指標であることから、T/R 比が増加することは苗の健全な生育が阻害されていることを意味している²²⁾、加温区の T/R 比は±0.0℃区よりも大きくなる可能性が考えられたが、この点については今後の課題である。

Fig.7 に各処理区の 1 日当たりの平均樹高伸長速度を示した。1 日当たりの平均樹高伸長速度は、+2.0℃区や+3.0℃区において大きくなる傾向が認められた。このことから、樹高伸長量が+2.0℃区や+3.0℃区において増加した要因は、夏季の気温の上昇の影響による成長期間の長期化に加えて、夏季の気温の上昇の影響によって 1 日当たりの平均樹高伸長速度が大きくなったことの相乗と考えられた。

Fig.8 に各処理区の主軸の分枝間長を示した。分枝間長は、+2.0℃区で大きくなる傾向が認められた。過去に本研究と同じグロースチャンバーで育成したスギ、ポプラ、コナラにおいて、分枝間の縦断面細胞の観察を行った結果、高温条件下で細胞長の増加する現象を認めた^{11,12,13)}。特にコナラの育成実験では、細胞長の増加に伴い側枝がしだれるという現象まで確認した¹³⁾。これらのことから、+2.0℃や+3.0℃程度の温度上昇下でスギの分枝間長が大きくなった要因は、夏季の気温の上昇によってスギの細胞長が増加し、シュートが間延びしたためと考えられるが、この点については今後の検討課題である。また、スギにおける細胞長の増加は、コナラと同様に材の強度の低下につながる可能性も考えられるが、この点についても今後より詳細な検討が必要である。

Fig.9 に各処理区の主軸の分枝数を示した。分枝数は、+3.0℃区で最も増加する傾向が認められた。分枝数が増加することは側枝の成長が盛んになることであり、夏季の気温の上昇によってスギの頂芽優勢は崩れるという可能性が考えられた。

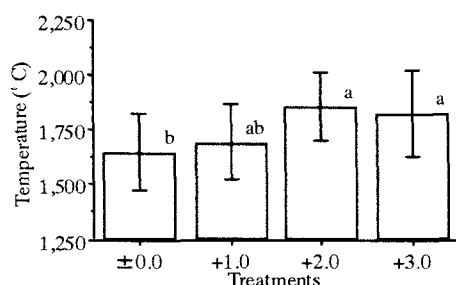


Fig.5 Effects of temperature rising on temperature summation from each growth period to each the spring flush of *Cryptomeria japonica*

Note:1) Vertical bars show standard deviation.

Note:2) The a,ab,b in the figure show the results by Duncan's test ($a>b, p<0.05$).

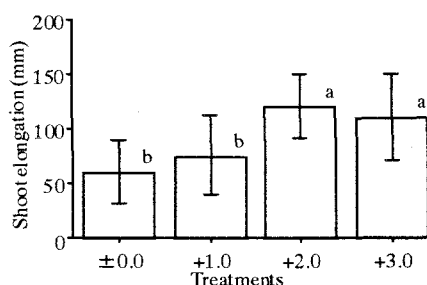


Fig.6 Shoot elongation under each growth condition

Note:1) Vertical bars show standard deviation.

Note:2) The a,ab,b in the figure show the results by Duncan's test ($a>b, p<0.05$).

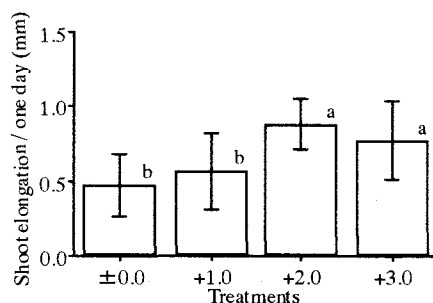


Fig.7 Shoot elongation per one day under each growth condition

Note:1) Vertical bars show standard deviation.

Note:2) The a,b in the figure show the results by Duncan's test ($a>b, p<0.05$).

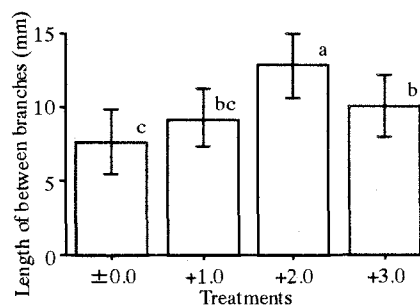


Fig.8 Length of between branches under each growth condition

Note:1) Vertical bars show standard deviation.

Note:2) The a,b,bc,c in the figure show the results by Duncan's test ($a>b>c, p<0.05$).

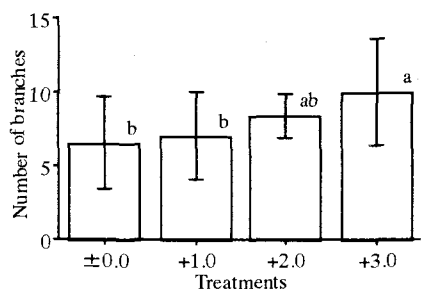


Fig.9 Number of branches under each growth condition
Note: 1) Vertical bars show standard deviation.
Note: 2) The a, ab, b in the figure show the results by Duncan's test ($a > b > c, p < 0.05$).

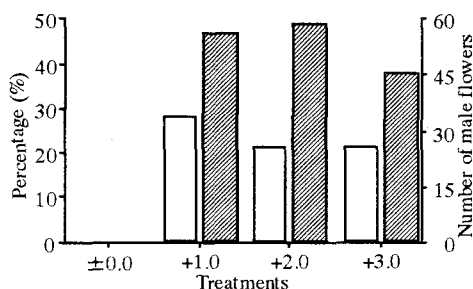


Fig.10 Effects of temperature rising on the percentage of the individuals that had male flowers and number of male flowers per one plant
Note: □, the percentage of the individuals that had male flowers; ▨, number of male flowers.

Fig.10 に各処理区毎の全個体に対する雄花の着花個体の割合および各処理区あたりの雄花の数を示した。これによると、 $\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区では、雄花の着蕾を確認できなかった。これに対し、加温区では、雄花の着蕾さらには開花を確認した。また、 $+1.0^{\circ}\text{C}$ 区において雄花の発生割合が最も高くなり、 $+2.0^{\circ}\text{C}$ 区において1個体あたりの雄花の数が最も多くなった。スギの雄花は、6月下旬から9月下旬にかけて分化し、10月中旬以降には成熟することが知られている²⁹⁾。このため、夏季の気温の上昇によって、加温区では雄花の分化が促進されたと考えられた。スギの花芽分化において、雌花は頂芽の変形として発達することが多く、特殊な場合を除き、雌花は常に枝の先端に着花する。これに対し、雄花は腋芽が変形して発育する場合が多い。つまり、加温区において雄花の分化が促進された要因は、頂芽優勢が崩れ、側芽発育の抑止力が低下したこと起因すると思われる。このことは、先に述べた夏季の気温の上昇によってスギの頂芽優勢が崩れる可能性を裏付ける結果であると判断された。

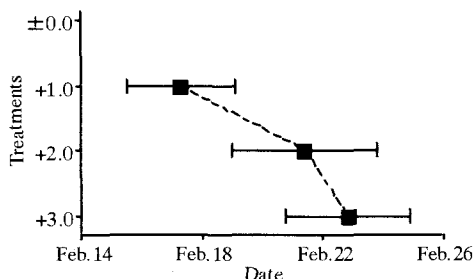


Fig.11 Effects of temperature rising on flowering of *Cryptomeria japonica*
Note: Vertical bars show standard deviation.

Fig.11 に各処理区の雄花の開花時期を示した。雄花の開花時期は、加温区ほど遅くなるという傾向が認められた。 $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区の開花日は、 $+1.0^{\circ}\text{C}$ 区の開花日と比べて平均約5日の遅れであった。また、スギの雄花は、休眠性を有することが知られている¹⁷⁾。これらのことから、冬季の気温の上昇によってスギの雄花は休眠解除に必要な低温が不足し、開花時期が遅れると考えられた。ただし、開花時期と花粉飛散量との間に相関はなく、花粉の量は雄花の量に依存するという報告²⁴⁾と合わせると、気温の上昇によって休眠解除つまり雄花の開花時期は遅れるものの、雄花は増加し、結果的に花粉飛散量は増大する可能性があると考えられた。

4. まとめ

異なる温度条件下でスギの挿し木苗を育成し、平均気温の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た結果、以下のことが明らかとなった。

- 1) 加温区の供試個体の成長停止時期は、無加温区 ($\pm 0.0^{\circ}\text{C}$ 区) よりも遅れた。また、加温区の供試個体の翌春の成長開始時期は、無加温区よりも早くなった。これらの現象が相乗し、平均気温の上昇によってスギの成長期間は長期化する可能性が考えられた。
- 2) 加温区のうち、 $+2.0^{\circ}\text{C}$ 区および $+3.0^{\circ}\text{C}$ 区の供試植物の樹高伸長量、平均樹高伸長速度、分枝間長は、無加温区に比べて大となった。また、分枝間長が大きくなった要因は、細胞長の増加^{11, 12, 13)}による可能性が考えられるがこの点については、今後の検討課題である。

3) +2.0°Cや+3.0°Cの温暖条件下では、分枝数が増加した。他の分枝性を有する植物種において高CO₂濃度処理で分枝数が増加することが知られており²⁹⁾、今後CO₂濃度の上昇と気温の上昇が進行した場合、スギの分枝数は大幅に増加する可能性が考えられた。

4) 上記2)の結果から、+2.0°Cや+3.0°Cの気温の上昇によってスギの樹高伸長量は増加するが、スギの材の強度は低下する可能性が考えられた。さらに、3)の結果から、分枝数の増加により、+2.0°Cや+3.0°Cの温暖条件下では、スギの頂芽優勢の崩れる可能性が考えられた。

5) 無加温区で雄花が確認されなかったのに対し、加温区では雄花が確認された。また、それら雄花の開花時期は、高い温暖条件となるほど遅れた。このことから、気温の上昇によってスギの雄花は増加し、温暖条件となるほど、その開花時期は遅れると考えられた。この結果は、平均気温の上昇によって、スギ花粉が増加する可能性を示唆しており、社会的にも注目すべきものである。

引用文献

- 1) Walther, G.-R. et al. : Ecological responses to recent climate change, *Nature* 416, 389-395 (2002)
- 2) Penuelas, J. and Filella, I. : Responses to a Warming World, *Science* 294, 793-795 (2001)
- 3) 環境省 : 気候変化 2001 IPCC 地球温暖化第三次評価報告書 (2001)
- 4) Hendrey, G.R. : FACE: Free-air CO₂ enrichment for plant research in the field : C.K. Smoley Press, Boca Raton, FL, U.S.A. 309 (1993)
- 5) 井出雄二 : 地球温暖化と温帯・北方系樹種, *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) Hendrey, G.R., Lewin, K.F. and Nagy, J. : Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results. : *Vegetatio* 104/105, 17-31 (1993)
- 8) 江口則和, 上田龍四郎, 船田良, 高木健太郎, 日浦勉, 笹賀一郎, 小池孝良 : 開放系大気 CO₂ 増加実験 (FACE) による落葉樹数種の成長と生理応答, 第 115 回日林学術講, 212 (2004)
- 9) 櫛田達矢, 万木豊, 永田洋 : 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 (1999)
- 10) 中島敦司, 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)
- 11) 奥田吾記, 中島 敦司, 山本 将功, 奥田 尚孝, 小倉 和 : 温暖条件下で育成したスギの成長と季節変化, 第 114 回日林学術講, (2003)
- 12) 中島敦司, 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ポプラの生育に及ぼす影響, 第 113 回日林学術講, 287 (2000)
- 13) 奥田尚孝, 中島敦司, 中尾史郎, 山田宏之, 養父志乃夫 : 温暖条件下で育成したコナラの成長, *土木学会環境システム研究論文集* 31, 145-150 (2003)
- 14) 小池孝良, 森茂太, 高橋邦秀, 及川武久 : 温暖化研究の手法とその動向, *森林立地学会誌* 37, 28-34 (1995)
- 15) Arp, W.J. : Effects of source sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂, *Plant and Cell Environment* 14, 869-875 (1991)
- 16) 餅田治之 : 日本林業の構造的変化と再編過程, 21-27, 財団法人農林統計協会 (2002)
- 17) 平英彰 : スギ雄花の栽培温度の変動と休眠覚醒について, *富山県林業技術センター研究報告* 7, 15-17 (1993)
- 18) 長尾精文 : スギの花成に及ぼす温度の影響, *日林誌* 62, 28-282 (1980)
- 19) 平英彰, 寺西秀豊, 剣田幸子 : スギ雄花の開花特性を利用したスギ花粉飛散開始日の予測について, *日林誌* 76, 126-131 (1994)
- 20) 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)
- 21) 城田徹央, 高橋厚子, 玉泉幸一郎, 齋藤明 : ヒノキ 1 年生実生苗の T/R 比に及ぼす被陰, 施肥, 灌水の影響, *日林九支研論集* 47, 115-116 (1994)
- 22) 東京農工大学農学部林学科 : 林業実務必携, 169, 朝倉書店 (2003)
- 23) 橋詰隼人 : 林木の交配に関する基礎的研究 (V), *鳥取大学農学部演習林報告* 25, 81-96 (1973)
- 24) 高橋裕一, 川島茂人, 相川勝悟 : 空中スギ花粉濃度に及ぼす地球温暖化の影響, *アレルギー* 45, 1270-1276 (1996)
- 25) 今井勝 : 二酸化炭素と作物生産, *日本作物学会紀事* 57, 380-391 (1988)