

氏名（本籍）	山本将功（和歌山県）
学位の種類	博士（工学）
学位授与番号	甲第23号
学位授与日付	平成20年3月25日
専攻	システム工学専攻
学位論文題目	温暖化に伴う気温の上昇が数種温帯樹木の成長と生物季節に及ぼす影響
学位論文審査委員	(主査) 教授 中島敦司 (副査) 教授 井伊博行 准教授 山田宏之

論文内容の要旨

1. 緒言

近年、地球規模での気温の上昇が危惧されている。IPCCの第四次評価報告書の第1作業部会の報告によると、1980～1999年までに比べ、2090～2099年の平均気温の上昇は、約1.1℃～6.4℃と予測されている。このような温暖化などの環境問題が顕在化する中、温帯林を始めとする森林の機能に期待が寄せられている。

温帯林を構成する樹木の成長率、成長量、成長停止時期などの成長パターンは、日長とともに気温の影響を受けることが既往研究より明らかとなっている。しかしながら、こうした研究の多くは、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と、そのつど温度条件を調節した反復実験からの検討にとどまっていた。また、自然条件では野外の気温が常に変動しているため、それらの結果の再現性は乏しいという課題が残されてきた。これらのことから、平均気温の上昇に対する温帯樹木の反応性を明らかにし、近年地球規模で問題となっている温暖化に伴う平均気温の上昇が温帯樹木に及ぼす影響について把握するためには、野外の気温に対して常に加温した条件下での樹木個体の育成をとまなう実証研究を行う必要があると考えられた。

そこで、本研究では、温帯樹木の平均気温の上昇に対する反応性について検討することを目的として、人工気象室を用いた育成実験を行なった。さらに、育成実験で確認された現象を検証するため、異なる標高に生育する温帯性落葉樹の葉を観察し、野外での気温変化と紅葉や落葉との関係について検討した。そして、温暖化に伴う平均気温の上昇が温帯樹木に及ぼす影響について考察するとともに、温帯樹木の平均気温の上昇に対する反応性と温暖化問題について議論した。

2. 材料および方法

2.1. 育成実験

温帯樹木は、固定成長型、周期的成長型、連続成長型の3つの成長型に分かれることが知られている。そこで、人工気象室を用いた育成実験では、それぞれの成長型を示す典型種である固定成長型のアカマツ *Pinus densiflora*、周期的成長型のクスノキ *Cinnamomum camphora*、連続成長型のスギ *Cryptomeria japonica*、ヒノキ *Chamaecyparis obtusa*、ウリハダカエデ *Acer rufinerve* を供試植物とした (Table 1)。人工気象室の温度条件は、常に野外の気温と同じにした条件、常に野外の気温よりそれぞれ1.0、1.5、2.0、3.0、4.5℃高い条件、1.5℃低い条件の7種類とした。各樹種について、樹高伸長量、側枝長、土用芽の伸長量、地際直径成長量、節数、葉数、針葉束数、葉緑素含量、光合成速度、蒸散速度、成長開始時期、成長停止時期、離層の発達状況、紅葉と落葉時期の観察および測定を行なった。

Table 1 Tree kinds of the growth test under warming condition

Growth stage on the trees	Tree kinds
fixed growth	<i>Pinus densiflora</i>
recurrent growth	<i>Cinnamomum camphora</i>
	<i>Quercus serrata</i> *
	<i>Quercus acutissima</i> *
continuous growth	<i>Cryptomeria japonica</i>
	<i>Chamaecyparis obtusa</i>
	<i>Acer rufinerve</i>

* : Field research

2.2. 野外調査

和歌山県那賀町に位置する葛城山（標高 858m）において、南側の尾根周辺の林縁部に生育する、樹高 4m 以上の 5 本のコナラおよび樹高 6m 以上の 3 本のクヌギを供試木として選定した。供試木の生育標高は、コナラが 80m, 260m, 390m, 630m, 820m, クヌギが 120m, 250m, 620m であった。また、コナラについては 2005 年 10 月 14 日から 2006 年 1 月 24 日の期間と 2006 年 9 月 28 日から 2007 年 1 月 9 日の期間、クヌギについては 2005 年 11 月 1 日から 2006 年 1 月 24 日の期間、2 週間間隔で各供試木とも毎回 3 本の任意の枝を採取した。その後、各枝の葉緑素含量、着葉率、離層の発達状況、葉と葉柄の含水率の観察と測定を行なった。

3. 結果および考察

3.1. 温暖条件下の固定成長型樹木の形態と生物季節

年 1 回の開芽、伸長を標準とする固定成長型温帯樹木では、春の開芽時期に処理区間の差が認められなかった。しかし、温暖条件下での開芽の際の気温は高くなった。これは、冬季の低温不足から冬芽の休眠解除が進まず、春の開芽可能温度があまり低下しなかったことよるとみられた。また、夏季の冬芽内での葉原基形成が抑制された結果、翌春の一次伸長量が小さくなった。さらに、 $+3.0^{\circ}\text{C}$ を上回ると不時開芽である二次伸長が多発することが明らかとなった。不時開芽は、冬芽が休眠導入される前の夏季から秋季に翌春の伸長分を二次伸長したものである。そのため、不時開芽が発生した場合、翌春の伸長分を失うと同時に、葉原基の形成期間も短くなることから、翌春の伸長量は小さくなるとみられた (Fig. 1)。アカマツのような固定成長型の樹種は、春季に短期間で大きく伸長することで林分内の他の樹種よりも光を多く獲得でき、生存競争に有利な体制を有している。しかし、温暖化に伴う平均気温の上昇によって、春季の伸長量が小さくなれば、多種との競合関係において不利となる。このため、固定成長型樹種は衰退していく可能性が考えられる。さらに、不時開芽である二次伸長は、組織が十分に堅牢になる前に霜害を受ける可能性が高いことが指摘されている。本研究では、霜害について確認できなかったものの、北方に生育する固定成長型樹種は、霜害によって二次伸長部分が枯れてしまい、年間を通じた成長量の低下する可能性が考えられる。

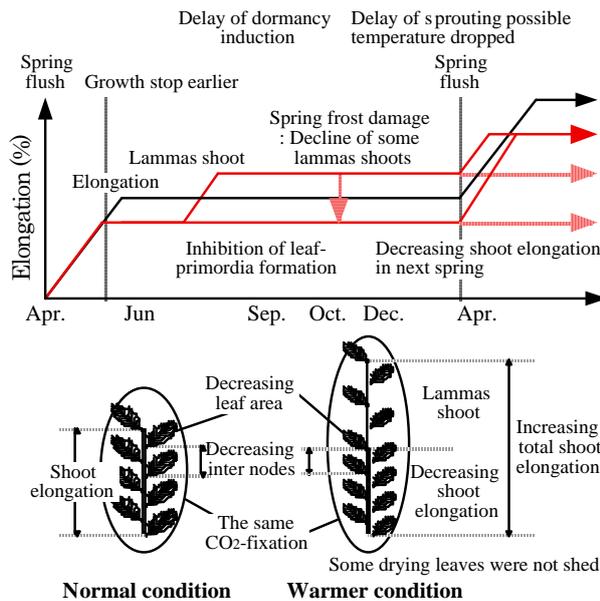


Fig. 1 Effect of temperature rising on morphology and phenology of fixed growth trees

3.2. 温暖条件下の周期的成長型樹木の形態と生物季節

開芽と伸長を年に数回繰り返す周期的成長型温帯樹木の場合、平均気温の上昇によって、内的成長や開芽の開始時期が早くなった一方で、開芽や内的成長開始の際の気温は高くなった。このことから、冬季から春季にかけて気温が上昇した場合、冬季の低温不足により、内的成長可能温度と開芽可能温度は低下しないとみられた。しかし、多くの熱量を受けることで、内的成長と開芽可能温度が十分に低下していない状態でも開芽を開始したと考えられた (Fig. 2)。

また、 $+4.5^{\circ}\text{C}$ 区では、葉の葉緑素量の減少と、光合成速度の低下の双方が生じた。個葉については、 $+3.0^{\circ}\text{C}$ を上回ると厚くなるとともに小型化するが、着生葉数の増加により葉のサイズを補うことで個体全体の葉面積は同程度となった。一方、細胞の肥大に伴う樹高伸長量の増加は、葉間長の増加、つまり間延び現象を引き起こすと考えられた。さらに、春季の成長開始の早まりや紅葉の時期の遅れによる成長期間の長期化などによって、結果的に年間の CO_2 固定量が増加するとみられた。つまり、温暖化に伴う平均気温の上昇によって、周期的成長型温帯樹木は、効率の悪いエネルギー生産を長期に渡って継続する可能性が考えられた。

3.3. 温暖条件下の連続成長型樹木の形態と生物季節

茎頂での葉原基形成と、その下部の成長帯での葉原基の展開と伸長が連続的に起こる成長連続成長型温帯樹木の場合、+3.0°Cを上回ると、樹高伸長量、側枝長、地際直径成長量が増加する個体と増加しない個体が出現した。すなわち、平均気温の上昇を有利に作用できる個体とできない個体の二極化が起こる可能性がある。なお、樹高伸長量の増加は、他の成長型を示す温帯樹木と同様に、細胞数の増加ではなく細胞一つ一つが大きくなったことによる節間長の増加と成長期間の長期化によるとみられた。このように節間が間延びした状態は、幹や枝の細胞密度の低下、つまり細胞の物理的な強度の低下につながる可能性がある。さらに、側枝長の増加は、頂芽優勢の崩れに起因しているとみられ、樹木個体の樹形の変化につながると考えられた。さらに、+4.5°Cを上回ると、光合成速度が低下することに加え、地下部の乾物蓄積が減少することを引き起こす。このことは、生産部位である地上部と消費部位である地下部のバランスが崩れる、倒伏しやすい不健全な状態を示している。

また、+2.0°Cを上回ると紅葉や落葉の開始時期も遅れるなど、成長期間の長期化が認められた。成長期間が長期化したにも関わらず、器官別の乾物重量は変化しなかったことから、成長期間における単位時間当たりの生産効率率は低下すると考えられた。さらに、+2.0°Cを上回ると、紅葉開始時期が遅れると同時に、紅葉期間は短くなった。落葉については、開始時期が遅れるだけでなく、一部の葉が、落葉せず枯れた状態で冬季を迎えた (Fig. 3)。

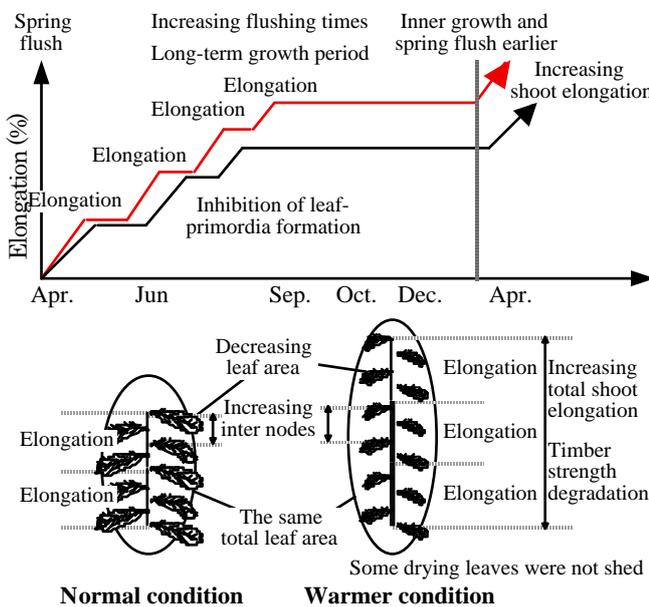


Fig. 2 Effect of temperature rising on morphology and phenology of recurrent growth trees

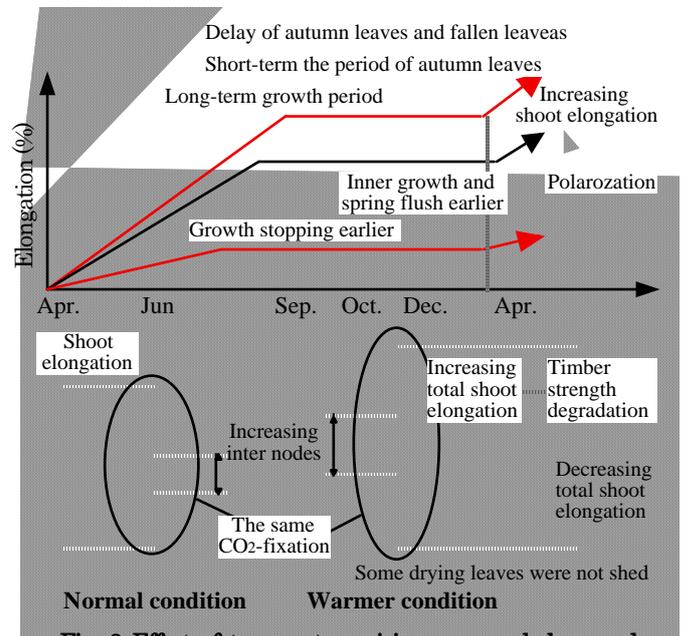


Fig. 3 Effect of temperature rising on morphology and phenology of continuous growth trees

3.4. 野外での気温の変化が温帯性落葉樹の離層発達と落葉に及ぼす影響

野外での気温変化とコナラとクヌギの離層の発達や落葉との関係について検討した結果、標高の低下すなわち温度条件が高くなるほど、葉緑素含量 (SPAD 値) が 20 以下となる時期と離層の発達開始時期が遅れ、それに伴い葉の落葉時期も遅れることが明らかとなった。また、標高毎に時期が異なるものの、離層の発達割合が高くなるにつれて含水率の低下が認められた。つまり、離層の発達が進むにつれ、生育標高に関わりなく葉や葉柄の乾燥化が生じ、落葉に至ると考えられた。したがって、温暖条件となるほど落葉時期が遅れるという傾向を認めた人工気象室を用いた育成実験の結果を考慮すると、温暖化に伴って年平均気温が上昇した場合、離層の発達開始時期が遅れることに加え、落葉時期も遅れる可能性が高いと考えられた。

一般に、クヌギなどの Quercus 属は離層が発達しにくい樹種として取り扱われてきた。しかし、本研究では、標高毎に離層の発達時期が異なるものの、コナラ、クヌギともに全ての葉柄基部に離層が発達することを確認できた。そして、離層が発達しているにも関わらず落葉しない葉の存在や、離層を境に落葉するのではなく、強制切断によって落葉する葉の存在を認めた (Photo 1)。この強制切断という現象は、離層の発達開始の遅れに起因しているとみられた。強制切断による落葉現象が生じなかった場合、残された葉の一部は、発達途中の離層によって維管束が遮断されて葉の脱水が起こり枯れた状態となるものの、落葉には至らず、枯れた状態のまま冬を迎え、越冬する可能性が高い。なお、樹木から落葉した葉は、森林などの重要な栄養源であり、冬期の小動物の隠れ家になるため、温暖化に伴う気温上昇によって翌春まで落葉しない樹木個体が増加すれば、他種との共生関係などが崩れ、連鎖的に森林に対して大きな影響を及ぼすと考えられた。



Q. serrata



Q. acutissima

Photo 1 The forcibly shedding at the petiole of *Quercus serrata*

4. 総合討論

本研究の結果、実験地周辺における平均気温の上昇に対する温帯樹木の反応の一部を明らかにすることができた。平均気温の上昇に対する反応は、固定成長型樹木が連続成長型樹木へと変化するような現象ではなかったものの、結果的に樹木個体の枯死につながるものと判断された。また、年平均気温の上昇によって、成長量が二極化することや、落葉樹で確認された強制切断など、新たな現象を確認することができた。

- 1) 春季の成長開始は早くなるか同程度となる。ただし、成長開始に対して多くの熱量を必要とする。
- 2) 落葉樹は、紅葉落葉の進行が遅れる。また、紅葉期間は短くなり、紅葉の色が褪せる。一方、離層の発達が遅れた場合には、強制切断が生じる。
- 3) 成長期間は長期化する。
- 4) 年間の伸長量の増加が増加する。ただし、一部の樹種では伸長量が二極化する。
- 5) 年間のCO₂固定量が増加する。ただし、一部の樹種ではCO₂固定量が二極化する。
- 6) 光合成効率が低下する。
- 7) 蒸散速度の増加、葉の小型化と肥厚化が起こる。これらは耐乾性を高める反応とみられ、成長期の生産部位の消耗につながる。
- 8) 側枝の成長が旺盛となり樹形が変化する。地上部と地下部の配分が崩れ、倒伏しやすい状態となる。
- 9) 固定成長型の樹木では、不時開芽が増加する。翌春の成長量の低下につながり、固定成長型樹木の春季の光の獲得が不利となる。
- 10) スギにおいては、雄花の総数が増加する。

さらに、本研究の結果から、年毎に気温の変動が異なっても、平均気温の上昇に対して温帯樹木の示す反応の傾向は同じであるということを示すことができた。このことから、温暖化の進行に伴い樹木が示す可能性のある現象や傾向を確認する際、本研究のような制御環境下での育成実験は、その有用性が高いと考えられた。一方、野外における観察の結果から、野外でも温度条件が高くなるほど離層の発達開始時期が遅れ、葉の紅葉や落葉時期が遅れることが明らかとなった。この成果は、育成実験で得られた結果が、温暖化の進行によって野外でも生じる可能性を示すものであった。

論文審査結果の要旨

論文査読による審査の結果、論文を構成する議論の根拠となった業績が十分にあったことと、論旨、内容とも高いレベルにあると判定された。内容としては、社会的に関心の高い地球温暖化問題と生態系の関係を定量的に調べ、適切な科学的手法にしたがって温暖化の影響とその発現メカニズムを明らかにしている。これらの成果は非常に新規性のあるものと評価された。また、予備審査の段階で指摘された事項についてはすべて適切に修正がなされていた。ただし、提出された論文のタイトル「気温の上昇が数種温帯樹木の成長と生物季節に及ぼす影響に関する研究」は、タイトルとして分かりにくいと判断し「温暖化に伴う気温の上昇が数種温帯樹木の成長と生物季節に及ぼす影響」へと修正するように指摘した結果、申請者も受託し修正した。以上のことから、提出された論文は学位論文に相当すると評価した。

最終試験結果の要旨

2008年1月31日に論文審査公聴会と最終試験を実施した。そこでは、論文で考察されている内容に関する生物学的、環境科学的な根拠について7つの質問を行い、申請者はいずれにも適切に回答した。また、結果の汎用性、応用範囲についての3つの質問に関しては、結果を一般化するモデル図を示すことで、いずれにも適切に回答した。ただし、温暖化と気温上昇の関連について正確に示すことが適切ではないかという指摘、質問に関しては、申請者は口頭では適切に回答したものの、論文中では説明不足であったことを認め、タイトルの変更も含めた修正を行うことで審査員は正答と認めた。以上の結果、申請者は最終試験に合格したと判断した。