

# 落葉広葉樹 3 種の開芽・開葉時期と落葉時の窒素引き戻しの年変動

森林総合研究所 飛田博順・北尾光俊・丸山 温

森林総合研究所北海道支所 北岡 哲・上村 章・宇都木 玄

## はじめに

大気中の CO<sub>2</sub> 濃度上昇など将来予想される気候変動に対する森林の CO<sub>2</sub> 吸収能変化のより精度の高い把握が必要とされている。樹木の春の開芽・開葉は森林の炭素収支に影響を及ぼす。林冠発達の数日間の差により林分の純光合成量に約 20% の差が生じるという報告もある(13)。樹木のフェノロジーの変化は気候変動に対する最も簡単に記録できる反応の一つである(15,20)。近年の春のフェノロジーの早期化傾向が気象衛星による植生指数(NDVI)などを用いて報告されている(13)。開芽日を予測するための、より精度の高いモデル構築のために、できるだけ長期間のフェノロジーの観測データが必要とされている。

開芽日には樹種間差があり、散孔材の樹種のほうが環孔材の樹種より開葉が早い傾向にある(10)。開芽日の年変動に関わらず樹種間の開芽の順番は一定であることや(11,20)、開芽から開葉までの必要期間は開芽の遅い樹種のほうが短い傾向にあること(20)などが報告されている。

現在の北方林の気候条件では、多様な環境要因の中で有効積算温量が開芽開始の決定要因となる可能性が高いと考えられている(8,12)。有効積算温量の計算では閾値温度(限界温度)として広範囲の値が提案されている(6,16)が、5℃が高頻度で用いられている(9)。

現在、北方の落葉広葉樹林において、タワーによる CO<sub>2</sub> フラックス観測と併せて森林生態系内の CO<sub>2</sub> 循環を把握するための研究が続けられている(14,18)。この林分においてフェノロジーデータの蓄積を目的として、主要構成樹種 3 種、シラカンバ、ハリギリ、ミズナラの春の開芽・開葉の調査を行った。本報告では、1. 開芽日の樹種間差と年変動の大きさ、2. 開芽から開葉終了までに要する期間の樹種間差、3. 開芽・開葉までの有効積算温量の年変動を明らかにし、樹冠葉の開芽・開葉日を有効積算温量により予測できるかどうか検討した。

フェノロジー調査と併せて成熟葉と落葉の窒素含量を測定し、落葉時の窒素再吸収効率の年変動を調べた。窒素は大気中の CO<sub>2</sub> 濃度上昇に対する樹木の成長反応を制限する要因の一つと考えられている(3)。生葉の窒素含量は光合成活性と高い相関を示し、森林の CO<sub>2</sub> 収支と相互作用がある。落葉時の窒素再吸収は樹木にとって土壤中に不足する養分を節約するための重要な機構である(1,7)が、土壌肥沃度や年間降水量、夏の気温など様々な要因に影響を受ける(4)。開芽・開葉時期の年変動は着葉期間の変化を通じて生葉の窒素含量、さらには落葉時の窒素

再吸収効率にも影響を及ぼすかもしれない。本報告では窒素再吸収効率の年変動幅についても示す。

## 調査地と測定方法

1) 調査地と対象個体：森林総合研究所北海道支所実験林内の、シラカンバを主とする落葉広葉樹二次林(2003 年時に約 91 年生)に設置した林冠アクセスタワーを用いた(北緯 42°59', 東経 141°23', 海拔 180 m)(18)。年間降水量は 957 mm, 年平均気温は 7.1°C (1981–2000 年)である。シラカンバ、ハリギリ、ミズナラの林冠構成木各 1 個体を対象とした(18)。樹冠内の 4 層; 樹高 23–24 m (最上部; 1 層), 19.5 m (2 層), 16.5 m (3 層), 11.5 m (4 層)で光合成や葉の性質の測定を行った(18)。シラカンバは 1, 2 層のみを対象とした。

2) フェノロジー：2003 年から 2010 年に開芽・開葉調査を行った。1 層と 4 層(シラカンバは 2 層)を対象とした。シラカンバは各層の 3 本の 1 年枝系の先端から 10 個の芽の開芽状況を観察した。ハリギリとミズナラは各層 10 本の 1 年枝系の頂芽の開芽状況を観察した。芽から緑が出現した時点をも“開芽日”, 葉身が全て出た時点をも“開葉開始日”, 葉の長さが最大の 99% に達した時点をも“開葉終了日”と定義した(16,20)。開芽日と開葉開始日は目視と写真観察により、開葉終了日は各層の当年枝 10 本から各 1 枚を測定することにより決定した。開葉終了日の調査は林分の葉面積の変化の指標にするために行った。シラカンバは春葉を対象とした。8 年間の測定間隔の平均値は、開芽日が 3.4–4.5 日、開葉開始日が 2.8–3.1 日、開葉終了日が 2.3–3.0 日であった。

3) 環境条件：気温データは北海道農業研究センター気象観測露場(北緯 43°00.4', 東経 141°24.7', 海拔 73 m)における観測値を用いた。フェノロジーの予測のために有効積算温量法を用いた。起算日 1 月 1 日、限界温度 5℃を用いて各フェノロジー実測日(開芽、開葉開始、開葉終了)までの有効積算温量を計算した。有効積算温量の 8 年間の平均値を用いて、各年の気温データからフェノロジーを推定した(予測日)。実測値間の二乗平均平方根誤差(RMSE)を算出し推定誤差を評価した。

4) 生葉と落葉の性質：8 月下旬に樹冠内各層から 5–10 枚の成熟葉を採取した。数枚の葉ディスクを採取し面積あたりの重さ(LMA)を測定した。各層 5 枚の重量あたりの窒素含量(N<sub>mass</sub>)を分析し、面積あたりの窒素含量(N<sub>area</sub>)を算出した。LMA と N<sub>area</sub> の関係から未分

Hiroyuki TOBITA, Mitsutoshi KITAO, Yutaka MARUYAMA, (Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), Tsukuba 305-8687), Satoshi KITAOKA, Akira UEMURA, Hajime UTSUGI, (Hokkaido Research Center, FFPRI, Sapporo 062-8516). Variation of bud burst and leaf expansion timing and nitrogen resorption efficiency during senescence in three deciduous tree species.

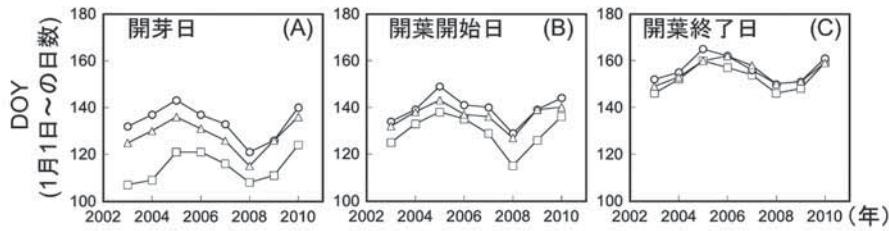


図-1 3樹種の林冠個体の8年間のフェノロジー。開芽日 (A)、開葉開始日 (B)、開葉終了日 (C)。  
□ シラカンバ、○ ハリギリ、△ ミズナラ

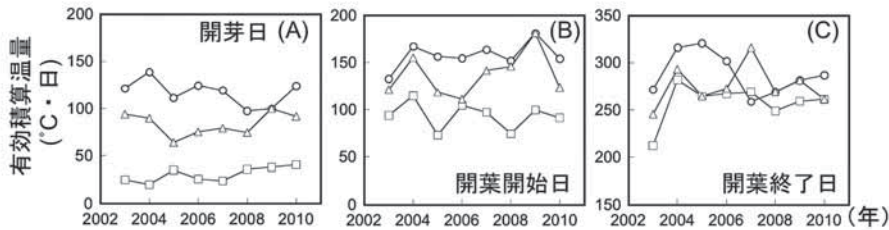


図-2 3樹種の林冠個体の8年間の開芽日 (A)、開葉開始日 (B)、開葉終了日 (C) までの有効積算温度。  
□ シラカンバ、○ ハリギリ、△ ミズナラ

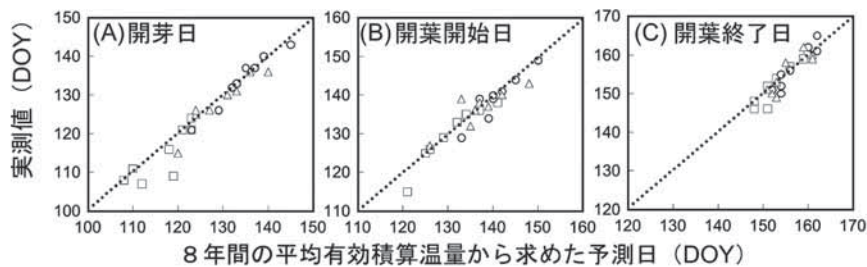


図-3 平均有効積算温度から求めたフェノロジーの予測日と実測日の関係。点線は予測日=実測日を示す。  
□ シラカンバ、○ ハリギリ、△ ミズナラ

析サンプル葉の  $N_{area}$  と  $N_{mass}$  を推定した。シラカンバは春葉と夏葉を区分して採取した。10月中旬以降に各層の新鮮落葉を20枚採取し生葉と同様の処理を行った。手で触れて脱落する葉を落葉と見なした。窒素再吸収効率は次式で算出した。重量あたりの窒素再吸収効率 ( $NR_{mass}$ ) と面積あたりの窒素再吸収効率 ( $NR_{area}$ ) を算出した。各生葉サンプルの窒素含量と、各年各層の落葉の平均窒素含量との間で計算を行った(2)。

$$\text{窒素再吸収効率} = (N_{生葉} - N_{落葉}) / N_{生葉}$$

$N_{生葉}$ : 生葉の窒素含量,  $N_{落葉}$ : 落葉の窒素含量の平均値

### 結果と考察

1) フェノロジー: 開芽日, 開葉開始日, 開葉終了日は年変動を示した(図1, 表1)。各樹種のフェノロジーの年変動幅は, 開芽日で17-22日, 開葉開始日で16-23日, 開葉終了日では13-15日であった。下層葉も上層葉と同様に年変動を示した。開芽の順番はシラカンバ>ミズナラ>ハリギリの順に早く, 開芽日の年変動によらず同じ順番であった。樹種間の開芽の順番が変わらない点是他樹種での報告と同様であった(11,20)。なお, ミズナラでは下層葉の開芽日が上層葉より早い傾向を示した。

開芽日, 開葉開始日, 開葉終了日までの有効積算温度

は一定ではなく年変動を示し(図2, 表1), その変動幅は開芽日で20.6-41.1, 開葉開始日で41.6-70.0, 開葉終了日で61.9-70.3であった。8年間の有効積算温度の平均値の樹種間差は開芽日で2.7-3.8倍, 開葉開始日で1.7-1.5倍であった(表1)。開葉終了日は開芽日に比べて樹種間差が小さく(1.07-1.12倍), 開芽から開葉終了までに必要な期間が開芽の遅い樹種のほうが短い傾向を示した(20)。

8年間の有効積算温度の平均値から求めた各年のフェノロジーの予測日と実測日との間の二乗平均平方根誤差(RMSE)は, シラカンバの開芽日(4.11日)とミズナラの開葉開始日(3.16日)以外で3日未満であり(図3, 表1), 他の報告例と同程度の誤差であった(6)。数年間の有効積算温度の平均値を用いることで開芽・開葉日の予測が2から5日の範囲で可能であることが確認された。

測定日の間隔はフェノロジーの推定誤差を生む要因の一つである(15)。今回の調査では測定間隔が2.3-4.5日と変動し一定でなかった。特にシラカンバの開芽日調査で最も間隔が広く  $4.5 \pm 1.0$  日であった。日数に対する有効積算温度の値の増加割合は春先に低く, 気温の上昇と伴に高くなる。その結果, 開芽日の有効積算温度の値ではミズナラやハリギリの変動が大きい(図2A)の対

表 1 3 樹種の林冠個体のフェノロジー（開芽日、開葉開始日、開葉終了日）、有効積算温量、平均有効積算温量から求めた予測日と実測日の誤差と、予測日と実測値間の二乗平均平方根誤差（RMSE）

	観測年	開芽日 (DOY)	有効積算温量 (°C・日)	誤差 (日)	開葉開始日 (DOY)	有効積算温量 (°C・日)	誤差 (日)	開葉終了日 (DOY)	有効積算温量 (°C・日)	誤差 (日)
シラカンバ	2003	107	25.0	5	125	93.9	0	146	212.3	5
	2004	109	20.0	10	133	114.7	-1	152	281.8	-1
	2005	121	34.9	0	138	73.1	3	160	264.2	0
	2006	121	25.7	2	135	104.7	-1	157	266.8	-1
	2007	116	23.8	2	129	97.2	0	154	269	-1
	2008	108	35.7	0	115	74.5	6	146	248.7	2
	2009	111	37.7	-1	126	99.6	0	148	258.9	0
	2010	124	40.6	-1	136	91.4	1	159	261.1	0
	平均	115	30.4	2	130	93.6	1	153	257.9	1
	RMSE			4.11			2.45			2.00
ハリギリ	2003	132	121.2	0	134	132.9	5	152	271.6	2
	2004	137	138.7	-2	139	167	1	155	315.7	-1
	2005	143	111.1	2	149	156.4	1	165	320.4	-3
	2006	137	124.4	0	141	154.5	1	162	301.7	-2
	2007	133	119.1	0	140	163.7	0	156	258.5	0
	2008	121	97.3	2	129	151.8	4	150	269.2	4
	2009	126	99.6	3	139	181.1	-2	151	281.4	1
	2010	140	123.8	-1	144	154.1	1	161	286.8	1
	平均	134	116.9	1	139	157.7	1	157	288.2	0
	RMSE			1.66			2.47			2.12
ミズナラ	2003	125	93.9	-1	132	121.2	3	149	245.4	4
	2004	130	89.7	1	138	155.2	-1	153	293.1	0
	2005	136	64.1	4	143	118.3	5	160	264.2	1
	2006	131	75.3	2	137	111.1	2	162	272.4	-3
	2007	126	79.1	1	136	141.6	0	158	315.7	-3
	2008	115	74.5	5	127	145.9	-1	150	269.2	2
	2009	126	99.6	-2	139	181.1	-6	151	281.4	0
	2010	136	91.4	0	140	123.8	2	159	261.1	2
	平均	128	83.5	1	137	137.3	1	155	275.3	0
	RMSE			2.55			3.16			2.32

し、予測日と実測日の誤差ではシラカンバが大きい（図 3 A, 表 1）ことに影響したと考えられる。開芽日の調査は一定間隔で高頻度に行われることが望まれる(15)。

有効積算温量法によりフェノロジーの推定精度を高めるには起算日と限界温度の組み合わせの検討が必要になる(6)。本調査地では日平均気温が 5°C 以上になる初日が、早い年でも 3 月下旬（2007 年と 2008 年、両年とも 3 月 25 日）であるため、限界温度 5°C の場合、起算日の影響は少ないことが予想される。ただし、限界温度に関しては他の温度と比較検討をする必要がある(6,15)。

フェノロジーには同一林分の樹種内でも個体間変動がある(15)。本報告は各樹種 1 個体のみの結果であり個体間変動が考慮されていない。同一樹種内の個体間のフェノロジーの順番は年変動が少ないことが報告されている(20)。今後、各樹種 25 個体について開芽日観察を行い、対象個体のフェノロジーの林分内での位置付けを試みる。

気候変動による開芽日の変化を検出するためには、20-30 年のフェノロジー観測でも評価が難しいと考えられている(15)。本報告は 8 年間のみ結果である。今回の調査林分では Web カメラによる樹冠の定点観測が行われている。今回収集した実測データを同時期に撮影された画像データの検証用に用いることで(20)、今後、Web カメラによる高頻度のフェノロジー観察が可能になることが期待される。

なお本調査林分内では 2004 年 9 月の台風により多くの林冠個体が根返りや幹折れにより倒れたが、フェノロジーに対する台風攪乱の顕著な影響は確認されなかった。

2) 窒素再吸収効率：樹冠最上部の 8 月下旬の生葉の

窒素含量、落葉の窒素含量、落葉時の窒素再吸収効率は、重量ベースでも（図 4 A-C）面積ベースでも（図 4 D-F）年変動を示した。落葉時には LMA の減少も生じるため窒素再吸収効率の評価は面積ベースで行うことが望ましい(17)。シラカンバ以外の 2 樹種では、生葉と落葉の  $N_{area}$  の変動係数は年間（生葉：0.11-0.12, 落葉：0.17-0.19）より個体内の高さ間（生葉：0.29-0.35, 落葉：0.25-0.28）のほうが大きかった。シラカンバは樹冠深が浅いため春葉の生葉と落葉の  $N_{area}$  の年変動（生葉：0.089, 落葉：0.19）と個体内変動（生葉：0.083, 落葉：0.16）に差がなかった。一方、 $NR_{area}$  の変動係数は個体内の高さ間（0.036-0.039）よりも年間（0.043-0.063）のほうが大きい傾向を示した。ただし  $NR_{area}$  の年間の変動係数は樹種間差が少なく、生葉や落葉の  $N_{area}$  より小さかった。窒素再吸収効率は、土壌肥沃度や年間降水量、夏の気温、さらには伐採による林冠攪乱など様々な要因に影響を受ける(4,5)。一方で、種子の豊凶によらず窒素再吸収効率に年変動が少ないという報告もある(19)。今回の結果では落葉広葉樹 3 樹種の窒素再吸収効率の年変動は葉の窒素含量の変動に比べると小さいことが明らかになった。

今回の  $NR_{area}$  の値は 0.72-0.87 の範囲であり、他樹種で報告されている値に比べて高い値であった(2)。葉のディスクを用いて分析していることが影響している可能性も考えられるため今後検証が必要である。

開芽・開葉日と葉の性質との関連を調べた結果、ミズナラでのみ検出され、開芽日が遅いほど生葉の  $N_{mass}$  が高くなる傾向を示した ( $r = 0.754$ )。フェノロジーの変化が葉の性質に影響を及ぼす可能性が示唆された。

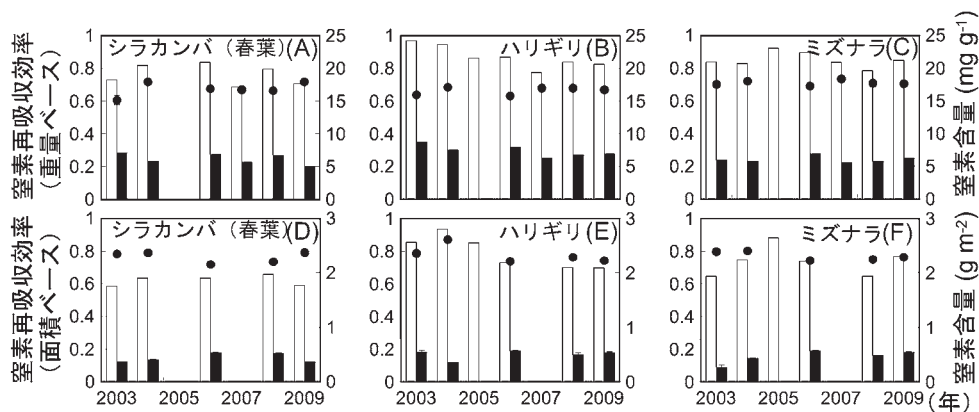


図-4 2003年から2009年の3樹種樹冠葉の生葉と落葉の窒素含量(右側軸棒グラフ;□ 生葉、■ 落葉)と落葉時の窒素再吸収効率(左側軸;● 窒素再吸収効率)。単位重量あたり(上段:A-C)と、単位面積あたり(下段:D-F)の結果を示す

なお対象個体の光環境は2004年秋の台風による林冠攪乱に伴い変化した。台風攪乱翌年にミズナラの生葉の窒素含量が一時的に増加する傾向が確認された(図4C, F)。

まとめ

開芽・開葉時期の変動は、有効積算温量(限界温度5度, 起算日1月1日)により2日から5日程度の範囲で予測可能であることが確認された。精度向上のために観測手法や限界温度の検討が必要である。落葉時の窒素再吸収効率も年変動を示したが、変動幅は小さかった。

引用文献

(1) Aerts R. and Chapin FS. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* **30** : 1-67.  
 (2) Aerts R. *et al.* (2007) Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland. *Oecologia* **151** : 132-139.  
 (3) Ainsworth EA. and Rogers A. (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ.* **30** : 258-270.  
 (4) Cote B. *et al.* (2002) Increasing N and P resorption efficiency and proficiency in northern deciduous hardwoods with decreasing foliar N and P concentrations. *Annals For. Sci.* **59**(3) : 275-281.  
 (5) Covelo F. *et al.* (2008) Leaf resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population following forest harvest. *For. Ecol. Manage.* **255** : 2264-2271.  
 (6) 藤本征司 (2007) 広葉樹 29 種の 10 年間の開芽フェノロジー観測に基づく開芽日予測法の検討. *日林誌* **89**(4) : 253-261.  
 (7) Hagen-Thorn A. *et al.* (2006) Autumn nutrient resorption and loss in four deciduous forest tree species. *For. Ecol. Manage.* **228** : 33-39.  
 (8) Häkkinen R. *et al.* (1998) Effects of dormancy and environmental factors on timing of bud burst in *Betula pendula*. *Tree Physiol.* **18** : 707-712.

(9) Hunter AF. and Lechowicz MJ. (1992) Predicting the timing of budburst in temperate trees. *J Appl. Ecol.* **29** : 597-604.  
 (10) 小見山章 (1991) 落葉広葉樹の幹肥大成長の開始・休止時期と着葉期間の相互関係, およびそれらに関する環境要因. *日林誌* **73**(6) : 409-418.  
 (11) Lechowicz MJ. (1984) Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? *Adaptation and ecology of forest communities.* *Am. Nat.* **124**(6) : 821-842.  
 (12) Lincosalo T. *et al.* (2000) Predicting spring phenology and frost damage risk of *Betula* spp. under climatic warming: a comparison of two models. *Tree Physiol.* **20** : 1175-1182.  
 (13) Myneni RB. *et al.* (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* **386** : 698-702.  
 (14) Nakai Y. *et al.* (2003) Year-long carbon dioxide exchange above a broadleaf deciduous forest in Sapporo, Northern Japan. *Tellus* **55B** : 305-312.  
 (15) Rousi M. and Heinonen J. (2007) Temperature sum accumulation effects on within-population variation and long-term trends in date of bud burst of European white birch (*Betula pendula*). *Tree Physiol.* **27** : 1019-1025.  
 (16) Rousi M. and Pusenius J. (2005) Variation in phenology and growth of European white birch (*Betula pendula*) clones. *Tree Physiol.* **25** : 201-210.  
 (17) Tateno R. and Kawaguchi H. (2002) Differences in nitrogen use efficiency between leaves from canopy and subcanopy trees. *Ecol. Res.* **17** : 695-704.  
 (18) 飛田博順ら (2007) シラカンバ, ハリギリ, ミズナラ樹冠葉のフェノロジー, 光合成特性, 窒素利用. *日林北支論* **55** : 65-69.  
 (19) Yasumura Y. *et al.* (2006) Resource allocation to vegetative and reproductive growth in relation to mast seedling in *Fagus crenata*. *For. Ecol. Manage.* **229** : 228-233.  
 (20) Wesolowsk T. and Rowinski P. (2006) Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest. *For. Ecol. Manage.* **237** : 387-393.