

信州大学審査学位論文
信州大学大学院総合工学系研究科
山岳地域環境科学専攻

スギの年輪構造および炭素蓄積量への
気候の影響に関する年輪生態学的研究

2021年9月

平野 優

目次

第1章 序章.....	1
1.1 本研究の背景	1
1.2 年輪生態学的研究の既往研究の展開と問題点	6
1.3 肥大成長と炭素収支の関係解明の必要性	9
1.4 年輪要素を用いた幹バイオマス増加量の推定	12
1.5 本論文の目的と構成	13
第2章 年輪要素と気候要素との関係	15
2.1 緒言	15
2.2 方法.....	15
2.2.1 調査地.....	15
2.2.2 形成層活動の観察	19
2.2.2.1 打ち抜き法	19
2.2.2.2 ナイフマーキング法.....	20
2.2.3 気候応答解析.....	24
2.2.3.1 クロノロジーの構築.....	24
2.2.3.2 気候応答解析.....	25

2.3	結果	26
2.3.1	形成層活動の観察	26
2.3.2	年輪要素クロノロジー間の関係	26
2.3.3	気候応答解析	31
2.4	考察	34
2.4.1	形成層活動の季節変動	34
2.4.2	年輪要素間の関係	34
2.4.3	年輪要素と気候要素の関係	36
第3章	年輪要素と気候要素, 炭素収支との関係	43
3.1	緒言	43
3.2	方法	43
3.2.1	幹バイオマス増加量	45
3.2.2	年輪要素と気候要素の関係	45
3.2.3	炭素収支のモデル推定値	46
3.2.4	炭素収支と気候要素の関係	46
3.3	結果	47
3.3.1	早材幅, 晩材幅と幹バイオマス増加量の関係	47

3.3.2	早材幅, 幹バイオマス増加量と気候要素の関係.....	47
3.3.3	早材幅, 幹バイオマス増加量と炭素収支の関係.....	50
3.3.4	炭素収支と気候要素の関係.....	52
3.4	考察.....	54
3.4.1	年輪要素と幹バイオマス増加量の関係.....	54
3.4.2	早材幅, 幹バイオマス増加量と気候要素の関係.....	54
3.4.3	早材幅, 幹バイオマス増加量と炭素収支の関係.....	55
3.4.4	気候要素と炭素収支の関係.....	55
3.4.5	気候要素が光合成や呼吸の変動を介して早材幅に与える影響.....	56
第4章	総括.....	64
	謝辞.....	68
	参考文献.....	70

第1章 序論

1.1 本研究の背景

温室効果ガスの大気中濃度は1750年以降増加傾向にあり、世界の平均気温は1880年から2012年までに0.85°Cの上昇が報告されている(IPCC 2014)。特に、温室効果ガスの1つである二酸化炭素(CO₂)濃度の上昇は化石燃料が原因とされており、CO₂の大気中濃度の上昇と世界の平均気温の上昇には密接な関係がある(IPCC 2014)。さらに、こうした気候変動は生態系や農業、社会基盤などに多大な影響を与え、人々の生活を一変させる可能性があり(西岡 2003)、気候変動を抑制するためにはCO₂の大気中濃度を減少させる必要がある。樹木は光合成によりCO₂を吸収し、葉や枝、幹、根を形成することで炭素を貯蔵し、特に樹幹部は長期的な炭素貯蔵源として重要である(山下ら 2013)。さらに、木材を建築材に利用することで炭素を長期に渡り貯蔵することになることから、木材資源としても重要な役割を担っている(大熊 2003)。建築材として利用するだけでなく、カーボンニュートラルの観点から木質バイオマス燃料としての利用も推進され(林野庁 2021)、政策的には、京都議定書締結以降、森林によるCO₂吸収量がCO₂排出量の削減として計上することが認められることになり(小林 2010)、さらにパリ協定ではCO₂の大気中濃度の上昇の緩和に向けて、適切な間伐等による健全な森林整備や木材及び木質バイオマス利用の推進等の施策を行う事が目標とされている(林野庁 2021)。森林の樹幹部における炭素蓄積量を増大させ、さらに木材資源としての利用も高めるためには、日本における林業政策の改善が必要である。

気候変動により環境の変化が起こることで、樹種や生育地によっては樹幹部の成長が促進または抑制される可能性が考えられる。複数のモデルによるシミュレーションでは、気候変動による木材供給が増加することが予想されるが、地

域による差が大きい可能性があり、今後より適切な場所への植林が必要となる (Kirilenko and Sedjo 2007)。そのため、現在の人工林に植栽されている樹種の材積への気候変動の影響を把握することは、今後の木材資源の生産量を上げるために必要である。現在までに、気候変動がもたらす森林への影響として、例えば日本においては、気候シナリオ下において分布予測モデルを用いた将来予測では気温の上昇によるブナ (*Fagus crenata*) の生育適地の減少が予測され (松井ら 2009)、統計モデルによる潜在生育域の予測では冷温帯に生育する針葉樹の潜在的な生育適地が減少することが予測されている (田中ら 2009)。一方、樹木の成長に与える影響として、苗木を用いた加温実験の結果、スギ (*Cryptomeria japonica*) の伸長成長量や成長速度の増加、成長期の長期化が観察されたことから、平均気温の増加が樹木の成長を促進する可能性が示唆された (山本ら 2004)。しかし、日本における成木の、特に樹幹部の成長における気候変動の影響については不明な点が多い。日本の森林の樹幹部が受ける気候変動の影響を把握することができれば、今後の林業経営や植栽地、植栽樹種の変更などにとって重要な情報が提供できる。特に日本において、スギ人工林は森林面積 (2505 万 ha) のうち約 18% (444 万 ha) を占めているだけでなく、国内の木材生産量の約 58% を占めている (林野庁 HP)。さらに、スギなどの針葉樹人工林の光合成による炭素固定の能力が天然林と比べると一般に高い (千葉 2011)。そのため、気候変動に伴うスギの樹幹部における炭素蓄積量の変動の推定は日本の森林の炭素蓄積量の変動の指標となりうるため、今後の林業政策の対策にとって有効な情報となると考えられる。

スギ人工林について、土壌の保水力による分類と蒸散降水比を用いて気候シナリオに基づいた脆弱な植栽地の予測を行った結果、土壌の保水力が低く、蒸散降水比の高い地域 (関東平野など) においては水ストレスが発生することによる衰退が示唆されている (松本ら 2006)。さらに、生態系モデルにより日本のスギ

林分の生産量（Net Primary Production：NPP）について、気候シナリオ下での変動を予測した結果、南西日本で生産量が減少することが予測されている（Toriyama et al. 2021）。気候変動が森林生態系に及ぼす影響を予測するために使われる生態系モデルには、光合成による物質生産や呼吸および器官の付け替えによる消費を対象とした物質収支が主に採用されている（光田ら 2013）。さらに、樹木への炭素の割り当ては固定比率によって決定されている（Toriyama et al. 2021）。そのため、季節による炭素配分の違いや樹幹部の炭素蓄積量については考慮されていない。正確な森林の炭素蓄積量の推定のためには、気候変動が樹幹部の成長に与える影響を反映し、樹幹部への炭素蓄積量の変動を考慮したモデルを作成する必要がある。

樹幹部の成長は、形成層細胞と細胞径の分裂および拡大の結果、半径方向に増加することによって起こり、これを肥大成長という（船田 2011）。将来の気候変動に伴う炭素蓄積量の推定を行うためには、肥大成長に与える気候要素の影響を把握することが必要である。日本のように季節変化が明らかな地域に生育する樹木は 1 年ずつ年輪が形成されるため（久保 2011）、年輪には過去の肥大成長の記録が 1 年ずつ残っている。さらに、樹木は成長の当年および過去の気候要素などの環境の変動による影響を受けて成長するため、年輪は過去の気候情報を知ることができる貴重な情報源である（Fritts 1976）。そのため、年輪幅や密度などの年輪要素と気候要素との関係を解析することにより、肥大成長に影響を与える気候要素を特定することができる。

年輪要素と気候要素との関係を解明する方法の一つとして、年輪生態学的手法が用いられる（Fritts 1976）。年輪が形成された年を決定し、過去の環境や歴史的なイベントを解明する学問を年輪年代学（dendrochronology）と呼び、年輪を利用して生態学の問題や気象などの環境を研究する分野として年輪生態学（dendroecology）がある（Kaennel and Schweingruber 1995）。同手法では、年

輪形成の年代を正確に特定することができ、年輪幅や年輪構造の変化と気候要素との関係を統計的に解析することで肥大成長に影響を及ぼす気候要素を明らかにすることができる (Fritts 1976)。例えば、北米の乾燥地に生育する常緑針葉樹では、年輪幅と気候要素の関係は標高に応じて変化し、特に乾燥した森林限界の樹木の年輪と冬の降水量との間に顕著な正の相関が示されたことから、生育地や樹種ごとに肥大成長に対し制限を与える気候要素の特定が可能となることが示された (Fritts 1965)。したがって、年輪生態学的手法を適用して、年輪要素と気候要素の関係を解析することは肥大成長に与える気候変動の影響を把握する上で有効である。

しかし、従来の年輪生態学的研究を用いて年輪要素と気候要素との関係を解析する上で、いくつか欠点がある。1つめに、ある地点における年輪幅等と気候要素との統計的な線形関係は明らかにできるが、樹木の生理学的メカニズムの変動による影響が考慮されているとは言えない。気候などによる環境の変化は、直接的に、ならびに基質利用性や植物ホルモンに影響を与え、その結果として形成層活動が変動すると考えられている (Denne and Dodd 1981)。特に、光合成や呼吸活動の変動は形成層活動に必要な基質利用性に影響を与えるため、肥大成長に対し大きく影響を与えると考えられる。年輪生態学的研究において、Fritts et al. (1965)により、気候変動が光合成産物の変動に影響を与え、その結果として年輪幅が変動する仮説を提唱されて以降、現在に至るまで多くの年輪生態学的研究において (例えば、Cook and Cole 1991, D'Arrigo et al. 2001, Pederson et al. 2004), 同仮説が支持されている。しかし、そのメカニズムを直接検証した研究は今までにない。気候要素によって影響を受けた基質利用性の変動を理解するためには、樹木の光合成や呼吸の変動を理解し、肥大成長との関係を解析する必要がある。光合成や呼吸の変動による炭素固定の変動値としてフラックス観測による生態系の炭素収支があり、樹木の光合成や呼吸の変動を把握するこ

とができる (大塚 2009)。生態系の炭素収支は、林分内の樹木の光合成や成長および維持呼吸によって生じる CO₂ 交換の変動を示し、生態系内の光合成やバイオマス維持に必要なエネルギーの生産を示す指標である (Chapin et al. 2018)。最近になって、年輪生態学的手法を応用し、年輪幅と炭素収支の変動を比較した研究が行われるようになったが (Rocha 2006, Ueyama et al. 2011, Churakova et al. 2014, Koide and Ito 2018, Tei et al. 2019)、フラックス観測の期間の短さによる自由度の不足 (Rocha 2006) や 1 年間の積算値のみを利用している (Ueyama et al. 2011) ことから、季節によって異なる光合成などの炭素収支の変動と年輪幅との関係は明らかになっていない。肥大成長と光合成や呼吸の季節変動との関係を正確に評価するためには、年輪要素と季節や月ごとの炭素収支の変動との関係を明らかにすることが必要である。特に、これまでに気候要素、年輪要素、炭素収支の 3 つについて相互の関係を同時に解析した例はない。この 3 つの関係を明らかにすることによって、気候要素が樹木の光合成や呼吸を介して肥大成長や森林生態系の炭素固定に影響を与える過程を提示することができると考えられる。

2 つめに、従来の年輪生態学的研究の大部分では年輪幅のみを用いた解析が行われている点が挙げられる。一年間の成長量である年輪幅のみを用いた解析では、形成層活動の活動時期の違いによる気候要素の影響の違いを把握できない可能性がある。実際に、早材幅が春の、晩材幅が夏の気候要素と相関関係がそれぞれ認められたことが複数報告されており (例えば, Miina 2000, Meko and Baisan 2001, Henderson et al. 2009, Cabra-Alemán et al. 2017)、晩材仮道管の形成および細胞壁肥厚には同期間の気候要素が影響を及ぼすことが示唆されている (Yasue et al. 2000)。早材および晩材への気候要素および炭素収支の影響をそれぞれ明らかにすることは、樹幹部への光合成産物の炭素配分の季節による違いについて知見を得ることができると考えられる。肥大成長への気候要素の

影響を正確に把握するためには、早材および晩材に対して気候応答解析を行う必要がある。

3つめに、年輪幅などの情報だけでは実際の炭素貯蔵量であるバイオマス量の変動を表していない可能性が挙げられる。森林への炭素固定への気候要素の影響を把握するためには、林分の幹バイオマス増加量への気候要素の影響を正確に把握する必要がある。年輪幅等に基づき林分内の地上バイオマス増加量を算出する手法は過去の炭素固定の変動を把握することに有用であり (Dye et al. 2016), 年輪幅を用いて幹バイオマス量を含めた地上バイオマス量を推定した研究が複数行われている (例えば, Graumlich et al. 1989, Dye et al. 2016)。年輪生態学的手法に幹バイオマス増加量の変動を適用することは過去の幹バイオマス量の変動の復元に有効であると考えられ、過去の炭素固定の変動が気候要素によって受けた影響を把握することが期待できる。

1.2 年輪生態学的研究の既往研究の展開と問題点

常緑針葉樹の年輪幅の変動に対する気候要素の影響として、生育地が異なる同一樹種において、共通した制限要因となる気候要素が報告されている。例えば、北東アメリカに生育するカナダツガ (*Tsuga canadensis*) の年輪幅と当年3月の気温と有意な正の相関 (Cook and Cole 1991, D'Arrigo et al. 2001), 北東アメリカに生育するアカトウヒ (*Picea rubens*) の年輪幅と前年夏の気温との間に負の相関, 前年冬の気温との間に正の相関 (Cook and Johnson 1989) が認められた。北東ヨーロッパに生育するヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) では、年輪幅と初夏の降水量との間に有意な負の相関が認められた (Oberhuber et al. 1998, Hughes 2019)。日本国内においては、スギの年輪幅と当年の冬から春の気温と有意な正の相関が認められた (Kojo 1987, 加藤ら 1988, Ohyama et al. 2013, 桃井ら 2014)。ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) においても、年輪幅と当年の春

の気温と有意な正の相関（武市 1983, 庄ら 2001, Yonenobu et al. 2006）や前年の夏の気温と負の相関（桃井ら 2014, Yonenobu et al. 2006）が認められた。これらの研究結果から、生育地が異なる場合でも同じ樹種間では、共通した気候要素の影響を受けて年輪幅が変動している可能性が示唆される。

一方で、異なる樹種においても共通した気候要素の影響が報告されている。北米の半乾燥地であるアリゾナに生育する常緑針葉樹の 3 樹種 [ベイマツ (*Pseudotsuga menziesii*), ポンデローサパイン (*Pinus ponderosa*), *Pinus edulis*] の年輪幅が共通して冬と春の降水量と有意な正の相関 (Fritts et al. 1965), ニュージャージー州に生育する常緑針葉樹の 2 種 (ヌマヒノキ: *Chamaecyparis thyoides*, リギダマツ: *Pinus rigida*) の年輪幅と前年冬から当年春までの気温と有意な正の相関 (Pederson et al. 2004) が認められた。日本においても、東京に生育するスギとアカマツ (*Pinus densiflora*), モミ (*Abies firma*), ツガ (*Tsuga sieboldii*) において共通して当年 3 月の気温と正の相関が認められた (桃井ら 2014)。同じ生育地における異なる樹種においても、共通した気候要素の影響を受ける可能性が示唆される。

さらに、これらの常緑針葉樹に関する報告では、成長期よりも前の気候要素と年輪幅の間に有意な相関が認められることから、成長期よりも前の気候要素が常緑針葉樹の肥大成長へ影響を及ぼす可能性が示唆される。実際に北半球に生育する樹木 (針葉樹 10 種と広葉樹 1 種) の年輪幅データ (2270 セット) を用いて、気候要素のグリッドデータを使った大規模な気候応答解析を行った結果、大部分の地点で年輪幅と冬 (12~2 月) の降水量との間に強い相関関係が認められ、次いで夏 (6~8 月) の平均気温および総降水量, 前年の夏の気温および総降水量との有意な相関が認められた (George 2014)。

成長期よりも前の気温と降水量の影響について、複数の年輪生態学的研究者は形成層活動に利用するための貯蔵光合成量の変動する可能性 (Fritts 1965,

1971, Cook and Cole 1991, D'Arrigo et al. 2001, Pederson et al. 2004) や、積雪が早期に除去されることによって光合成の再開が早まる可能性 (Cook and Cole 1991), 積雪の減少が成長期の土壤水分の減少を引き起こし、水ストレスにより成長が減少する可能性 (Peterson et al. 2002, Oberhuber 2004), 暖かい冬によって形成層活動の再開が早まることで形成層活動期間が延長される可能性 (Pederson et al. 2004, Rossi et al. 2013) を挙げている。しかし、成長期前の環境の変化がどのように肥大成長に影響を与えたかのメカニズムを解明した研究例はなく、未だに不明のままである。前述のように、北半球全体における針葉樹の肥大成長は成長期前における気候要素によって影響を受けることが示唆されていることから (George 2014), この針葉樹に共通する関係についてメカニズムを明らかにすることができれば、今後の気候変動に伴う常緑針葉樹林の炭素蓄積量および木材資源の生産量の正確な推定に貢献することが期待できる。

さらに、従来の年輪生態学的研究の問題点として、気候要素には月平均気温や月降水量合計などを用いている点が挙げられる。気象観測値の月平均値を使うことによって、月をまたぐ期間の気候要素が成長に影響する場合には、解析結果に表れていない恐れがある。Belokopytova et al. (2018) は、暦上の月の平均値を使って解析するよりも、日平均値を用いた移動平均値との相関を日をずらしながら算出することで (以下、移動相関)、年輪幅変動に最も影響する気候要素を正確に示すことが可能であることを報告している。近年同様の方法を用いて、気候要素が肥大成長に与える正確な期間の把握に関する知見が得られている (例えば、Beck et al. 2013, Carrer et al. 2017, Arzac et al. 2018)。したがって、より正確な気候要素の影響を明らかにするためには、日データを用いた移動平均値と年輪要素間でそれぞれ気候応答解析を行う上で、年輪内の形成層活動の季節変動を考慮する必要がある。

1.3 肥大成長と炭素収支との関係解明の必要性

樹木の樹幹部は生態系における重要な炭素吸収源であり、肥大成長が林分の炭素収支の変動に与える影響は大きいと考えられる。年輪要素と炭素収支の年変動を関連づけることができれば、光合成などの変動を介して気候要素が肥大成長に与える影響について把握することができるとともに、今後の気候変動が森林における炭素蓄積量に与える影響への予測に有効な情報を提供することができる。

光合成や呼吸における炭素収支の変動を評価するために、近年フラックス観測サイトにおける微気象学的手法を用いた CO₂ 収支の観測が行われている (Baldocchi et al. 2001)。生物圏と大気の中の CO₂、水蒸気、エネルギーの交換を測定する微気象フラックス測定ネットワーク (FLUXNET) が構築され、世界中の約 750 を超えるサイトで観測が行われている (Kumar et al. 2016)。日本では、森林生態系に設置された 15 の観測サイトで現在も継続的な観測が行われている (JapanFlux, <http://www.japanflux.org/>)。生態系の CO₂ 収支は、林分内の樹木および従属栄養生物の光合成と成長および維持呼吸によって生じる CO₂ 交換の変動を示し、生態系内の光合成やバイオマス維持に必要なエネルギーの生産を示す指標である (Chapin et al. 2018)。これらの観測サイトでは、主に渦相関法と呼ばれる風速の水平成分と垂直成分の細かい時間的な変動と、それと同時に起こる気温、水蒸気や CO₂ 濃度などの物理量の細かい時間的な変動を測定し、両変動の共分散を計算することによって、大気と地表面との間の熱、水蒸気、CO₂ のフラックスを求める微気象学的手法を用いた長期的かつ連続的な観測が行われている (鈴木・加藤 2014)。フラックス観測サイトの観測からは、生態系の光合成によって吸収された CO₂ 吸収量である総一次生産量 (Gross Primary Productivity : GPP)、生態系の植物と従属栄養生物の呼吸によって放出された CO₂ 総量である生態系呼吸量 (Ecosystem Respiration : RE)、GPP から RE を差

し引いた純生態系生産量 (Net Ecosystem Productivity : NEP) の変動値を得ることができる。渦相関法では、CO₂の正味の交換量を示す NEP を直接的に測定し、夜間の CO₂交換量の測定による温度依存性から RE を推定、さらに NEP と RE から GPP の推測が可能となる (大塚 2013)。フラックス観測サイトにおける CO₂収支によって生態系全体の CO₂交換率が環境変動によってどのように反応するかを定量化することで、炭素収支と気候要素、植物フェノロジーとの関係を調べることができる (Baldocchi 2003)。近年、データの観測年数が増えたことにより、炭素収支の変動値と気候要素といったパラメータとの比較をした研究が可能となっている。例えば、亜寒帯の針葉樹林において春の気温上昇が光合成を活発化させる可能性が指摘されている (Tanja et al. 2003, Welp et al. 2007)。

同様に、最近になって年輪幅と炭素収支の年変動を比較する研究が行われ始めている。例えば、常緑針葉樹林においてはカナダのクロトウヒ (*Picea mariana*) の年輪幅と GPP の年積算値を比較した結果、2つの要素の間に関係性が認められなかった (Rocha 2006)。滋賀のヒノキの年輪幅と GPP の年積算値との間に正の相関関係が認められたことが報告されている (Ueyama et al. 2011)。しかし、これらの報告では年輪幅および GPP の年積算値が用いられていることから、形成層活動の季節変動や季節による光合成量や呼吸量の違いが考慮されていない。季節を分けて GPP を算出して年輪幅との関係を解析した研究では、ロシアのカラマツ (*Larix cajanderi*) の年輪幅と春と夏の月積算 GPP との間に正の相関が認められたことが報告されている (Tei et al. 2019)。さらに、スイスのドイツトウヒの年輪幅と春の NEP との間に有意な相関が認められている (Churakova et al. 2014)。これらの研究のように、季節や月ごとの光合成や呼吸による炭素収支を年輪幅と比較する研究が始まっており、春や夏の限られた期間の炭素収支と年輪幅の変動との間に関係があることが示唆されている。

しかし、フラックス観測による炭素収支の蓄積データは、長くても十数年であり、年輪幅などとの関係を統計解析するにはデータ数が少ない問題点がある。そこで、生態系モデルに気象観測値を代入することによって推測された時系列データを用いることによって、より長期的な炭素収支の変動推測値を得たうえでの解析も行われている。北海道のアカエゾマツの年輪幅と生態系モデルにより推測された 1990～2010 年の炭素収支の推測値との解析を行った結果、春から夏（2～4 月，7 月）の月積算純一次生産量との間に有意な正の相関が認められている（Koide and Ito 2018）。さらに、アロメトリー式と年輪幅から推定した地上部のバイオマス増加量と NEP との関係を解析した研究も行われている。例えば、Babst et al. (2014) はヨーロッパの複数の針葉樹林フラックス観測サイトにおける年輪幅から算出したバイオマス増加量と成長初期（1～6 月）の月積算 NEP の増減が一致することを報告している。これらの報告から、CO₂ フラックス観測や生態系モデルに基づく炭素収支の年変動と年輪幅に関係があることが明らかになりつつある。特に、春の GPP や NEP と年輪幅の間に相関が認められることから、形成層活動再開前から初期の光合成の変動が肥大成長に影響を与えている可能性が示唆される。

さらに、Rocha (2006) は当年の GPP 年積算値と年輪幅の間に関係性が認められなかったことについて、前年の光合成によって作られた光合成産物も肥大成長に使われた可能性を示唆している。メイン州のアカトウヒとカナダツガが優占する森林で観測された前年 9 月から当年 8 月までの積算 NEP と年輪幅から算出した地上部のバイオマス増加量との間に高い相関が認められたことから、成長期前の NEP の変動が地上部のバイオマス増加量に影響することが示唆された（Teets et al. 2018）。カナダツガの ¹⁴CO₂ パルスラベリング実験の結果、樹幹内に光合成産物が数年に渡って貯蔵されていることが観察されたことから、成長期以前の貯蔵光合成を使って肥大成長している可能性が示唆されている

(Richardson et al. 2013)。したがって、前年の炭素収支の変動と年輪要素の関係も明らかにする必要がある。

1.4 年輪要素を用いた幹バイオマス増加量の推定

気候変動が生理学的プロセスおよび肥大成長の変動を介して林分の幹バイオマス量へ与える影響を明らかにすることも必要である。CO₂フラックス観測サイトでは林分内の地上バイオマス観測値 (NPP) と豊富な観測データを基に検証・最適化された生態系モデルや CO₂フラックス観測によって推測された炭素収支 (NEP) との直接比較が可能であり (Ohtsuka et al. 2009), NEP の変動に対する幹バイオマス増加量の寄与を明らかにすることができる。しかし、幹バイオマス量の年変動値におけるデータの蓄積量は少なく、過去数十年に遡ることは難しい。一方、年輪生態学的研究で使われている年輪幅クロノロジーは相対値であるが、調査地を代表とする長期的な肥大成長の変動を表す指標である。そこで、年輪要素を用いて幹バイオマス増加量を算出することができれば、より長期的な幹バイオマス増加量の時系列データを得ることが可能になる。年輪幅と年輪内平均密度から樹幹全乾重量の増加量の年変動を推定することが可能である (藤原 2007, 澤内ら 2007)。藤原 (2007) は、軟 X 線デンシトメトリで得られた年輪幅、年輪内平均密度、丸太長の積から推定された推定丸太重量と実測の全乾重量が有意な直線関係にあることから、年輪幅と年輪内平均密度からの年間重量成長の測定が可能であることを示した。一方、年輪幅からアロメトリー式を用いて幹バイオマス増加量を推定する方法がある。Dye et al. (2016) は年輪幅と地上部現存量のアロメトリー式から得られた地上バイオマス増加量の推定値と固定試験地での胸高直径や樹高などの測定値から得られた地上バイオマス増加量の推定値の比較を行ったところ、大きな差は無く、年輪幅から推測された地上バイオマス推定値を使用する利点を提唱した。近年では、年輪幅から推測した

地上バイオマス増加量を用いて、気候応答解析 (Sanogo et al. 2016, Alexander et al. 2018) や NEP 変動値との比較 (Babst et al. 2014, Teets et al. 2018) が行われている。幹バイオマス増加量を推定する 2 つの方法は有効であると考えられ、気候変動が林分の幹バイオマス増加量に与える影響を明らかにするために、この推定値と気候要素、炭素収支との関係を解析する必要がある。

1.5 本論文の目的と構成

スギの肥大成長に対する気候変動の影響を正確に把握するためには、光合成や呼吸などの生理学的プロセスを介した気候要素の影響を把握することが必要である。しかし、従来の年輪生態学的手法を用いた研究ではいまだ明らかではない。従来の研究における問題点から、①光合成や呼吸の変動と肥大成長との関係の解明、②肥大成長と季節変動を考慮した解析、③林分バイオマス量の年変動への影響の把握を行うことで、気候要素が肥大成長および林分の炭素蓄積量へ及ぼす影響について新たな知見を得られる可能性がある。特に、光合成や呼吸の変動として炭素収支の年変動値を用いて年輪要素および気候要素の 3 つを組み合わせ解析することは、光合成や呼吸の変動に伴う基質利用性の変動が肥大成長に与える影響について理解するのに有効であるとの着想を得た。

本研究では、気候の変動が光合成や呼吸などの変動を介して、スギの肥大成長および林分の幹バイオマス増加量に与える影響を評価することを目的とし、気候要素、年輪要素、炭素収支の 3 つについて相互の関係を明らかにした。

第 1 章では、年輪生態学的手法を用いた常緑針葉樹の年輪要素と気候要素の関係に関する既往の研究の成果と問題点を整理した上で、本研究において取り組む課題を明確にした。

第 2 章では、岐阜大学高山試験地常緑針葉樹林に生育するスギ造林木を対象とし、形成層活動の季節変動を明らかにした。次に、供試木からコア試料を採取

し、軟 X 線デンシトメトリによって年輪幅、年輪内平均密度、早材幅、晩材幅、早材密度、晩材密度を測定し、年輪幅と年輪内平均密度の積から年輪重量成長量を算出した。それぞれの年輪要素について生育地を代表する時系列であるクロノロジーを構築し、年輪要素間の変動の関係を明らかにした。クロノロジーと気候要素の日平均値の移動平均値との関係を単相関分析によって明らかにした。

第 3 章では、早材幅および晩材幅と年輪幅から推測した林分の幹バイオマス増加量の関係を明らかにした。早材幅および幹バイオマス増加量と気候要素との関係解析を行った。次に CO₂ フラックス観測値をもとに検証・最適化された生態系モデルを用いて算出した総一次生産量 (GPP)、生態系呼吸量 (RE)、純生態系生産量 (NEP) と早材幅および幹バイオマス増加量との関係解析を行った。さらに GPP、RE、NEP と気候要素との関係を明らかにした。

第 4 章では、本研究の総括を行った。

第2章 年輪要素と気候要素との関係

2.1 緒言

本章では、気候要素の変動がスギの年輪構造の変化に及ぼす影響を評価することを目的とした。まず、形成層活動の季節変動を把握するために、形成層活動の観察を行った。次に年輪幅、年輪内平均密度、早材幅、早材密度、晩材幅、晩材密度、年輪重量成長量のクロノロジーを構築し、年輪構造間の変動の関係性を明らかにした。さらに、クロノロジーと気候要素の日平均値の移動平均値との関係を単相関分析によって明らかにした。

2.2 方法

2.2.1 調査地

本研究は岐阜大学流域圏科学研究センター高山試験地高山常緑針葉樹林サイト（以下、高山サイト、北緯 36 度 8 分、東経 137 度 22 分、標高 800m、<http://asiaflux.net>）で行った (Figs. 2.1, 2.2)。高山サイトは約 40 年生スギを主とし、一部ヒノキが混じる人工林である。高山サイトは冷温帯に属し、1 年間の平均気温は 9.4°C、年間降水量合計は約 1700mm であり、積雪期間は 12 月から 4 月までである (Saitoh et al. 2012)。高山サイトは 30m の観測タワーと 0.15ha の生態系調査プロットを持ち、2005 年から気象観測と渦相関法による炭素収支の連続的な観測を行っている (Saitoh et al. 2010)。タワーを含む 0.06ha のスギ林分を本研究の調査地とした (Fig. 2.3)。下層植生は貧弱で、草本、シダによって低密度に覆われており (Lee et al. 2008, Yashiro et al. 2010)、炭素収支への低木・下層植生の寄与は非常に小さいとみなせる。また、RE に対する土壌呼吸の寄与率は、40%程度と考えられる (Saitoh et al. 2010, Yashiro et al. 2010)。調査地内には 1153 本/ha の密度で樹木が生育しており (Lee et al. 2008)、供試木

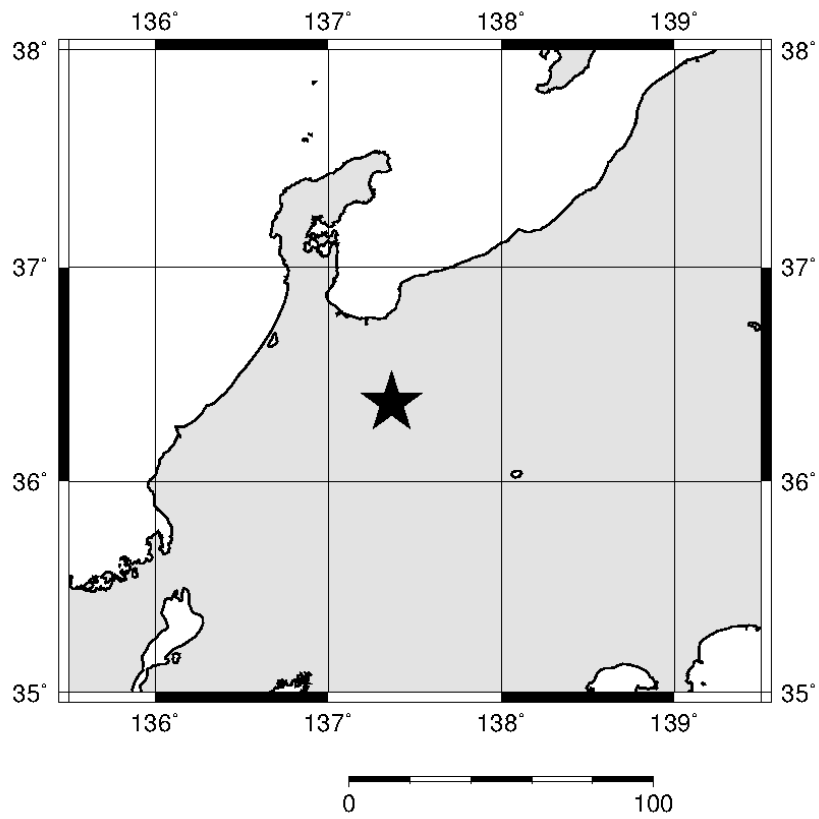


Fig. 2.1 Map showing the location of the study site Takayama.



Fig. 2.2 A view of Takayama Evergreen Coniferous Forest (TKC site).

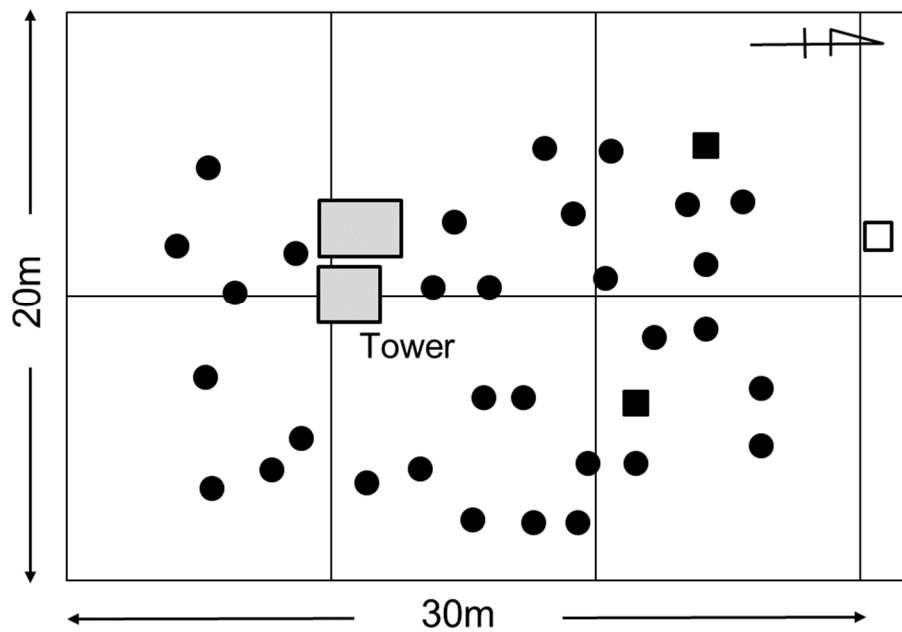


Fig. 2.3 The map showing the location of sampling trees.

Circles show the positions of core sampled trees for building chronologies. Black squares show the positions of sampled trees for both building chronologies and observing cambium activity. White square shows the position of a sampled tree for observing cambium activity.

の平均樹高は 2005 年の計測時に 20m, 平均胸高直径(DBH)は 2014 年の計測時に 32cm であった。高山サイトでは, 1965 年と 1967 年にスギの植林が行われ, 植林後 20 年 (1985 年) および 30 年後 (1995 年) に間伐が行われているが, 間伐率は不明である (Lee et al. 2008)。土壌母材は火山灰が堆積しており, 土壌タイプは粘土ロームの優勢な低塩基性の森林褐色土壌である (Lee et al. 2008)。

2.2.2 形成層活動の観察

形成層活動の観察のために, 調査地内および調査地に隣接するスギ 3 個体を供試木とした (Fig. 2.3)。樹木の形成層活動の開始, 終了および早晚材移行時期を特定する方法として, 傷付け法 (Yoshimura et al. 1981, 黒田・清野 1996, Seo et al. 2007, 山下ら 2006), 打ち抜き法 (今川・石田 1970, 安江ら 1994, Rossi et al. 2006) を併用した。本研究では成長初期において, 打ち抜き法により形成層細胞の分裂の有無を, その後の段階ではカッターナイフによる傷付け法 (ナイフマーキング法) により年輪の成長率および早晚材への移行, 形成層活動の終了時期を確認した。形成層活動の観察は 2014 年 4 月~2016 年 10 月の期間に行った。2014 年は 1 個体 (No.1) のみについてナイフマーキング法による観察を行い, 2015 年は 3 個体 (No.1, 2, 3), 2016 年は 2 個体 (No.1, 2) を対象に打ち抜き法およびナイフマーキング法による観察を行った。

2.2.2.1 打ち抜き法

供試木の地上高約 100cm の位置から, 内径 2mm のトレファー (Costruzioni Meccaniche Carabin C., Italy, Rossi et al. 2006) と金槌を用いて樹皮と形成層および木部を含む試料を採取した。2015 年 3 月 31 日~5 月 12 日において約 2 週間間隔で計 4 回, 2016 年 4 月 1 日~4 月 22 日において, 約 1 週間間隔で計 4 回の試料採取を行った。採取した試料は直ちに 25%グルタルアルデヒド溶液:

1/15M リン酸緩衝液 (pH 7.4) = 1 : 7 で混合した 3%グルタルアルデヒド溶液に浸漬し固定を行った。余分な樹皮と木部を、カミソリを用いて切り取り、放射方向の長さを約 4mm に調整した。試料を 50%, 70%, 100%, 100%, 100% のエタノールシリーズに約 1 時間ずつ浸漬させ、脱水した。次に、試料を 100% プロピレンオキシド (PO) に 20 分ずつ 4 回浸漬させた。包埋は、調製したエポキシ樹脂 (Queto 1651 : NSA : MNA : DMP-30 (いずれも日新 EM 社) = 42.8ml : 6.7ml : 50.4ml : 2.0ml) を用いて行った。その後、PO にエポキシ樹脂を溶かした液体 (PO : 樹脂 = 1 : 1) に約 1 時間浸漬、振とうさせた後、100%エポキシ樹脂に 24 時間浸漬、振とうした。その後、シリコン製の型に試料の木口面が上になるように設置し、エポキシ樹脂を流し入れ、24 時間 60°C のオーブンに入れて、硬化させた。包埋した試料はタングステン鋼ナイフ (LAICA TC-65; Biosystems, Switzerland) を装着したロータリーマイクロトーム (RM2265; Leica, Germany) を用いて切削し、厚さ 2~3 μ m の薄切片を作製した。スライドガラスの上に作製した切片をのせ、その上から熱湯を数滴垂らした。そのスライドガラスごとホットプレートの上ののせ、切片を伸展させた。お湯が蒸発し、切片が十分に伸展し、スライドガラスに圧着された後、1%トルイジンブルーを滴下して、染色を行った。蒸留水で余分な染色液を洗い流した後、再びホットプレートの上ののせ、水分を蒸発させた。スライドガラスをホットプレートからおろし、十分冷めたところで、キシレン、ビオライトを滴下しカバーガラスをかけ封入、永久プレパラートを作製した。

作製したプレパラートを光学顕微鏡 (BX53; OLYMPUS) 下で観察した。試料採取時の形成層帯の細胞において薄い接線壁が観察された時点形成層帯における細胞分裂の開始とした (今川・石田 1970, Fig. 2.4a)。

2.2.2.2 ナイフマーキング法

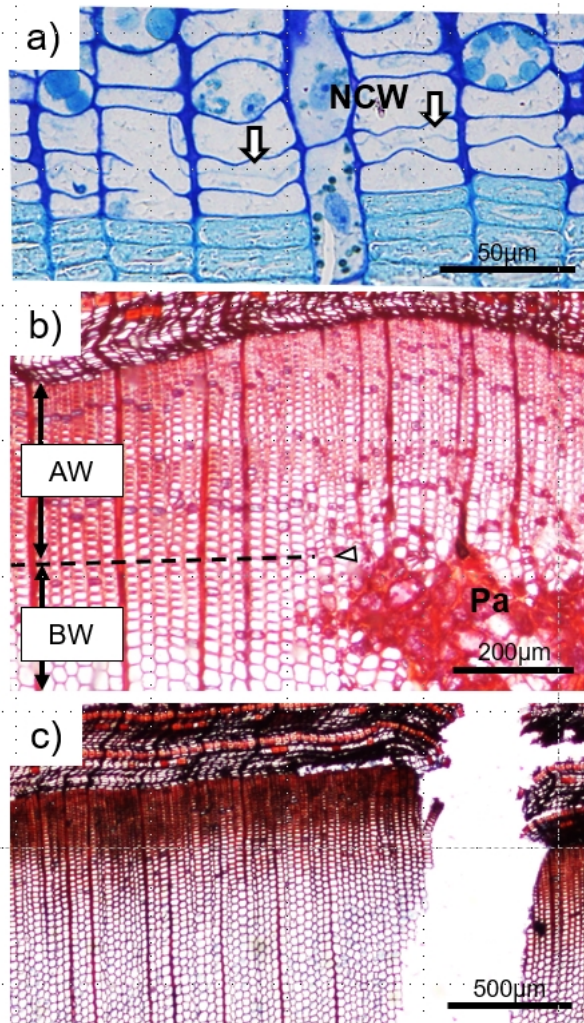


Fig. 2.4 The transverse images show stage of wood formation.

a) New thin cell walls formed in cambial cells (arrow), indicating the beginning of cambial cell division (April 4). b) A wound tissue formed on June 25. Increase of radial cell files (triangle) is used as the mark of cambium at wounding (Yoshimura et al. 1996). The broken line shows the assumed site of cambium at the date of wounding. c) A sample wounded on October 30. There is only a crack at the wounding site, indicating the cessation of cambium division. NCW : New thin cell walls, Pa : parenchyma cells, AW : after wounding, BW : before wounding.

各供試木の胸高部の外樹皮を、内樹皮を傷つけない程度に環状剥離して表面を平滑にした。カッターナイフ（刃幅 18mm, 替え刃式）を用いて、形成層に達する程度に木部に傷を付けた。傷付けは反時計回りに行い、傷と傷の間隔は約 3cm とした。2014 年 6 月 10 日～10 月 30 日の期間について計 10 回、2015 年 5 月 27 日～10 月 1 日の期間について計 9 回、2016 年 5 月 2 日～10 月 7 日の期間について計 13 回を約 2 週間間隔で行った。形成層活動が終わったと思われる 10 月中旬以降に各供試木から内径 15mm の皮加工用のポンチと金槌を用いて、傷部分を中心に樹皮と形成層および木部を含む試料を採取した。

カッターナイフとカミソリを用いて、採取した試料を放射方向に約 5mm, 接線方向に 10mm, 樹軸方向に 10mm の小片にトリミングした。小片は、傷害当年の 1 年輪全体、前年の年輪境界、樹皮の一部を含むように切り出し、試料を 1.0cm×1.5cm×2.0cm の台木に接着剤で固定した。試料は蒸留水に浸漬して軟化させた後、スライディングマイクローム (TU-213; 大和光機工業株式会社) を用いて厚さ 25~30 μ m の木口面切片を切り出した。切片はサフラニンとファストグリーンを用いて二重染色した。切片は 1%サフラニン溶液によって 30 分染色し、70%, 90%エタノールによって脱水し、0.5%ファストグリーン無水エタノール溶液によって 30 秒間染色し、100%エタノールによって 2 回脱水を行った。その後、キシレンを用いて透徹し、スライドガラス上に置いてビオライトを滴下し、カバーガラスをかけ封入、永久プレパラートを作製した。

作製したプレパラートから傷害組織の状態や傷害時の形成層位置などを観察するために、光学顕微鏡 (BX53; OLYMPUS) 下で観察を行った。顕微鏡写真の撮影には顕微鏡用のデジタルカメラ (DP72; OLYMPUS) と写真撮影ソフト (DP2-BSW; OLYMPUS) を用いた。

テーダマツ (*Pinus taeda*) やスギの傷つけ法による肥大成長の測定 (Yoshimura et al. 1981) において、形成層の修復による形成層列の増加は常に傷害組織の形

成層側に認められ、傷害時の形成層の位置は柔細胞群のやや外側の仮道管列が増加する位置であった。この結果を参考に、傷害組織の形成層側における外側の仮道管列が増加する部分を傷害時の形成層の位置とした (Fig. 2.4b)。傷害時の形成層位置が早材位置にあった場合を早材形成期、傷害時の形成層位置が晩材位置にあった場合を晩材形成期とした。晩材仮道管については、モルクの定義に従って判別を行った。モルクの定義は、半径方向のルーメン径を L、隣り合う 2 つの細胞の細胞壁の厚さの合計を M としたときに、 $L/M=2$ となるときに早材と晩材の境界として定めたものである (深沢 1990)。今回の観察では、傷害時の形成層位置の仮道管が $L/M>2$ のときは早材仮道管、 $L/M<2$ のときは晩材仮道管として顕微鏡写真から L と M を計測し、判別を行った。肥大成長の停止は、傷害時の形成層位置が傷害の影響を受けていない正常な年輪境界と一致した時とした。肥大成長の停止後、年輪境界よりも後に木部の形成が全く確認されない時に木部形成の停止とした (Fig. 2.4c)。

傷害の影響を受けていない正常部の 1 年輪の幅を計測した。前年の晩材細胞から傷害時の形成層位置までの幅を計測し、以下の式で傷害時の成長割合を算出した。

$$\text{傷害時の成長割合 (\%)} = \frac{\text{傷害時の形成層細胞までの幅 (mm)}}{\text{1 年輪の幅 (mm)}} \times 100$$

さらに、2014~2016 年の年輪幅を比較するために、No.1~3 の 3 個体について打ち抜き法およびナイフマーキング法による試料を採取した場所を避けた胸高部位において、成長錐 (Haglöf, Sweden) を用いて年輪コア試料を採取した。コア試料を台木に固定した後、年輪幅測定器 (Tree ring System; Velmex Inc., USA.) を用いて、測定した。

2.2.3 気候応答解析

2.2.3.1 クロノロジーの構築

調査地内の 20m×30m の範囲に生育する全ての個体である 33 本のスギ成木を対象とした (Fig. 2.3)。内径 5mm の成長錐を用いて、胸高部位において 1 個体につき 2 方向よりコア試料を採取した。軟 X 線の吸収に影響を与える抽出成分を除去するため、蒸留水で約 5 日間煮沸し、さらにトルエン・エタノール (トルエン：エタノール=2：1) 混合液にてソックスレーを用いて約 5 日間抽出した。台木に固定した後、ツインソーを用いて樹軸方向に約 1.6mm 厚に切削した。恒温恒湿環境下 (20°C, 60%, 木材含水率約 12%相当) にて約 7 日間調湿した後、軟 X 線写真撮影装置 (EMBW 特型; Softex, 日本) を用いて標準吸収体とともにフィルム (Fuji IX-FR) に撮影した。フィルムはスキャナー (GTX-970; EPSON) を用いてコンピュータ内に取り込み (分解能 2400dpi), 年輪解析ソフト WinDENDRO2009 (Regent Instruments Inc., Canada) を用いて、年輪幅、年輪内平均密度、早材幅、晩材幅、早材密度、晩材密度を測定した。この際、早晩材境界の閾値は 0.55g/cm³ (深沢 1990) とした。さらに、樹幹部のバイオマス増加の指標として、年輪幅と年輪内平均密度の積を算出し、樹軸方向 1cm 接線方向 1cm あたりの 1 年輪の細胞壁量である年輪重量成長量(g)とした。

測定した年輪幅などの時系列は目視による広狭パターンの照合 (Douglass 1943) および統計的手法 (COFCHA プログラム, Holmes 1983, 1994) による確認を行い、年輪の形成年を確定した。次に、加齢に伴う変動を減衰するために負の指数関数または回帰直線を当てはめ標準化を行った (Fritts 1963)。さらに樹間競争および施業などに起因する長周期変動成分を減衰するために、フィルター長 32 年のスプライン関数を当てはめ標準化を行った (Cook and Peters 1981)。標準化を 2 段階行うこと (Double-detrending) により、単一の標準化よりも低周期の変動をあまり除去せず、標準偏差を小さくすることができる

(Holmes et al. 1986)。そのため、標準化を2段階行い、加齢および施業による影響を減衰した。前年以前の成長量の影響を反映する変動成分を減衰するために自己回帰モデリングにより標準化時系列との差分である残差時系列を得た (Cook 1985)。外れ値の影響を小さくするため Tukey's biweight robust mean 法により残差時系列の形成年毎に個体間の平均値を求め、調査地を代表する残差クロノロジー (以下、クロノロジー) を構築した (Cook and Kairiukstis 1990)。算出には、dplR (Bunn 2008, R Development Core Team) を用いた。この際に、個体あたり複数の時系列がある場合は個体ごとの平均値を求めた上で算出した。クロノロジーの信頼性を評価する expressed population signal (EPS) (Wigley et al. 1984) は 39 年間を対象とし、15 年間の区間について 1 年ずつずらしながら算出した。各年輪要素のクロノロジー間での関係について、単相関分析を行った。

2.2.3.2 気候応答解析

気象データは調査地より約 15km 離れた高山特別地域気象観測所 (北緯 36 度 9 分, 東経 137 度 2 分, 標高 560m) にて観測されている 1974 年から 2013 年までの 40 年間の日平均, 日最高, 日最低気温, 降水量の日合計, 日照時間の日合計を入手した (気象庁 HP: <https://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/index.php>)。日気象データは, 年輪形成前年の 1 月 1 日から当年の 12 月 31 日までの 2 年間を対象として, 起算日を 10 日ずつ移動した 30 日間の移動平均値をそれぞれ算出した。各年輪要素の変動と気候要素との関係を解明するため, クロノロジーと気候要素の移動平均値との間について単相関分析を行った。統計期間は 1975~2013 年の 39 年間を対象とした。日移動平均値および各年輪構造クロノロジーと気象データとの間の相関係数の算出にあたり, 木材育種センターの武津英太郎博士が開発したスクリプトを統計ソフト R 上にて実行し, 日移動平均値との単相関係数を算出した。

2.3 結果

2.3.1 形成層活動の観察

2つの観察方法から、3年間の形成層活動の季節変動を明らかにした(Fig. 2.5)。形成層細胞の分裂開始について、2015年においては5月12日に、2016年においては4月22日に形成層帯の細胞に薄い接線壁が観察された。晩材仮道管の分化が確認できた時期は、個体や年によって異なっていた。2014年では7月9日、2015年では6月25日および7月10日、2016年では7月1日および7月29日に晩材仮道管が最初に確認された。2014年9月8日、2015年8月27~9月10日、2016年9月6日~9月29日に1年輪の傷害時の形成層位置が傷害の影響を受けていない正常な年輪境界と一致し、形成層活動の停止が認められた。さらに、2014年10月21日、2015年10月1日、2016年10月7日には傷つけ後に新たな木部細胞の分化が認められず、形成層が完全に休眠していた。

2.3.2 年輪要素クロノロジー間の関係

クロノロジーは1975年から2013年までの39年間について構築することができた(Table 2.1, Fig. 2.6)。EPSは、年輪幅および早材幅クロノロジーでは全ての期間において、年輪内平均密度および早材密度、年輪重量成長量クロノロジーでは一部の期間を除いて信頼性が高いとされる0.85 (Wigley et al. 1984)を超えていた。一方、晩材幅および晩材密度クロノロジーではほぼ全ての期間についてEPSが0.85を下回っていた。晩材幅および晩材密度クロノロジーにおいては個体間ごとの変動の一致が小さいと言える。

クロノロジー間の単相関分析の結果、年輪幅が年輪内平均密度および年輪重量成長量と有意な相関(それぞれ $r=-0.47$, $p<0.01$; $r=0.92$, $p<0.001$)を示した(Table 2.2)。早材幅が年輪幅および年輪重量成長量と有意な正の相関(それぞれ $r=0.95$, $p<0.001$; $r=0.89$, $p<0.001$)を示した。さらに、早材幅が年輪内平均

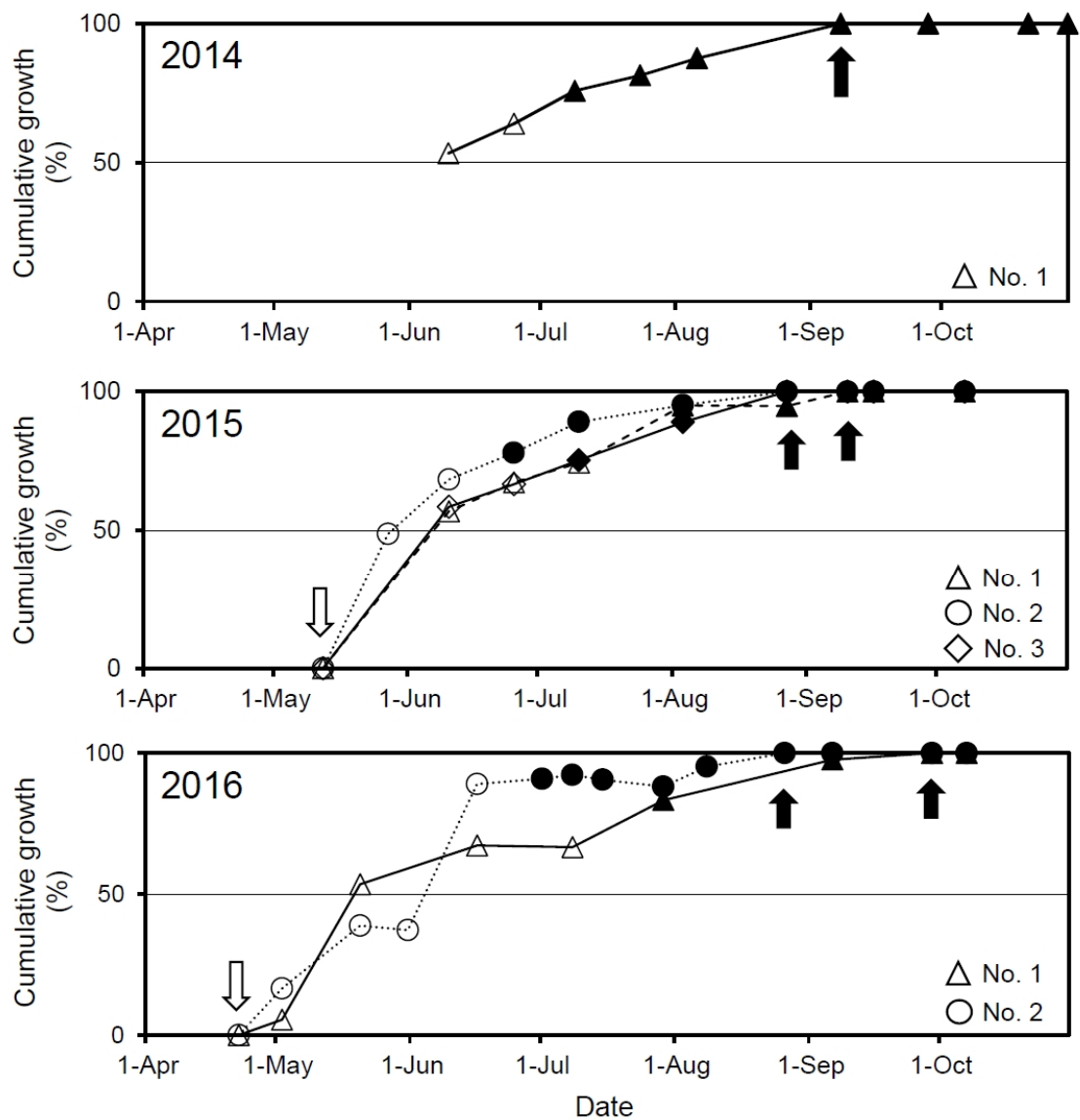


Fig. 2.5 The wood formation phenology of *C. japonica*.

Cumulative proportional growth curves of xylem observed by knife marking method.

White and black markers show earlywood tracheid and latewood tracheid formation, respectively. Beginning of cell division (white arrow) was confirmed in the microcore samples. The end of radial growth (black arrow) was confirmed by the wounding method (for details see Fig.2.4).

Table 2.1 Mean values of tree-ring structure of *C. japonica*.

	RW	EW	LW	RD	ED	LD	RGW
Mean value	3.77 mm	3.16mm	0.70 mm	0.37 g/cm ³	0.30 g/cm ³	0.77 g/cm ³	0.14g

RW : annual ring width, RD : annual mean density, EW : earlywood width, ED : earlywood density, LW : latewood width, LD : latewood density, RWG : annual ring weight growth.

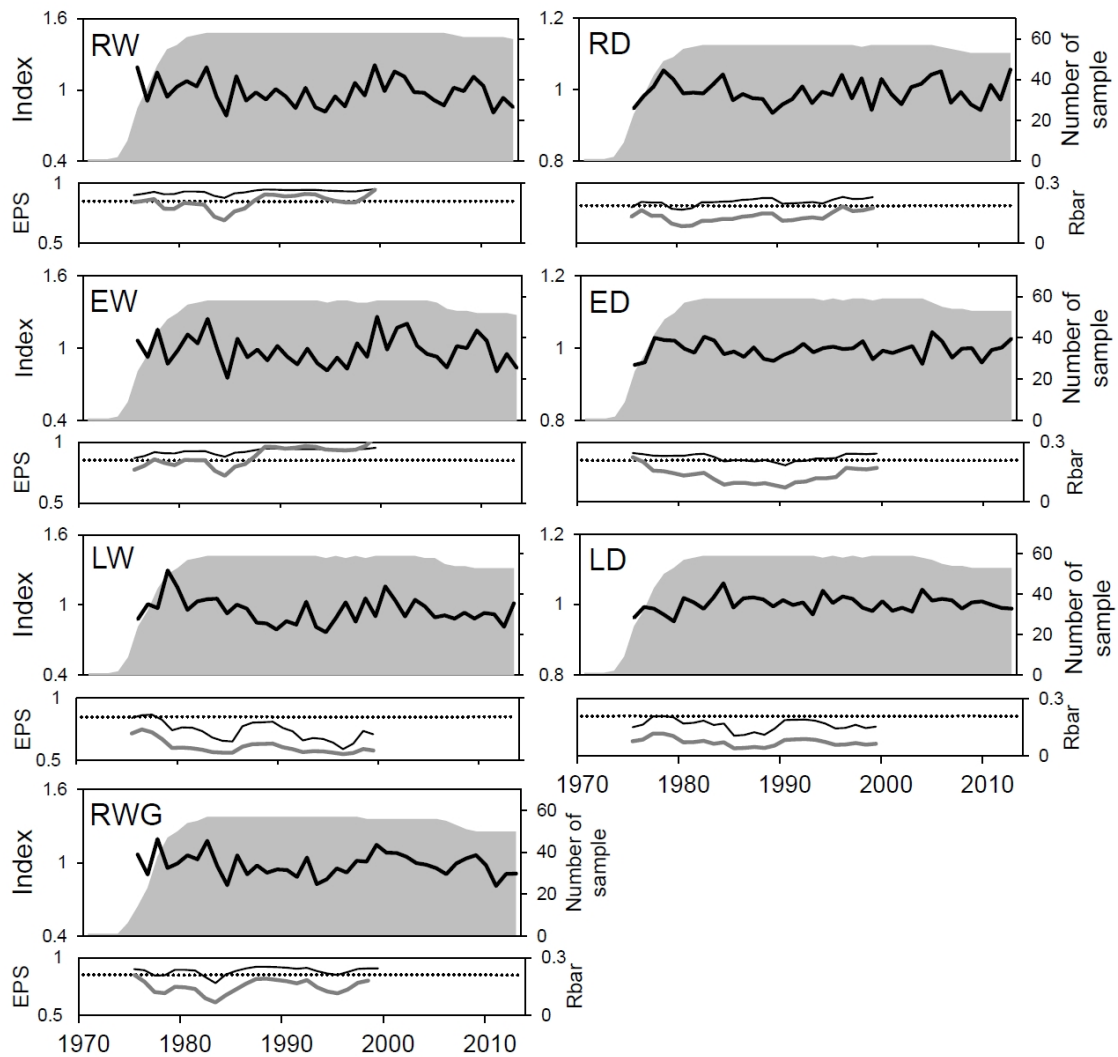


Fig. 2.6 Residual chronologies, mean correlation between trees and EPS of tree-ring structures of *C. japonica* in Takayama.

Shaded areas show the number of trees in chronologies. For chronology name abbreviations, see Table 1. Thin black and gray lines in the lower graphs indicate EPS and mean correlation between trees (Rbar) for the residual chronologies (beginning values of 15-year running windows), respectively. Dotted horizontal lines at $EPS = 0.85$ show the reliability threshold presented by Wigley et al. (1984).

Table 2.2 Correlations among the chronologies of *C. japonica*.

	RW	RD	EW	ED	LW	LD	RWG
RW	-	-0.47 **	0.95 ***	-0.09	0.14	-0.43 **	0.92 ***
RD	-0.47 **	-	-0.52 ***	0.62 ***	0.6 ***	0.16	-0.2
EW	0.95 ***	-0.52 ***	-	-0.05	0.07	-0.36 *	0.89 ***
ED	-0.09	0.62 ***	-0.05	-	0.34 *	-0.15	0.14
LW	0.14	0.6 ***	0.07	0.34 *	-	-0.28	0.31
LD	-0.43 **	0.16	-0.36 *	-0.15	-0.28	-	-0.33 *
RWG	0.92 ***	-0.2	0.89 ***	0.14	0.31	-0.33 *	-

The asterisks (*, **, ***) indicate correlation significant at $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$, respectively. For chronology name abbreviations, see Table 2.1.

密度と有意な負の相関($r=-0.52, p<0.001$)を示した。早材密度が年輪内平均密度と有意な正の相関($r=0.62, p<0.001$)を示した。晩材幅が年輪内平均密度と有意な正の相関(それぞれ $r=0.60, p<0.001$)を示した。晩材密度は年輪幅および年輪重量成長量と有意な負の相関(それぞれ $r=-0.43, p<0.01$; $r=-0.33, p<0.05$)を示した。早材幅と早材密度, 晩材幅と晩材密度の間ではそれぞれ有意な相関が認められなかったが, 早材幅と晩材密度, 早材密度と晩材幅の間にそれぞれ有意な相関(それぞれ $r=-0.36, p<0.05$; $r=0.34, p<0.05$)が認められた。

2.3.3 気候応答解析

年輪要素クロノロジーと気候要素間において相関係数を算出した (Figs. 2.7, 2.8)。早材幅および早材密度において, 当年の成長期 (5~8月)の気候要素と有意な相関が認められなかったが, 成長期より前の気候要素と有意な相関が認められた。早材幅においては, 当年2月下旬から4月中旬までの気温 (1月1日からの積算日数: 以下 DOY, 当年 56~125) と正の相関が認められた。特に, 最低気温よりも最高気温との相関係数が高かった。さらに, 前年1月下旬から3月下旬まで(DOY 前年 21~90)の平均気温と有意な負の相関が認められた。前年8月中旬から9月中旬まで(DOY 前年 231~260)の平均気温および降水量とそれぞれ有意な正および負の相関が認められた。早材密度においては, 当年2月上旬から3月中旬まで(DOY 当年 36~75)の降水量と有意な負の相関が認められた。さらに, 前年2月中旬から3月中旬まで(DOY 前年 51~80)の降水量および日照時間とそれぞれ有意な負および正の相関が認められた。前年7月(DOY 前年 171~210)の平均気温および日照時間と有意な正の相関を示した。晩材幅および晩材密度において, どちらも当年成長期の気候要素と有意な相関が認められたが, 相関が認められた気候要素は異なっていた。晩材幅は当年7月下旬から8月上旬まで(DOY 当年 176~215)の日照時間と有意な正の相関を示した。

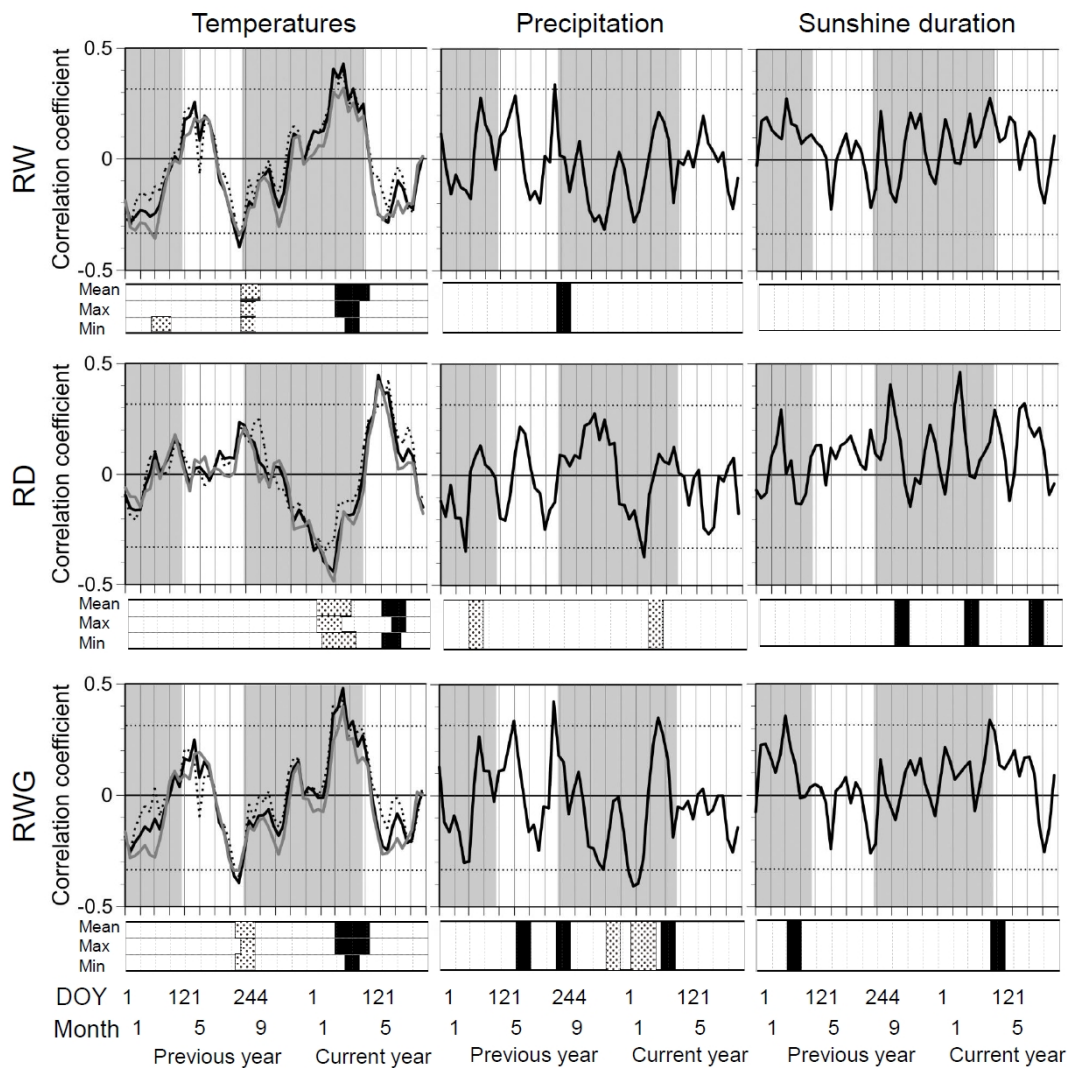


Fig. 2.7 Moving correlations between the residual chronologies (RW, RD and RWG) and climate factors (30days window, stepped at 10 days interval).

The lines indicate correlation coefficients on the first days of each moving window. Solid lines, dotted lines and gray lines indicate mean temperature, maximum temperature, and minimum temperature, respectively. Dotted horizontal lines indicate significant correlation threshold $p < 0.05$. The days of year (DOY) indicate days of accumulated from Jan. 1st to Dec. 31st. White and gray areas indicate periods of the active cambium and dormancy seasons, respectively. The bars under correlation graphs indicate the periods that revealed significant ($p < 0.05$) correlation. Black and dot pattern bars indicate positive and negative correlation, respectively.

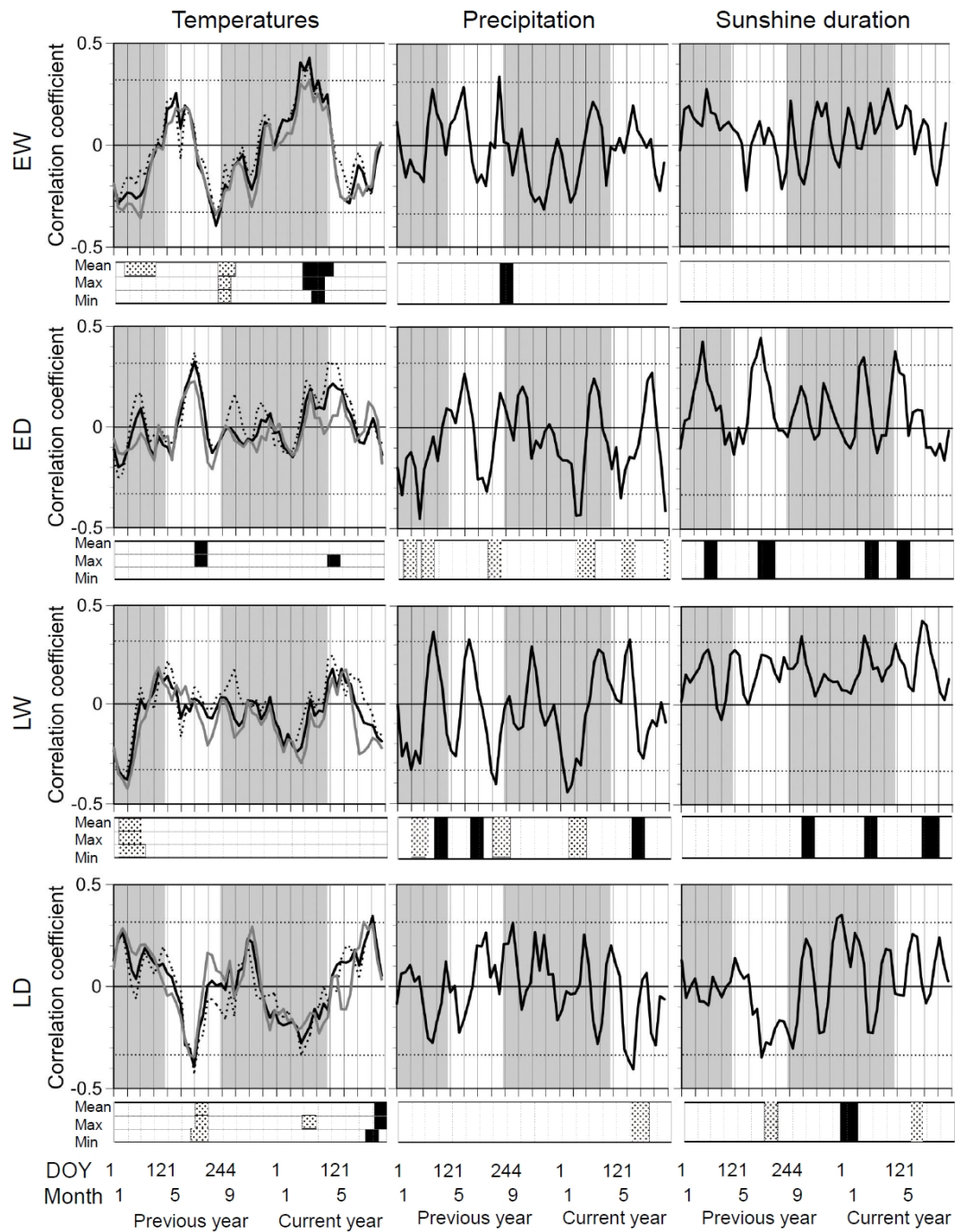


Fig. 2.8 Moving correlations between the residual chronologies (EW, ED, LW and LD) and climate factors (30days window, stepped at 10 days interval).

晩材密度は、当年 6 月上旬から 7 月中旬まで(DOY 当年 156~195)の降水量と有意な負の相関を示した。晩材幅および晩材密度においても成長期より前の気候要素との相関が認められた。晩材幅においては、前年 1 月中旬から 2 月下旬まで(DOY 前年 11~70)の最低気温と有意な負の相関が認められた。前年 6 月上旬から 7 月上旬まで(DOY 前年 161~191)および前年 7 月下旬から 9 月上旬(DOY 前年 211~250)の降水量とそれぞれ有意な正および負の相関が認められた。晩材密度においては、前年の成長期の 6 月中旬から 7 月下旬まで(DOY 前年 171~210)の最高気温と日照時間と有意な負の相関が認められた。早材幅と有意な正の相関を示した春の前半(DOY 当年 56~105)の 50 日間の平均気温と早材幅の時系列変動を比較したところ、両者の間に同調性が認められ、非常に高い相関($r=0.49$, $p<0.01$)が認められた (Fig. 2.9)。

2.4 考察

2.4.1 形成層活動の季節変動

3 年間の観察の結果から、4 月下旬から 5 月上旬の間に形成層細胞の分裂が起こることと 8 月下旬から 9 月中旬に形成層活動が停止することが明らかになった。晩材仮道管が確認された期間が年や個体によって異なっていたが、6 月下旬から 7 月下旬の範囲で確認されたため、早晩材移行は 6 月下旬から 7 月下旬の間に起こると考えられる。

2.4.2 年輪要素間の関係

早材幅と晩材密度は年輪幅および年輪重量成長量に、早材幅および早材密度、晩材幅は年輪内平均密度に対してそれぞれ影響を与えることが明らかになった。さらに、相関係数は比較的小さいが、早材幅と晩材密度、早材密度と晩材幅の間にそれぞれ関係があった。早材幅が年輪幅および年輪重量成長量と高い相関関

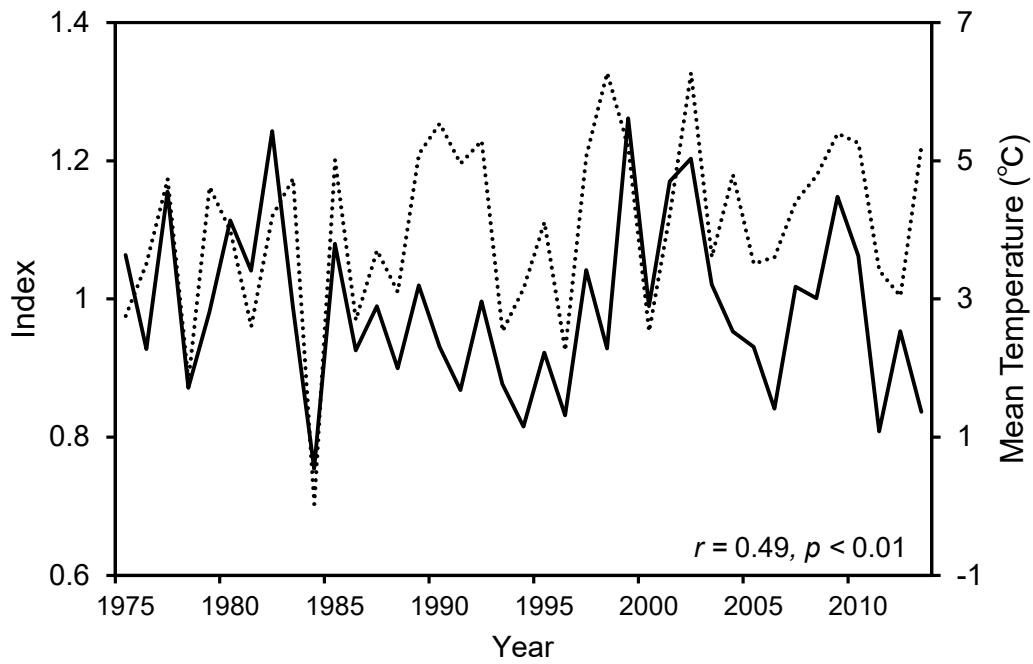


Fig. 2.9 Variations of the earlywood width chronology and the mean temperature of 50 days in early spring (DOY current 56~105).

The solid line and the dotted line indicate the earlywood width chronology and the mean temperature in early spring, respectively.

係にあることから、スギにおいては年輪幅の変動は主に早材幅の変動に規定され、結果的に年輪重量成長量も変動していると言える。また、年輪内平均密度の変動は早材幅と早材密度、晩材幅の変動によって影響を受けるが、年輪内平均密度の年輪重量成長量に対する影響は小さいと言える。早材密度と晩材幅の間に有意な正の相関が認められたことについて、早材細胞の肥厚と晩材細胞の分裂が同じ要因によって制御されている可能性があるが、どのようなメカニズムによるものかは不明である。早材幅と晩材密度の間に有意な負の相関が認められたことについては、早材細胞の分裂と晩材細胞の肥厚の時期が異なるため、どのようなメカニズムによるものかは不明である。年輪幅と年輪内平均密度が負の相関を示したことについて、早材幅が年輪幅に正の影響、年輪内平均密度に負の影響を及ぼした結果、年輪幅と年輪内平均密度との間に負の相関が示されたと言える。国内のスギの材質に関する報告では、早材細胞数は年輪幅が広くなるにつれて増加し、その増加割合が全細胞数の増加割合と一致することから、年輪幅の広狭は早材細胞数によって支配されることが示唆されている（石川・畔柳 1963）。年輪を分割して早材と晩材の密度を計測し、年輪内平均密度との関係を解析した報告では、年輪内平均密度に対して早材密度が大きく影響を及ぼすことが示唆されている（太田 1972）。本研究結果と合わせて、スギの年輪幅の変動に対しては早材幅の変動、年輪内平均密度の変動に対しては早材幅および早材密度、晩材幅の変動の影響が大きいと考えられる。

2.4.3 年輪要素と気候要素の関係

早材幅および年輪幅、年輪重量成長量は共通して当年 2 月下旬から 4 月中旬までの気温と有意な正の相関、前年 8 月から 9 月の気温および降水量とそれぞれ有意な負および正の相関を示した。特に、当年 2 月下旬から 4 月中旬までの気温との間で顕著な相関が認められることから、早材幅および年輪幅、年輪重量

成長量に対して成長期の直前の気温が共通して正の影響を及ぼしていたと考えられる。この気温については、最低気温に比べて最高気温との間に高い相関係数が示されたことから、夜間に比べ日中の気温が強く影響を及ぼしたと考えられる。加えて、年輪重量成長量は、早材密度および晩材幅と共通して当年1月から3月の降水量と有意な負の相関、早材密度と共通して前年3月の日照時間と有意な正の相関を示した。年輪内平均密度は、晩材幅と共通して当年7月の日照時間と正の相関、早材密度および晩材幅と共通して前年2月から3月中旬までの降水量と負の相関、早材幅と共通して当年3月の気温とそれぞれ有意な負および正の相関を示した。早材幅と早材密度、晩材幅と晩材密度の関係について、それぞれ気候要素に対する応答に共通点は認められなかった。

年輪要素間の相関関係の結果、早材幅と年輪重量成長量間の相関が高かった。加えて、早材幅と年輪重量成長量の気候応答の結果が共通していたことから、樹幹部バイオマス増加量を表す年輪重量成長量の増加は、当年2月下旬から4月中旬までの高い気温によって早材幅が増加し、その結果として年輪幅が増加することによって主にもたらされる事が示唆された (Fig. 2.10)。一方で、材質を表す年輪内平均密度の変動は、当年3月の気温によって早材幅が、当年2月上旬から3月中旬までの降水量によって早材密度が、当年1月中旬から2月下旬の降水量および6月下旬から8月上旬までの日照時間によって晩材幅が変動することによってもたらされるが、年輪内平均密度の変動が年輪重量成長量に及ぼす影響は小さい (Fig. 2.10)。さらに、年輪重量成長量と早材密度および晩材幅クロノロジーの間にそれぞれ相関関係がないものの、気候応答に共通点が認められることから、当年1月から3月の降水量および前年3月の日照時間が早材密度および晩材幅の変動にそれぞれ影響を及ぼし、その結果が年輪重量成長量の変動に反映されたと考えられる。早材幅と早材密度および晩材幅と晩材密度クロノロジーの間にはそれぞれ相関が認められず、気候応答の結果も異なっ

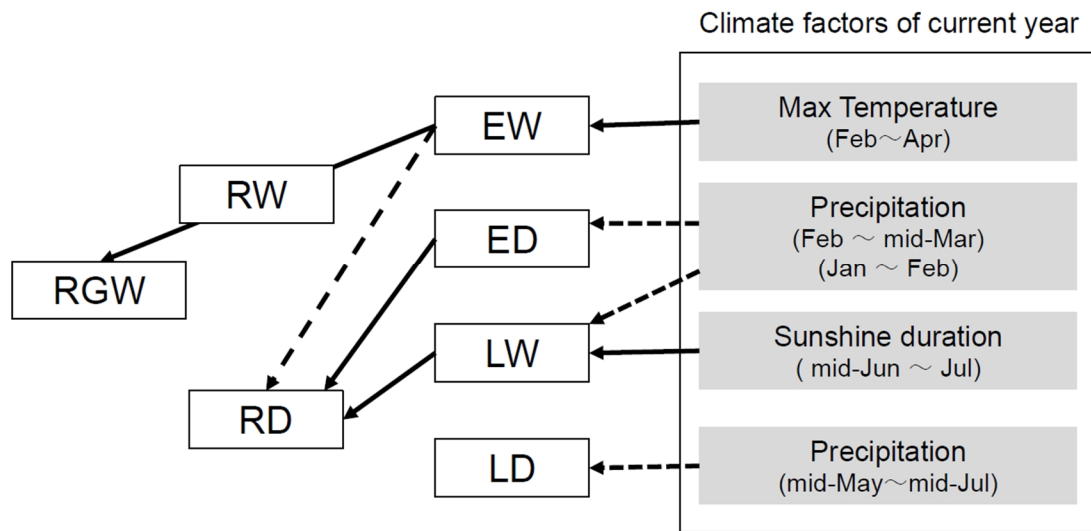


Fig. 2.10 Schematic diagram of relationships between tree-ring structures and climate factors.

Solid and broken lines indicate positive and negative effect, respectively.

ていたため、それぞれが異なる要因によって制御されていると考えられる。早材密度と晩材幅クロノロジー間には有意な相関が認められ、どちらも同様の気候応答を示したことから、2つの要素は同じ気候要素によって影響を受けて変動した結果、同調したと考えられる。

形成層活動の観察から、本調査地の形成層活動が4月下旬から5月上旬までの間に再開することが明らかになった。早材幅の変動が2月終わりから4月の気温と相関関係を示すことから、形成層活動が再開する前の気温が促進的に作用していたといえる。この原因として、1)形成層活動前の気温の上昇が光合成の活発化を促した結果、肥大成長に利用するための光合成産物の貯蔵量を増加させた、2)気温の上昇が形成層活動の早期再開を促した結果、早材細胞の分裂数を増加させた、の一方または両方の可能性がある。冬および春の光合成との関係について、オーストリアのヨーロッパハイマツ(*Pinus cembra*)の個葉の光合成と呼吸による二酸化炭素ガス交換の観測により、3月に気温が上昇することで純光合成速度が正の値を示した(Wieser 1997)。アメリカのアカトウヒでは冬の間でも日平均気温が0°Cを超える日に光合成速度の上昇が観測されている(Schaberg et al. 1998)。日本でも愛媛の落葉広葉樹林内のモミの若木では林内が明るくなる冬から春の前半に光合成速度の上昇が観測されている(Tanaka et al. 2010)。スギについても、福岡(Kobayashi et al. 2010)と茨城(飛田ら 2010)での個葉の光合成速度の観測により冬でも光合成が生じていることが確認されている。さらに、本調査地におけるスギ・ヒノキ人工林では、CO₂フラックス観測による1月から2月のGPPが正の値を示し(Saitoh et al. 2010)、スギの成木に関しても光合成が行われている可能性が高いことが報告されている。つまり、常緑針葉樹では樹種や生育地に限らず、冬から春の前半に気温が上昇することで光合成が活性化し、光合成産物の貯蔵量が増加する可能性があると言える。温帯および亜高山帯に生育する常緑針葉樹では、冬から春の前半にかけて貯蔵された光合成産

物が形成層活動の開始と同時に使われ、早材仮道管の数を増やすことで早材幅を増加させると考えられる。

形成層活動開始前の気温が形成層活動へ及ぼす影響について、イタリアでのヨーロッパカラマツ(*Larix decidua*)やドイツトウヒの形成層活動を3年間にわたって2カ所で観察した結果、春の気温が高い年には形成層活動の開始時期が早くなること(Rossi et al. 2007)、スギの苗木においてチャンバー内で生育環境の平均気温を上昇させることによって成長開始時期が早くなることが報告されている(山本ら 2004)。形成層活動前の休眠期におけるスギ成木の局所加温実験により形成層細胞の分裂と拡大帯細胞、二次壁肥厚が観察されている(Oribe and Kubo 1997, Begum et al. 2012)。これらの報告により、樹幹部における温度の上昇は、形成層活動の再開のタイミングにおいて重要な役割を果たしていると言える。北半球の多地点における数種の針葉樹の形成層活動の観測結果に基づくモデル計算によると、年平均気温が高くなるほど形成層活動の開始時期が早くなり、停止時期が遅くなることに伴って活動期間が長くなることが予測されている(Rossi et al. 2011, 2016)。これらの研究から、形成層活動以前の気温上昇が形成層の活動期間を長期化させ、その結果年輪幅が増加する可能性がある。しかし、形成層活動再開の早期化が分裂細胞数(特に早材仮道管)の増加に直接寄与していることを明らかにした報告はまだない。そのため、常緑針葉樹の肥大成長においては、形成層期間の延長よりも、形成層活動前の気温の上昇が光合成の活発化を促し、光合成産物の貯蔵量が増加した結果、形成層細胞の分裂が活発化し、早材幅の増加に大きく寄与したと考えられる。

本研究と同様に、常緑針葉樹を対象とした年輪生態学的研究によって、年輪幅と冬から春の気候要素の間で有意な相関が見いだされている。第1章 1.2で紹介したように、京都、福井、秋田、東京のスギの年輪幅が冬の気温と有意な正の相関を示している(Kojo 1987, 加藤ら 1988, Ohyama et al. 2013, 桃井ら 2014)。

スギ以外の常緑針葉樹でも、アメリカのヌマヒノキとリギダマツ (Pederson et al. 2004), カナダのカナダツガ (Cook and Cole 1991), 中国のニイタカアカマツ (*Pinus taiwanensis*, Shi et al. 2010) の年輪幅が形成層活動開始前の冬の気温と有意な相関を示している。さらに、東京に生育するアカマツやツガ, モミの年輪幅が3月の平均気温と有意な正の相関を示している (桃井ら 2014)。しかしながら、これらの報告では、その原因に関する年輪構造の変化および生理学的の観点からの十分な検証がされていない。

さらに、早材幅と前年成長期中の8月中旬から9月中旬までの気温および降水量の間にも有意な相関が認められたことから、早材形成に利用する光合成産物の貯蔵量が前年の夏の影響を受ける可能性が示唆される。国内のスギにおいて、前年夏の平均気温および降水量と年輪幅の間に有意な相関が示されている (Kojo 1987, Ohyama et al. 2013, 桃井ら 2014)。さらに、アメリカのダイオウマツでは前年6月から9月の気温および降水量と年輪幅の間に (Henderson et al. 2009), カナダツガでは前年6月から7月の気温と年輪幅の間に有意な相関が示されている (Cook and Cole 1991)。従って、一部の常緑針葉樹では、成長期前の冬から春の気温に加えて前年の成長期終わり頃の夏の気候要素によっても光合成産物の貯蔵量の変動し、翌年の早材幅の変動にも影響を及ぼすことが示唆される。

晩材幅と晩材密度は、早材から晩材への移行時期 (6月下旬から7月上旬) および晩材形成期間 (7月上旬から9月中旬) の降水量および日照時間, 前年の成長期前の1月中旬から2月下旬までの気温, 前年の成長期の6月中旬から9月上旬までの気温および降水量, 日照時間と有意な相関を示した。北海道のアカエゾマツの年輪内最大密度に対して、晩材仮道管の形成期間である夏期の気温が正の寄与を及ぼし、晩材仮道管の形成および細胞壁の肥厚において同期間の気候要素が影響を及ぼすと示唆されている (Yasue et al. 1997, 2000)。さらに、ア

アメリカのベイマツの晩材幅と7~9月の降水量の間に有意な正の相関が認められている (Meko and Baisan 2001)。針葉樹の晩材仮道管の分裂数および肥厚には、成長期後半の気候要素が影響を及ぼしていると考えられる。しかし、本研究において、晩材幅および晩材密度クロノロジーにおいて個体間平均相関係数およびそれに関連した EPS が低かった。したがって、スギの晩材幅および晩材密度の変動に及ぼす気候要素の影響は明確とは言えない。樹冠量を人為的に減らした場合、低樹冠率群のスギは高樹冠率群と比べて早材から晩材への移行時期と形成層活動の停止時期が早くなることが示されている (久保 1985)。同一環境下で生育したカラマツ (*Larix kaempferi*) の複数のクローンでは、早材から晩材への移行時期の差はクローン間で小さいが、細胞分裂の停止時期の違いが大きいことが報告されている (Fukatsu et al. 2018)。日本国内で生育環境の異なる 8カ所のスギの肥大成長をデンドロメータによって約 1~4 年にわたって観測した結果、肥大成長の停止時期が気温および降水量と有意な相関を示さないことから、形成層活動の停止には気候以外の要因の影響が大きいと報告されている (Nishizono et al. 2018)。本研究結果およびこれらの報告を総じて検討すると、スギの晩材形成の開始時期および形成活動の停止時期の変動には、気候要素の影響は限定的であると考えられる。

第3章 年輪要素と気候要素，炭素収支との関係

3.1 緒言

第2章において，形成層活動前の気温の上昇が早材幅を増加させ，その結果として年輪幅や重量成長量が増加することが示唆された。しかし，この結果だけでは光合成の変動が早材形成に影響を与えたとは言えない。気候要素が光合成などの変動を介して肥大成長に与える影響を明らかにするためには，年輪要素と気候要素 (Fig. 3.1②) に加え，年輪要素と炭素収支 (Fig. 3.1③)，気候要素と炭素収支 (Fig. 3.1④) の3つについて相互の関係を解析する必要がある。

さらに，森林の炭素蓄積量の変動を把握する上で重要である林分全体の幹バイオマス量の変動を把握するために，アロメトリー式によって幹バイオマス増加を推定した。

本章では，気候の変動が光合成などの生理学的プロセスの変動を介して肥大成長および幹バイオマス増加量に与える影響を把握することを目的とした。はじめに，早材幅および幹バイオマス増加量と気候要素との関係解析を行った。次に CO₂ フラックス観測値をもとに検証・最適化された生態系モデルを用いて算出した GPP, RE, NEP と早材幅および幹バイオマス増加量との関係解析を行った。さらに GPP, RE, NEP と気候要素との関係を明らかにした。相関分析により得られた4つの統計解析から，総合的に考察を行った (Fig. 3.1)。

3.2 方法

本研究の調査地は岐阜大学流域圏科学研究センター高山試験地高山常緑針葉樹林サイトの約40年生スギ・ヒノキの人工林である (第2章を参照)。年輪要素クロノロジーは第2章で構築したものを使用した。

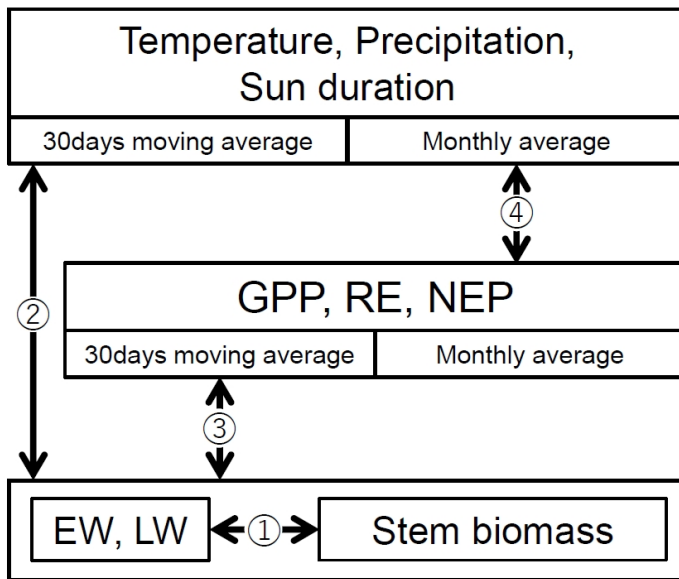


Fig.3.1 Schematic diagram of analysis among parameters.

The arrows indicate the steps of the statistical analysis in this study. GPP: gross primary productivity, RE: ecosystem respiration, NEP: net ecosystem productivity, EW: earlywood width, LW: latewood width, Stem biomass: stem biomass increment.

3.2.1 幹バイオマス増加量

2005年5月に各個体について測定されたDBH（岐阜大学 斎藤琢博士より提供）を2004年の成長終了時のDBHとし、年輪幅の実測値を減算または加算することで1990年から2013年までのDBHを再構築（Dye et al. 2016）した。DBHからスギの部位別のバイオマス量を換算するアロメトリー式（Hosoda and Iehara 2010）に代入して、各個体の幹バイオマス量を算出した。DBHのみを用いたこの式での実測値との適合度指数は0.921である（Hosoda and Iehara 2010）。全ての個体について算出した幹バイオマス量は合計したのちに、毎年のha当たりの幹バイオマス量（t/ha）を求めた。さらにある年の幹バイオマス量から前年の幹バイオマス量を引くことで、年ごとの幹バイオマス増加量（t/ha/年）を算出した。通常はバイオマス量の算出には枯死木のバイオマス量を差し引くことが必要であるが、枯死木や伐根が認められず、対象期間である24年間に調査地では枯死はなかったと仮定できる。各クロノロジーと幹バイオマス増加量の時系列の間で単相関分析を行った（Fig.3.1①）。

3.2.2 年輪要素と気候要素の関係

気象データとして、高山サイトでの気象観測期間が短いため（2004年3月観測開始）、高山特別地域気象観測所にて観測されている1990年から2013年までの24年間の日平均、日最高、日最低気温、降水量の日合計、日照時間の日合計を用いた。なお、2006年から2010年の高山サイトと気象観測所の日平均気温および日降水量の変動は一致していた（それぞれ $r=0.99, 0.93, p<0.001$ ）。年輪形成前年の1月1日から当年の9月30日までを対象とし、30日間の平均値を起算日から1日ずつ移動させて算出し、30日移動平均値を求めた。クロノロジーおよび幹バイオマス増加量と気候要素の移動平均値との間について単相関分析を行った（Fig. 3.1②）。解析は第2章と同様の方法で行った。なお、第2章で

は分析期間は 1975 年から 2013 年の 39 年間を対象としたが、本研究では生態系モデルを利用して算出した炭素収支のデータが利用可能な 1990 年から 2013 年までの 24 年間を対象とした。

3.2.3 炭素収支のモデル推定値

1990 年から 2013 年を対象とした日 GPP, 日 RE, 日 NEP は米国大気研究センター陸面モデル (NCAR/LSM, Bonan 1996) を利用して算出した (Saitoh et al. 2012, 2015)。NCAR/LSM は, 気温, 日射, 降水量等の気象値を入力値として, 植物の光合成・蒸散・呼吸, 微生物分解過程などを考慮することで, 生態系における炭素・水・熱循環を再現可能とした生態系炭素収支モデルである (Bonan 1996)。用いた生態系モデルは, 高山サイトにおける渦相関法観測によって得られた 2006 年から 2010 年の GPP, RE, NEP および土壌呼吸, 樹高, 木質バイオマス量などの観測値を基に検証・最適化されており, モデルで予測された GPP, RE, NEP の季節パターンおよび年間積算値が CO₂ フラックス観測における観測値とよく一致していた (Saitoh et al. 2010)。このモデルに高山気象観測所の観測値を高山サイトの標高 (800m) に補正したことにより得られた 1 時間毎の短・長波放射, 気温, 風速, 降水量, 相対湿度を代入することにより, 日 GPP, 日 RE, 日 NEP を算出した。1990 年から 2013 年を対象に年輪形成前年の 1 月 1 日から当年の 9 月 30 日までを対象とし, 30 日間の平均値を起算日から 1 日ずつ移動させて, 30 日移動平均値を求めた。各クロノロジーおよび幹バイオマス増加量と GPP, RE, NEP の 30 日移動平均値との間について, 単相関分析を行った (Fig. 3.1③)

3.2.4 炭素収支と気候要素の関係

日 GPP, 日 RE, 日 NEP から, それぞれの要素の月積算値を求めた。気候要素は高山特別地域気象観測所における月平均気温および月降水量を用いた。1990 年から 2013 年を対象として, 月 GPP, 月 RE, 月 NEP と対応する月の月平均気温, 月降水量との間で単相関分析を行った (Fig. 3.1④)。

3.3 結果

3.3.1 早材幅, 晩材幅と幹バイオマス増加量の関係

算出した調査地の幹バイオマス増加量の時系列変動と早材幅クロノロジーおよび晩材幅クロノロジーとの比較を行った (Fig. 3.2)。早材幅と幹バイオマス増加量の間には有意な正の相関が認められた ($r=0.89$, $p<0.001$)。一方で晩材幅クロノロジーと幹バイオマス増加量との間に有意な相関が認められなかった ($r=0.40$, $p=0.06$)。そのため, 以後の解析は早材幅および幹バイオマス増加量を対象に行った。

3.3.2 早材幅, 幹バイオマス増加量と気候要素の関係

早材幅と前年 3 月中旬から 6 月中旬 (1 月 1 日からの積算日: 以下 DOY, 前年 77~171) の連続した期間において平均気温と, 前年 3 月中旬から 7 月中旬 (前年 72~196) の連続した期間において最高気温と, 前年 4 月下旬から 6 月中旬 (DOY 前年 115~168) の連続した期間において最低気温との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.3a)。そのうち, 前年 5 月上旬から 6 月上旬 (DOY 前年 126~155) の 30 日間の最高気温との間に最も高い相関が認められた ($r=0.73$, $p<0.001$)。当年 2 月中旬から 4 月中旬 (DOY 当年 48~112) の連続した期間において, 平均および最高気温との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。そのうち, 当年 2 月下旬から 3 月下旬 (DOY 当年 56~85) の 30 日間の平均気温との間に最も高い相関が認められた ($r=0.51$, $p<0.05$)。早材

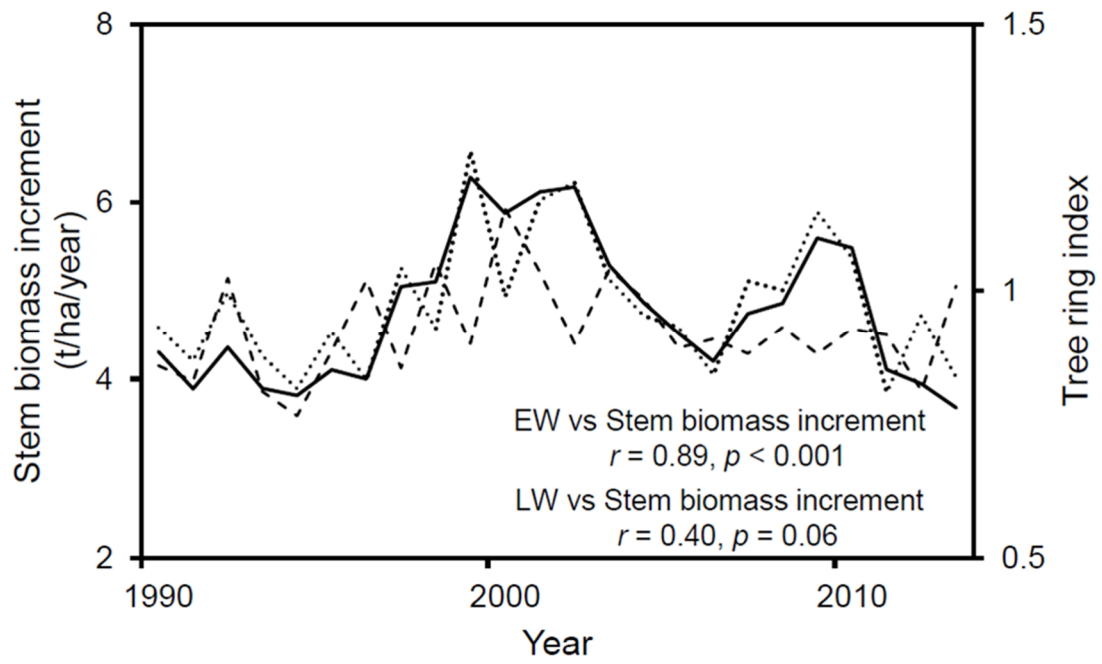
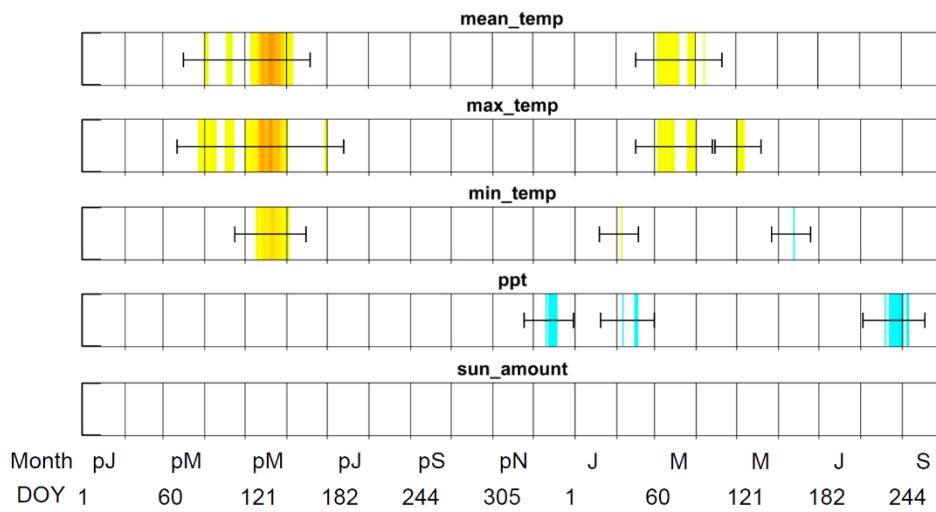


Fig. 3.2 Changes in stem biomass increment: earlywood width (EW) and latewood width (LW) chronologies of *C. japonica*.

Solid, dotted, and broken lines indicate stem biomass increment, EW and LW chronologies, respectively.

(a) Earlywood width



(b) Stem biomass increment

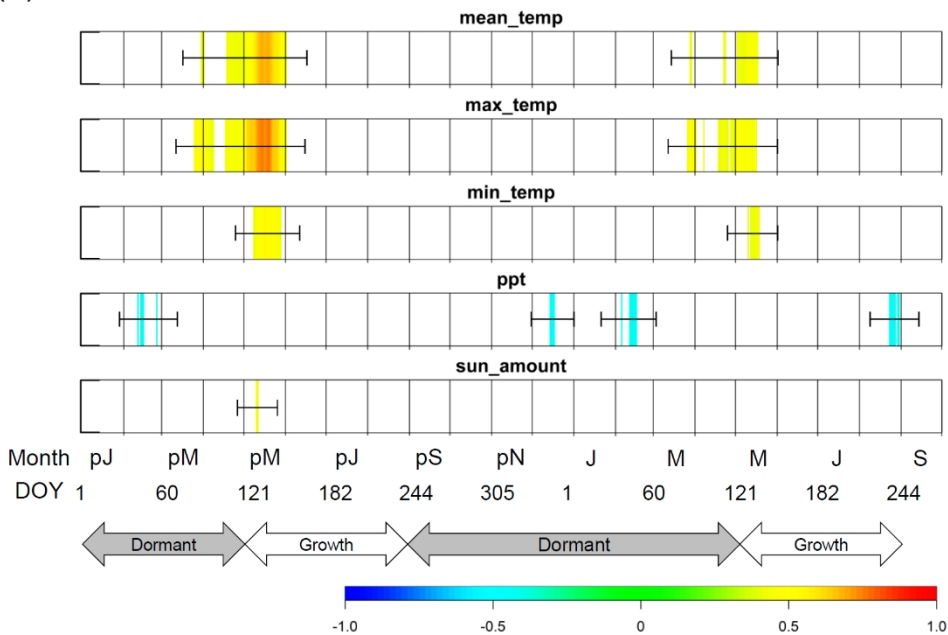


Fig.3.3 Moving correlations between the EW chronology, stem biomass increment, and climate factors.

The correlations between the earlywood width chronology (a) and stem biomass increment (b) and 30-day moving average of mean temperature (mean_temp), maximum temperature (max_temp), minimum temperature (min_temp), precipitation (ppt) and sunshine duration (sun_amount) at 1-day intervals are shown. Each colored line indicates a significant correlation ($p < 0.05$) on the 15th day of the 30-day interval. Each horizontal line indicates the start and end days of a series of overlapped 30-day intervals showing significant correlation. Statistical analysis was performed during the period from 1990 to 2013.

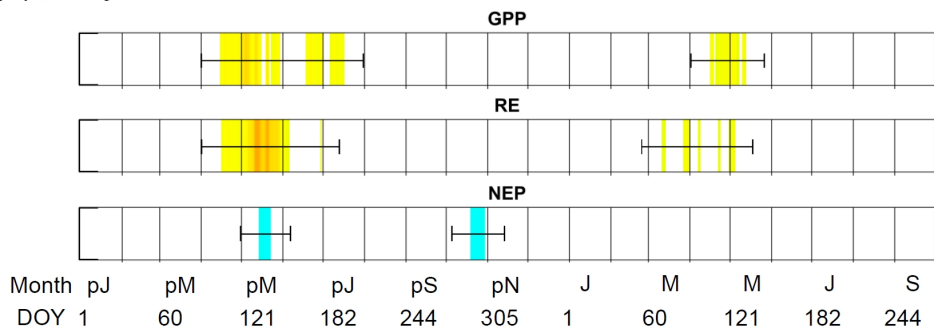
幅と前年 11 月下旬から当年 1 月上旬 (DOY 前年 330~当年 2 月と当年 1 月下旬から 3 月上旬まで (DOY 当年 22~62) の降水量との間に負の相関 ($p<0.05$) が認められた。当年 8 月上旬から 9 月下旬 (DOY 当年 217~263) の降水量とも有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた。日照時間においては早材幅と有意な相関は認められなかった。

幹バイオマス増加量では、前年 3 月上旬から 6 月中旬 (DOY 前年 70~167) の連続した期間において平均および最高気温と、当年 4 月下旬から 6 月中旬 (DOY 前年 115~163) の連続した期間において最低気温との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.3b)。日照時間とは、前年 4 月下旬から 5 月下旬 (DOY 前年 116~146) で有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。さらに、当年 3 月中旬から 5 月下旬 (DOY 当年 71~152) の連続した期間において平均および最高気温と、前年 4 月下旬から 6 月上旬 (DOY 前年 116~153) の連続した期間において最低気温との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。前年 11 月下旬から当年 1 月上旬 (DOY 前年 334~当年 1)、当年 1 月下旬から 3 月上旬 (DOY 当年 21~62) の降水量と有意な負の相関が認められた。当年 8 月上旬から 9 月中旬 (DOY 当年 221~257) の降水量とも有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた。前年 1 月下旬から 3 月上旬 (DOY 前年 28~71) の降水量とも有意な負の相関が認められた。

3.3.3 早材幅、幹バイオマス増加量と炭素収支の関係

早材幅と前年 4 月上旬から 7 月下旬 (DOY 前年 91~212) の連続した期間の GPP との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.4a)。当年では、4 月上旬から 5 月下旬 (DOY 当年 92~147) の連続した期間の GPP との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。

(a) Earlywood width



(b) Stem biomass increment

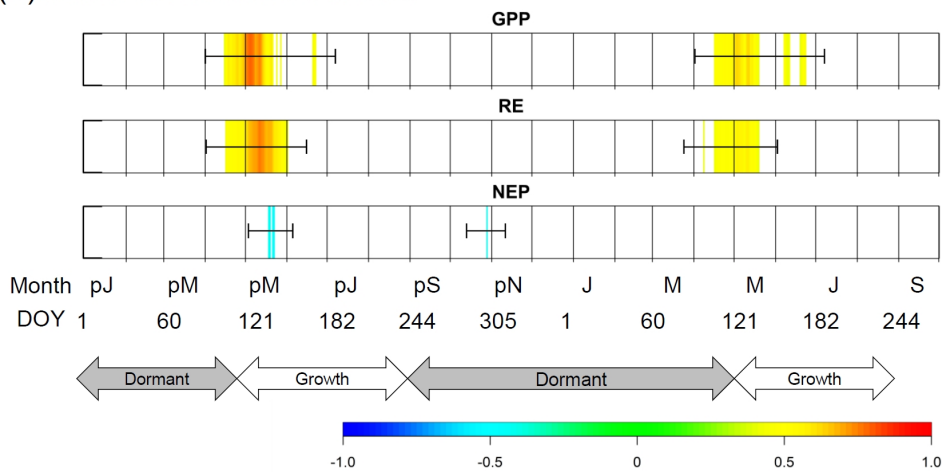


Fig. 3.4 Moving correlations between EW chronology, stem biomass increment, and carbon flux (GPP, RE and NEP).

The correlations between the earlywood width chronology (a) and stem biomass increment (b) and 30-day moving average of GPP, RE and NEP at 1-day intervals are shown.

早材幅と RE との間では、前年 4 月上旬から 7 月上旬まで (DOY 前年 92~195) の連続した期間について有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。そのうち、4 月下旬から 5 月下旬まで (DOY 当年 118~147) の 30 日間と早材幅の間に最も高い正の相関が認められた ($r=0.70$, $p<0.001$)。当年では、2 月下旬から 5 月中旬まで (DOY 当年 56~139) の期間で有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。

早材幅と NEP との間では、前年 4 月下旬から 6 月上旬まで (DOY 前年 120~157)、前年 10 月中旬から 11 月中旬まで (DOY 前年 278~317) の期間で有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた。

幹バイオマス増加量では、前年 4 月上旬から 7 月上旬まで (DOY 前年 91~188) の GPP、前年 4 月上旬から 6 月中旬まで (DOY 前年 92~167) の RE との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.4b)。さらに、当年では 4 月上旬から 7 月上旬まで (DOY 当年 92~189) の GPP、3 月下旬から 6 月上旬まで (DOY 当年 84~154) の RE と有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた。NEP との間には、前年 5 月上旬から 6 月上旬まで (DOY 前年 124~157)、前年 10 月中旬から 11 月中旬まで (DOY 前年 287~316) の期間で有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた。

3.3.4 炭素収支と気候要素の関係

月 GPP において、1~5 月、11~12 月では当該月の月平均気温との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.5a)。さらに、7 月、10 月には月降水量との間に有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた。月 RE において、全ての月で月平均気温との間に有意な正の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.5b)。さらに、4 月、7~8 月では月降水量との間にそれぞれ有意な正または負の相関 ($p<0.05$) が認められた。月 NEP において、1~3、12 月には月平均気温との

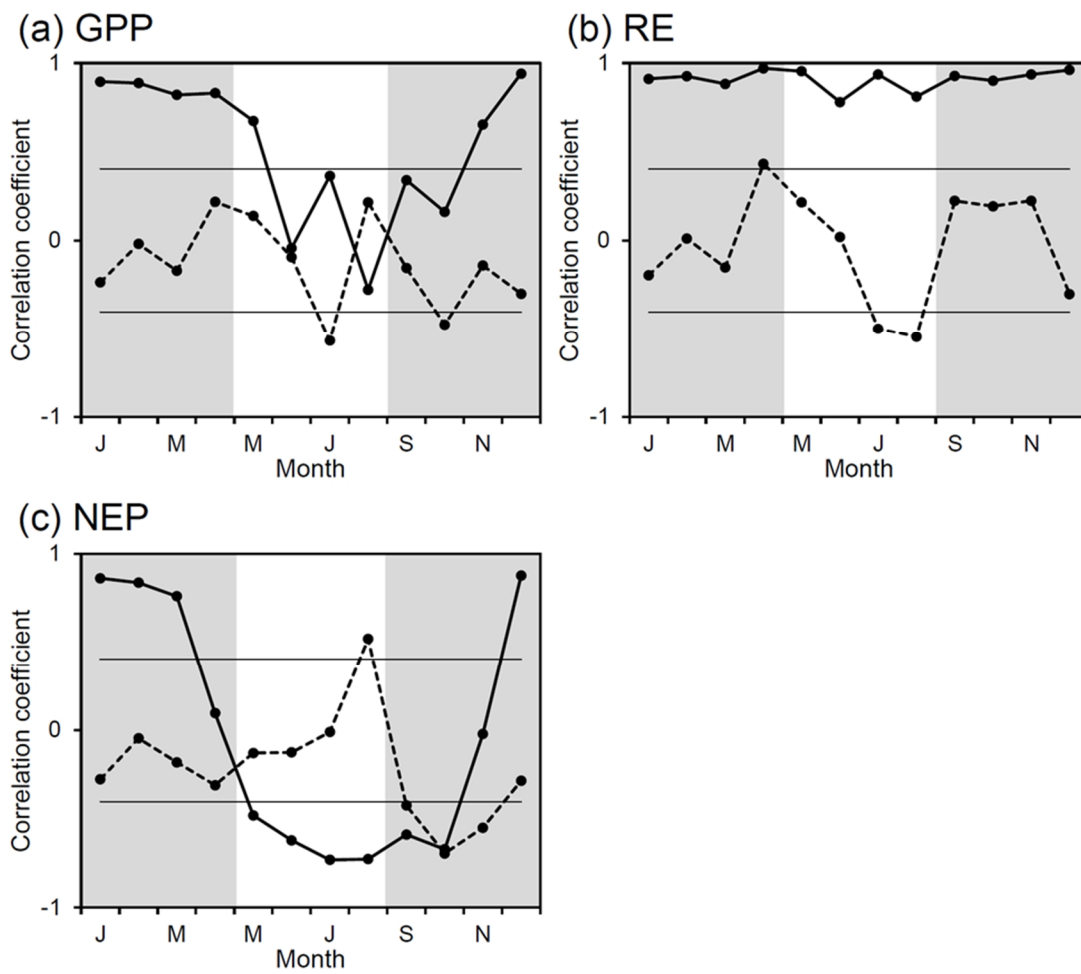


Fig. 3.5 Correlations between GPP(a), RE(b), NEP(c), and monthly climate factors.

Solid and broken lines indicate correlation coefficient for monthly temperatures and monthly precipitations, respectively. Horizontal lines indicate threshold of significance at $p=0.05$. White and gray areas indicate periods of growth and dormant seasons, respectively. Statistical analysis was performed during the period from 1990 to 2013.

間に有意な正の相関 ($p<0.05$), 5~10 月には月平均気温との間に有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた (Fig. 3.5c)。さらに, 8 月には月降水量との間に有意な正の相関 ($p<0.05$), 9~11 月には月降水量との間に有意な負の相関 ($p<0.05$) が認められた。

3.4 考察

3.4.1 早材幅と幹バイオマス増加量の関係

早材幅クロノロジーと幹バイオマス増加量の高い有意な正の相関が認められ, 晩材幅クロノロジーと幹バイオマス増加量の間には有意な相関が認められなかったことから, 幹バイオマス増加量の変動は主に早材幅の変動に規定されていると言える。

3.4.2 早材幅, 幹バイオマス増加量と気候要素の関係

早材幅と前年 3 月中旬から 6 月下旬までの気温との間に有意な相関が認められ, 特に最高気温と高い相関が認められたことから, 前年の春から夏の日中の気温が早材幅の変動に影響を与えたと言える。一方, 当年では 2 月中旬から 4 月中旬までの気温との間に有意な相関が認められた。最低気温との間に有意な相関が認められなかったことから, 日中の気温が影響したと言える。相関が認められた前年 3 月中旬から 6 月中旬 (DOY 前年 77~171) と当年 2 月中旬から 4 月中旬 (DOY 当年 48~112) の期間を対象に年ごとの平均気温を算出して, 両者の間の相関を算出した。その結果, 有意な相関は認められず ($r=0.19$, n.s.), この 2 つの期間の気温は独立して早材幅に影響を及ぼしたと考えられる。気温と同様に, 当年成長期前の冬と春の降水量と早材幅の間にも有意な負の相関が認められた。この時期の調査地における降水は主に降雪であることから, 降雪が早材幅の変動に何らかの影響を与えている可能性がある。当年 8 月上旬から 9 月

中旬までの降水量と早材幅の間に有意な相関が認められたことについては、早材形成はすでに終了しているため、どのような影響があったかは不明である。幹バイオマス増加量と気候要素との関係は、早材幅と同様の相関関係にあること、早材幅クロノロジーと幹バイオマス増加量の間には正の相関が認められることから、気候要素が早材幅へ影響を与えた結果、幹バイオマス増加量の変動したと言える。

3.4.3 早材幅、幹バイオマス増加量と炭素収支の関係

早材幅と前年4月上旬から7月下旬までのGPP、前年4月上旬から7月上旬までのREの間に有意な正の相関が認められたことから、前年の成長期中の光合成量および呼吸量の変動が早材幅に影響すると言える。早材幅と前年4月下旬から6月上旬までのNEPの間に有意な負の相関が認められたことについては、早材幅と高い相関を持つREの増加によってNEPが減少した結果だと考えられる。当年では、早材幅と当年4月上旬から5月下旬までのGPPおよび当年3月中旬から5月中旬までのREと有意な相関が認められたことから、肥大成長開始前から開始初期の光合成量と呼吸量の変動が早材幅に影響を及ぼすと言える。早材幅と前年の10月中旬から11月中旬のNEPとの間の有意な負の相関については、同期間のGPPおよびREの間には有意な相関が認められておらず、光合成量や呼吸量の変動がどのように影響したかは不明である。

幹バイオマス増加量と炭素収支との関係は、早材幅と同様の相関関係にある。加えて、早材幅クロノロジーと幹バイオマス増加量の間には正の相関が認められることから、炭素収支が早材幅へ影響を与えた結果、幹バイオマス増加量の変動したと言える。

3.4.4 気候要素と炭素収支の関係

冬から春（1月～5月，11月～12月）においては，月平均気温と月 GPP の間に有意な相関が認められたことから，冬および春の初めの光合成量の変動には気温の影響が大きいと言える。一方，夏から秋（6月～10月）の気温と月 GPP の間には有意な相関が認められないことから，夏から秋には GPP の変動に対する気温の影響は相対的に小さいと言える。7月と10月には月降水量と月 GPP の間に有意な負の相関が認められたことから，これらの月の降水量は光合成量に影響を与えらる。RE について，全ての月の平均気温との間に有意な相関が認められたため，呼吸量の変動は年間を通して温度依存性が高いと言える。4月，7月，8月では月降水量との間に有意な相関が認められたことから，呼吸量の変動は春および夏の降水量の影響も受けると言える。NEP は1～3，12月の月平均気温と有意な正の相関および10月の月降水量と負の相関を示しており，GPP と同様に冬から春の初めの気温と秋の降水量の影響を受けると言える。一方，5～10月の月平均気温と有意な負の相関および8月の月降水量と有意な正の相関を示しており，RE と同様に春から夏の気温と降水量の影響を受けると言える。

3.4.5 気候要素が光合成や呼吸の変動を介して早材幅に与える影響

早材幅と気候要素との相関，早材幅と炭素収支との相関，炭素収支と気候要素との相関の3つのそれぞれについて，1) 前年の成長期の春から夏，2) 当年成長期前の冬から春，3) 当年の成長期後期の夏，の期間において有意な相関が認められた。したがって，これらの期間では気温や降水量が光合成量や呼吸量の変動に影響を与え，その結果として早材幅が変動すると言える。

前年の春から夏までの気温，光合成量および呼吸量が翌年の肥大成長に及ぼしうる影響として，以下の2つの可能性が挙げられる。1つ目は，気温上昇が光合成量を増加させた結果，光合成器官である葉量の増加を促し，翌年の樹木全体

の光合成量の増加とそれに伴う早材幅の増加がもたらされた可能性である。前年の春から夏の GPP との有意な相関は光合成量に、RE との特に高い相関は成長呼吸量に対応していると考えられる。さらに、前年5月の NEP との有意な負の相関は炭素固定量の変動(光合成産物の消費)に対応していると考えられる。前年5月の RE および NEP と早材幅との相関関係については、肥大成長または葉の生産量の増加による呼吸の増加および光合成産物の消費が関係している可能性が考えられる。しかし、前年の肥大成長が当年の肥大成長に与える影響については直接関係があるかは明らかではなく、説明できない。そのため、葉の生産量の増加による RE の増加および NEP の減少が起こっていた可能性が高く、葉の生産量の変動が間接的に翌年の早材仮道管の形成に影響を及ぼすことが示唆される。ただし前年の気温と当年の炭素収支との関係については、早材幅との間に相関が認められた前年3月中旬から6月中旬(DOY 前年 77~171)の平均気温と当年4月上旬から5月下旬(DOY 当年 92~147)の GPP との間に有意な相関が認められなかった($r=0.32$, n.s.)。同様に、当年2月下旬から5月中旬(DOY 当年 56~139)の RE との間にも有意な相関が認められなかった($r=0.33$, n.s.) ことから、前年の気温と当年 GPP および RE の間の関係は確認できず、前年の気温が当年の炭素収支に与える影響については明確ではない。また、RE には土壌呼吸等による従属栄養生物の呼吸も含まれているため、樹木の成長呼吸の増加のみに由来するとは言えないために、根系の成長や従属栄養生物の活動による影響が翌年の早材仮道管の形成に影響を及ぼす可能性があるが、不明である。

2つ目は、気温上昇が光合成生産量を増加させ、貯蔵光合成産物が増加した結果、翌年に肥大成長に利用できる光合成産物が増加し、早材幅の増加がもたらされた可能性である。当年に使われなかった貯蔵光合成産物は翌年に持ち越しされ、早材形成に利用されるかもしれない。ただし、この場合には前年の春から夏

の RE および NEP と早材幅との相関関係は説明できない。夏にのみ着目すると、前年 6 月中旬から 7 月下旬の期間においては気温と早材幅の間に相関が認められないものの、GPP と早材幅との間に有意な正の相関が示されており、光合成量の増加による貯蔵物質の増加が翌年の早材幅に影響を及ぼした可能性が示唆される。

当年の冬から春の期間について、気温と GPP の間に正の相関が認められる事、この期間の GPP と早材幅の間に正の相関が認められることから、気温が光合成量に影響し、その結果として早材幅が変動することが示唆される。30 日移動平均値での相関が認められないものの、移動相関の計算期間を 100 日間に延長して解析した結果、前年 11 月上旬から当年 6 月下旬 (DOY 前年 307~当年 174) の NEP と早材幅の間に有意な正の相関が認められ (Fig. 3.6)、特に前年 12 月上旬から 3 月中旬 (DOY 前年 307~当年 76) の NEP との間に高い正の相関 ($r = 0.57, p < 0.01$) が認められた。そのため、当年冬から春の NEP の変動が早材幅の変動に影響を及ぼすことが示唆される。統計期間の異なる第 2 章においても、この期間の気温と有意な正の相関が示されたことから、若齢期を含めても早材幅と冬から春の期間の気温において高い相関関係があると考えられる。

4 月下旬までは形成層活動 (第 2 章参照) やシュート形成 (Nagai et al. 2012) がまだ再開していないことから、3 月から 4 月においては光合成産物のほとんどが貯蔵され、その後の早材形成に使用されていると考えられる。早材幅と 3 月から 5 月までの RE との間に正の相関が認められ、肥大成長開始直後の 5 月は特に肥大成長速度が大きいいため、肥大成長による呼吸の増加と早材幅の増加が対応していると考えられる。一方で、3 月と 4 月においては直接的な関係は明らかではない。当年 1 月下旬から 3 月上旬までの冬の降水量と早材幅の間にも負の相関が認められ、降雪量と早材幅に関係があることが示唆される。しかし、同

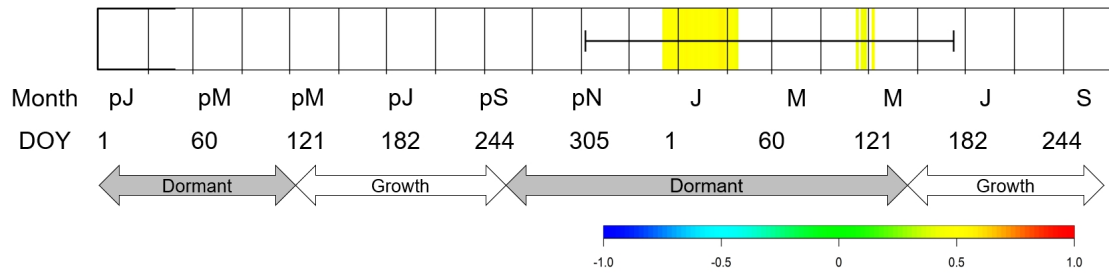


Fig. 3.6 Moving correlations between EW chronology and NEP.

The correlations between the earlywood width chronology and 100-day moving average of NEP at 1-day intervals are shown.

時期の降水量と炭素収支の関係については GPP および RE ともに有意な相関は認められず、降雪量と炭素収支の関係については不明である。

当年の夏の期間においては、降水量と早材幅および幹バイオマス増加量の間には負の相関が認められるものの、早材幅および幹バイオマス増加量と炭素収支の間に相関が認められない。RE と気温の間にのみ相関が認められた。3 つの間に共通した関係が認められなかったため、因果関係は不明である。

前年の春の気温が常緑針葉樹の年輪幅に与える正の影響についての報告として、年輪生態学的研究においては、アメリカのリギダマツの年輪幅と前年 5 月の月最低気温との間に正の相関が報告されている (Pederson et al. 2004) のみである。葉の形成について、ヨーロッパアカマツでは 5 月に作られた光合成産物の大部分が新しいシュートの形成に利用されていたことが観察された (Hansen et al. 1994)。本調査地のスギでは出芽とシュート伸長が 5 月下旬に観測されている (Nagai et al. 2012)。前年の出芽やシュート成長期間およびその直前の光合成量の増加が葉の生産量を増加させた結果、翌年の樹木全体の光合成量の増加とそれに伴い早材形成に影響を及ぼしたことが支持される。また、他の常緑樹においても同様のメカニズムが存在している可能性もある。一方、春の光合成産物が翌年の木部形成に利用されている現象の報告はないため、春の光合成産物の翌年への持ち越しについては明確ではない。

前年の夏の気温が常緑針葉樹に与える影響については、京都のスギでは前年 7 月の気温と年輪幅との間で正の (Kojō 1987)、秋田と東京のスギでは前年 7 月の気温と負の有意な相関 (Ohyama et al. 2013, 桃井ら 2014) が報告されている。前年の光合成産物の持ち越しとして、常緑針葉樹ではないが、シベリアのグイマツ (*Larix gmelinii*) で行われた $^{13}\text{CO}_2$ ラベリング実験の結果、8 月の光合成産物が翌年の木部形成にも利用されたことが確認されている (Kagawa et al. 2006)。ヨーロッパアカマツでは木部細胞内のデンプン含有量が 6 月から 8 月に

かけて増加することが観察されている(Michelot et al. 2012)。本研究でも前年6月中旬から7月下旬のGPPとEWの間に有意な正の相関が認められたことから、葉の形成が終了していると考えられる成長期後半では光合成産物を貯蔵し、翌年の成長に用いられている可能性がある。前年の炭素収支と肥大成長との関係について、アカトウヒが優占する森林では、正味の生態系交換(NEE)の1~12月までの年間積算値と年輪幅から推定した当年の木質バイオマス増加量との間には有意な相関が認められないが翌年の木質バイオマス増加量との間には高い相関が認められた(Richardson et al. 2010, 2013)。本研究においても早材幅および幹バイオマス増加量と前年の春から夏のGPPおよびNEPとの間に高い相関が認められたことから、スギにおいて前年の光合成量が肥大成長に与える影響が示唆される。

当年の冬から春の気温による影響について、常緑針葉樹では年輪幅との間に有意な正の相関が認められた報告が多数ある(第1章参照)が、その過程に関する考察は十分にされていなかった。さらに、ヨーロッパアカマツとドイツトウヒでは前年葉中の非構造的炭水化物量が出芽前に急増したことから、3~4月の光合成量はその増加に寄与していることが示唆されている(Hoch et al. 2003)。¹⁴CO₂パルスラベリングの結果からヨーロッパアカマツでは冬や春に作られた光合成産物が非構造的炭水化物として葉や枝、幹に存在しており、冬と春先に作られた光合成産物が幹の細胞壁の材料に一部使われていた(Hansen et al. 1996)。春の前年葉のデンプンと早材木部の¹³C安定同位体比との間に正の相関があることから、春に前年葉から作られた新たな炭素が早材形成に組み込まれることが示唆されている(Jäggi et al. 2002)。さらに、12月から4月にかけて辺材内の非構造的炭水化物が増加し、木材形成開始後に大幅に減少することから、早材形成に冬から春に貯蔵された炭水化物を利用している可能性が示唆されている(Oberhuber et al. 2011)。既往のCO₂フラックス観測値を用いた研究において

は、北欧の複数の針葉樹林では春の気温上昇と光合成の開始日の間に有意な正の相関があることが報告されている(Tanja et al. 2003)。さらに、アラスカのクロトウヒ林では春の気温の上昇により4月から6月までのGPPが増加し、林分のNEPが同様に増加していた(Welp et al. 2007)。スイスのドイツトウヒでは年輪幅と年積算NEPがそれぞれ3月の気温と有意な正の相関を示したことから、春の早い時期の気象条件が林分のバイオマス生産に影響を与える事を示唆している(Churakova et al. 2014)。北海道のアカエゾマツでは、当年4~6月の月NPPと年輪幅の間に正の相関が認められており、この時期の光合成産物が幹の成長に割り当てられることを示唆している(Koide and Ito 2018)。本研究およびこれらの報告を併せると温帯から亜寒帯林における常緑針葉樹では、春の始めの気温の上昇は光合成量の増加を促進し、光合成産物は一旦貯蔵され、その後の木部形成に使われることにより林分のバイオマス量の増加に寄与していると考えられる。

成長期前の冬の降水量と早材幅の間に相関が認められた。しかし、GPPおよびREと冬の月降水量との間に相関は認められず、降雪の変動が光合成や呼吸に影響を与えたとは言えない。一方で、同調査地における2年間の炭素収支の変動を比較した結果、春のGPPが多い年は融雪日が早く、早い雪解けと高い気温が春の始めの光合成能力を増大させることが示唆されている(Saitoh et al. 2010)。年輪生態学的研究においては、北西アメリカのミヤマバルサムモミの年輪幅と冬の降水量の間で負の相関が認められており、融雪が遅れることにより、土壤温度が低く保たれるため、成長の開始が遅くなる可能性が示唆されている(Peterson et al. 2002)。一方で、アリゾナでは針葉樹の年輪幅と冬の降水量の間で正の相関が認められ、土壤水分量が増加することで水ストレスが発生しないため成長が促進される可能性が示唆されている(Fritts et al. 1965)。どちらも冬の降水量が土壤環境に影響を与える事を示唆しており、本調査地においても

積雪や降雪による土壌水分量や土壌温度等の変動が炭素収支に正の影響を与えた結果、早材幅が増大した可能性があるが、本研究では明らかにすることができなかった。

第4章 総括

本論文では、温帯性の常緑針葉樹であるスギについて、年輪生態学的手法を用いて、肥大成長や幹バイオマス増加量の年変動に対して、気候要素が光合成や呼吸などによる炭素収支の変動を介して与える影響について明らかにすることを目的とした。

第2章では、軟X線デンストメトリを用いて、年輪幅および年輪内平均密度、早材幅、早材密度、晩材幅、晩材密度の計測を行った。さらに、年輪幅と年輪内平均密度の積から年輪重量成長量を新たに算出した。この7つの時系列データから、生育地を代表とするクロノロジーを構築し、年輪要素間の関係を明らかにした。形成層活動の季節変動を明らかにした上で、年輪要素クロノロジーと気候要素との統計解析の結果から、肥大成長に影響を及ぼす気候要素を明らかにした。この際に、新たに30日移動平均値を用いた気候解析により、より高い分解能での気候要素を用いて解析を行った。その結果、年輪要素間の関係においては、早材幅と年輪幅および年輪重量成長量との間に強い相関関係が認められ、早材幅が年輪幅の広狭および年輪重量成長量の変動を規定していることが明らかになった。気候応答解析の結果、早材幅が形成層活動前の気温と有意な正の相関を示した。したがって、形成層活動前の気温が早材幅に影響し、その結果として年輪幅および年輪重量成長量が増加することが示唆された。形成層活動再開前の春の前半の気温の上昇は光合成の活発化を促し、その後の形成層活動で利用するための光合成産物の貯蔵量を増加させることによって、早材細胞の生産量を増加させる可能性が示唆された。

第3章では、気候要素、年輪要素、炭素収支の3つについて、相互の関係を解析し、気候要素が光合成や呼吸を介して肥大成長やアロメトリー式から算出した幹バイオマス増加量に影響を与えるメカニズムを明らかにした。早材幅と

晩材幅のそれぞれについて林分における幹バイオマス増加量と単相関分析を行ったところ、幹バイオマス増加量の変動が主に早材幅により規定されていることが明らかになった。前年の春～夏、当年の冬～春の気温と早材幅の間に有意な正の相関が認められた。同様の期間の GPP, RE と早材幅の間にも有意な正の相関が認められた。気温と GPP, RE の間について、冬～春にそれぞれ有意な正の相関が認められた。これらの結果により、前年の春の気温が葉の生産量に影響し翌年の光合成量に影響を与えることで早材幅が変動する可能性、前年の夏の気温が翌年への貯蔵産物量に影響し翌年の早材幅が変動する可能性、および当年の冬から春の気温が光合成量に影響を与え、貯蔵された光合成産物量が増加し早材幅が変動する可能性を示した (Fig. 4.1)。

従来の年輪生態学的手法に加え、本研究では①年輪要素のそれぞれの気候応答解析、②年輪要素と気候要素および炭素収支との関係解析において、30日移動平均値を用いたより高い時間分解能での応答の解析、③年輪要素から推定を行った年輪重量成長量および幹バイオマス量を用いた解析、④気候要素、生態系の炭素収支、年輪要素の相互の関係解析を行ったことにより、気候変動がスギの炭素蓄積量に与える生理学的プロセスの影響を理解することが可能になった。

さらに、本研究結果と既往の報告を比較することにより、スギに限らず常緑針葉樹において、気候が光合成などの生理学的メカニズムを介して肥大成長に与える仮説として、前年の春の気温が葉の生産量に影響し翌年の光合成量に影響を与えること、前年の夏の気温が翌年への貯蔵産物量に影響すること、および当年の冬から春の気温が光合成量に影響を与えることを通して、貯蔵された光合成産物量が増加し早材幅が変動している可能性を示した。

3つの要素を組み合わせた解析によって、生理学的プロセスを理解し、樹幹部に蓄積された炭素量や炭素配分の季節変動を推定するための有効な情報を提供することができると考えられる。本研究と同様の解析は様々な生育地や樹種に

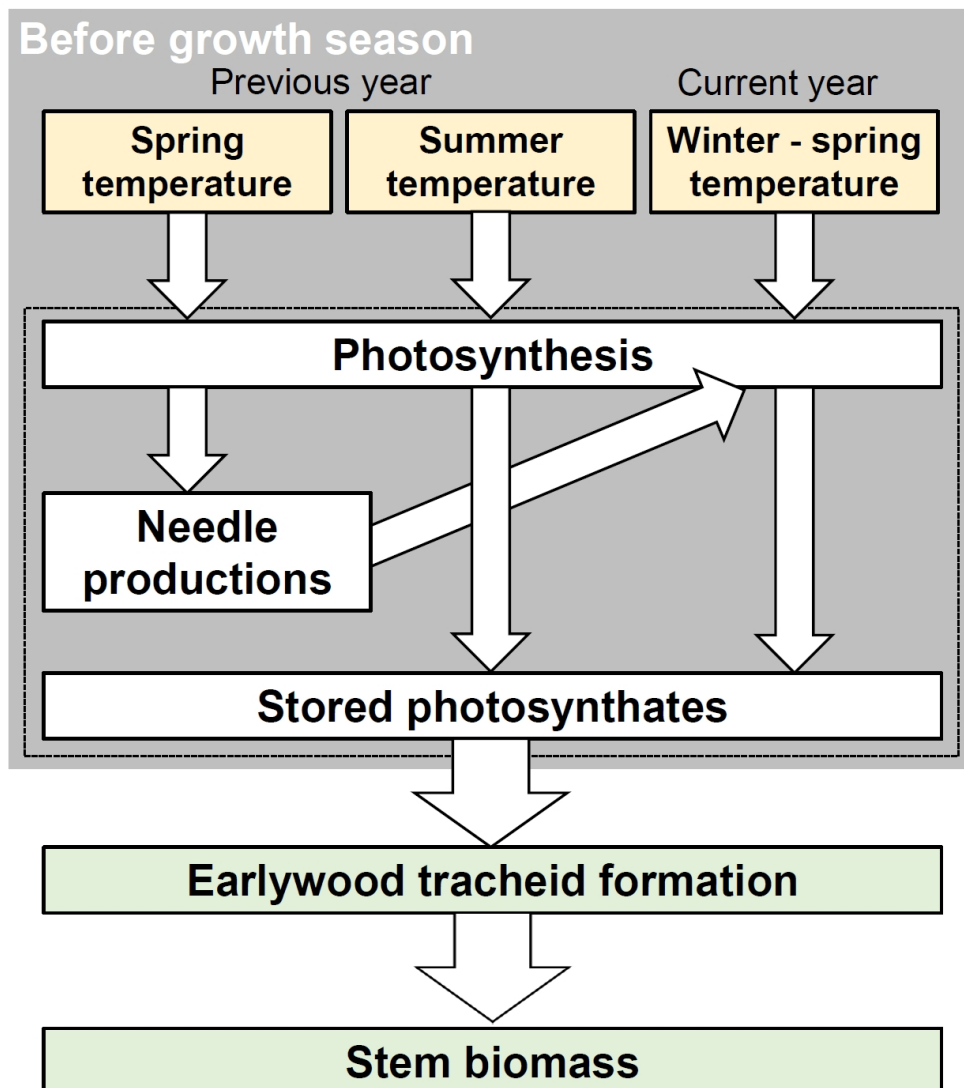


Fig. 4.1 Schematic diagram of the effects of climate factors on the increase in stem biomass through physiological processes.

Arrows indicate positive effects.

において適応することが可能であり、今後の気候変動後の世界における常緑針葉樹の植栽適地の検討や木材生産量や材質の予測、森林における炭素蓄積量の正確な予測にも貢献できると考えられる。

謝辞

本研究を遂行し本論文をまとめるにあたり、非常に多くのご指導を賜りました信州大学農学部准教授 安江 恒博士に心より厚く御礼申し上げます。また、本論文の作成にあたり貴重なご意見を賜りました信州大学農学部教授 岡野哲郎博士，同准教授 細尾佳宏博士，同教授 植木達人博士，東京農工大学農学部教授 船田 良博士に深く感謝申し上げます。

本研究の遂行にあたり、試験地の使用許可や試料採取への多大なご協力とともに貴重な御教示を賜りました岐阜大学流域圏科学研究センター助教 斎藤琢博士，同教授 村岡裕由博士に心より感謝申し上げます。また、試料採取の際にご協力を頂きました岐阜大学高山試験地の職員の皆様に深く感謝申し上げます。データ解析において貴重なご助言を賜りました独立行政法人森林総合研究所材木育種センター 武津英太郎博士に深く感謝申し上げます。多くのご指導を頂くとともに、木部試料採取のご協力も頂きました信州大学農学部准教授 小林元博士および同森林環境生態学研究室の方々に深く感謝申し上げます。軟 X 線写真撮影の際にご協力を頂きました独立行政法人森林総合研究所森林バイオ研究センター 藤原 健博士をはじめ、森林総合研究所組織材質研究室の皆様に心より感謝申し上げます。

さらに、貴重なご助言や御激励を頂きました信州大学農学部助教 上村佳奈博士，同助教 城田 徹央博士，信州大学農学部機器分析支援センター助手 小田あゆみ博士に深く感謝申し上げます。また、同位体測定にあたり、丁寧なご指導を頂きました佐野雅規博士に心より感謝申し上げます。修士課程からともに年輪年代学的研究を行い、多大なご協力を頂きました秋田県立大学木材高度加工研究所特任助教 沈 昱東博士に心より感謝申し上げます。また、本研究の遂行に

際し、様々な協力をして頂きました、信州大学農学部森林環境学研究室の皆様
感謝の意を表します。

最後に、これまで常に心の支えとなってくれた母をはじめ家族に感謝の意を
表します。ありがとうございました。

参考文献

- Alexander, M.R., Rollinson, C. R., Babst, F. : Relative influences of multiple sources of uncertainty on cumulative and incremental tree-ring-derived aboveground biomass estimates. *Trees* **32**, 265–276 (2018).
- Arzac, A., Babushkina, A. E., Fonti, P., Slobodchikowa, V., Sviderskaya, V. I., Vaganov, E. A. : Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a frost-steppe of southern Siberia. *Dendrochronologia* **49**, 1-8 (2018).
- Babst, F., Bouriaud, O., Papale, D., Gielen, B., Janssens, I. A., Nikinmaa, E., Ibrom, A., Wu, J., Bernhofer, C., Köstner, B., Grünwald, T., Seufert, G., Ciais, P., Frank, D. : Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytol.* **201**, 1289-1303 (2014).
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davis, K., Evans, R., Fuentes, J., Goldstein, A., Katul, G., Law, B., Lee, X., Malhi, Y., Meyers, T., Munger, W., Oechel, W., Paw, U. K. T., Pilegaard, K., Schmid, H. P., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., Wofsy, S. : FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* **82** (11), 2415-2434 (2001).
- Baldocchi, D. D. : Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems : past, present and future. *Glob. Change Biol.* **9**, 479-492 (2003).
- Beck, W., Sanders, G. M. T., Pofahl, U. : CLIMTREG: Detecting temporal changes in climate-growth reactions - A computer program using intra-annual daily and

- yearly moving time intervals of variable width. *Dendrochronologia* **31**, 232-241 (2013).
- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Yamane, K., Islam, M. A., Oribe, Y., Ko, J. H., Funada, R. : A rapid increase in temperature induces latewood formation in artificially reactivated cambium of conifer stem. *Ann. Botany* **110**, 875-885 (2012).
- Belokopytova, L. V., Babushkina, E. A., Zhirnova, D. F., Panyushkina, I. P., Vaganov, E. A. : Climatic response of conifer radial growth in forest-steppes of south Siberia: Comparison of three approaches. *Contemp. Probl. Ecol.* **11** (4), 366-376 (2018).
- Bonan, G B. : A Land surface model (LSM version 1.0) for ecological, hydrological, and atmospheric studies: Technical description and user's guide. National Center for Atmospheric Research, Boulder, CO. NCAR Technical note. (1996).
- Bunn, A.G. : A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* **26**, 115-124 (2008).
- Cabra-Alemán, C., Pompa-García, M., Acosta-Herández, A. C., Zúñiga-Vásquez, J., Camarero, J. J. : Earlywood and latewood of *Picea chihuahuana* show contrasting sensitivity to seasonal climate. *Forests* **8**(5), 173, DOI: 10.3390/f8050173 (2017).
- Carrer, M., Castagneri, D., Prendin, A. L., Petit, G., von Arx, G. : Retrospective analysis of wood anatomical traits reveals a recent extension in tree cambial activity in two high-elevation conifers. *Front. Plant Sci.* **8**, 737, DOI: 10.3389/fpls.2017.00737 (2017).
- Chapin, F. S., Matson, P. A., Vitousek, P. M. : 植物の炭素収支. “生態系生態学 第2版”, 加藤知道 監訳, 森北出版, 東京, 2018, pp.184-213.

- Churakova (Sidorova), O. V., Eugster, W., Zielis, S., Cherubini, P., Etzold, S., Saurer, M., Siegwolf, R., Buchmann, N. : Increasing relevance of spring temperatures for Norway spruce trees in Davos, Switzerland, after the 1950s. *Trees* **28**, 183-191 (2014).
- 千葉幸弘 : 森林における炭素貯蔵効果, 日本 LCA 学会 **7** (1), 17-22 (2011).
- Cook, E. R. : A time series analysis approach to tree ring standardization. Ph.D. dissertation, University of Arizona, Tucson, AZ, 1985.
- Cook, E. R., Cole, J. : On predicting the response of forests in eastern north America to future climatic change. *Clim. Change* **19**, 271-282 (1991).
- Cook, E. R., Johnson, A. H. : Climate change and forest decline: a review of the red spruce case. *Water Air Soil Pollut.* **48**, 127-140 (1989).
- Cook, E. R., Kairiukstis, L. A. : Methods of Dendrochronology. Kluwer academic publishers, Dordrecht, Netherland, 1990, pp 97-153.
- Cook, E. R., Peters, K. : The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bull.* **41**, 45-53 (1981).
- D'Arrigo, R. D., Schuster, W. S. F., Lawrence, D. M., Cook, E. R., Wiljanen, M., Thetford R. D. : Climate-growth relationships of eastern hemlock and chestnut oak from Black Rock Forest in the highlands of southeastern New York. *Tree-Ring Res.* **57** (2), 183-190 (2001).
- Denne, M. P., Dodd, R. S. : The environmental control of xylem differentiation. "Xylem cell development", Barnett, J. R. ed., Castle House Publication Ltd., Tunbridge Wells, Kent, 1981, pp.236-255.

- Deslauriers, A., Morin, M., Begin, Y. : Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Can. J. For. Res.* **33**, 190–200 (2003).
- Douglass, A.E. : Notes on the technique of tree-ring analysis, IV: Practical instruments. *Tree-Ring Bull.* **10**(1-2), 2-8 (1943).
- Dye, A., Plotkin, A. B., Bishop, D., Pederson, N., Poulter, B., Hessel, A. : Comparing tree-ring and permanent plot estimates of aboveground net primary production in three eastern U.S. forests. *Ecosphere* **7** (9), DOI : 10.1002/ecs2.1454 (2016).
- Fritts, H.C. : Computer programs for tree-ring research. *Tree-Ring Bull.* **25**(3-4), 2-7 (1963).
- Fritts, H. C., Smith, D. G., Cardis, J. W., Budelsky, C. A. : Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in Northern Arizona. *Ecology* **46** (4), 393-401 (1965).
- Fritts, H. C. : Dendroclimatology and Dendroecology, *Quat. Res.* **1**, 419-449 (1971).
- Fritts, H. C. : Dendrochronology and Dendroclimatology. “Tree rings and climate”, The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, 1976, pp. 1-52.
- 藤原 健 : 軟 X 線デンシトメトリによるスギ樹幹の年間重量成長量の推定. 木材学会誌 **53** (2), 99-103 (2007).
- Fukatsu, E., Nakada, R. : The timing of latewood formation determines the genetic variation of wood density in *Larix kaempferi*. *Trees* **32**, 1233-1245 (2018).
- 深沢和三 : 樹木の年輪が持つ情報(解析技術と林業への応用), 深沢和三編, 北海道大学農学部, 札幌, 1990, pp. 26-30.

- 船田 良：樹木の伸長成長と肥大成長，“木質の構造”，日本木材学会編，文永堂出版，東京，2011，pp.109-154.
- George, S. S. : An overview of tree-ring width records across the Northern Hemisphere. *Quat. Sci. Rev.* **95**, 132-150 (2014).
- Graumlich, L. J., Brubaker, L. B., Grier, C. C. : Long-term trends in forest net primary productivity: Cascade mountains, Washington. *Ecology* **70** (2), 405-410 (1989).
- Hansen, J., Beck, E. : Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Trees* **8**, 172-182 (1994).
- Hansen, J., Vogg, G., Beck, E. : Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees during winter and early spring. *Trees* **11**, 83–90 (1996).
- Henderson, J. P., Grissino-Mayer, H. D. : Climate-tree growth relationships of longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.) in the Southeastern Coastal Plain, USA. *Dendrochronologia* **27**, 31-43 (2009).
- Hoch, G., Richter, A., Körner, C. : Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell Environ.* **26**, 1067-1081 (2003).
- Holmes, R. L. : Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* **43**, 69-78 (1983).
- Holmes, R. L., Adams, R. K., Fritts, H. C. : Tree-ring chronologies of western north America: California, eastern Oregon and northern Great Basin with procedures used in the chronology development work including users manuals for computer programs COFECHA and ARSTAN., Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, 1986.

- Holmes, R. L. : Dendrochronology program library version, Laboratory of Tree-ring research, University of Arizona, Tucson, 1994.
<https://www.ltrr.arizona.edu/software.html> 2018年12月7日参照.
- Hosoda, K., Iehara, T. : Aboveground biomass equations for individual trees of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Larix kaempferi* in Japan. *J. For. Res.* **15**, 299-306 (2010).
- Hughes, M. K., Olchev, A., Bunn, A. G., Berner, L. T., Losleben, M., Novenko, E. : Different climate responses of spruce and pine growth in Northern European Russia. *Dendrochronologia* **56**, 125601 (2019).
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.05.005>
- 今川一志, 石田茂雄 : 樹木の木部形成に関する研究 I .カラマツにおけるその季節的経過. 北海道大学農学部演習林研究報告. 27(2), 373-396 (1970).
- IPCC (2014) AR5 Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability,
<https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/>
- 石川達芳, 畔柳 鎮 : スギ肥培木の材質に関する研究 (第2報) スギ肥培木の年輪構造. 岡山大学農学部学術報告 **21**(1), 17-25 (1963).
- Jäggi, M., Saurer, M., Fuhrer, J., Siegwolf, R. : The relationship between the stable carbon isotope composition of needle bulk material, starch, and tree rings in *Picea abies*. *Oecologia* **131**, 325–332 (2002).
- Kaennel, M., Schweingruber, F. H. : dendroecology. “Multilingual Glossary of Dendrochronology”, Paul Haupt Publishers Berne, Stuttgart, Vienna, 1995, pp. 95.

- Kagawa, A., Sugimoto, A., Maximov, C. T. : $^{13}\text{CO}_2$ pulse-labelling of photoassimilates reveals carbon allocation within and between tree rings. *Plant Cell Environ.* **29**, 1571-1584 (2006).
- 加藤輝隆, 加須屋実, 鏡森定信, 河野昭一, 狐塚 寛: スギ年輪幅に及ぼす大気汚染の影響評価(I). 大気汚染学会誌 **23**(6), 311-319 (1988).
- Kirilenko, A., Sedjo, R. A. : Climate change impacts on forestry. *PNAS* **104** (50), 19697-19702 (2007).
- Koide, D., Ito, A. : Temporal changes in the relationship between tree-ring growth and net primary production in northern Japan: a novel approach to the estimation of seasonal photosynthete allocation to the stem. *Ecol. Res.* **33**, 1275-1287 (2018).
- Kojo, Y. : A dendrochronology study of *Cryptomeria japonica* in Japan, *Tree-Ring Bull.* **47**, 1-21 (1987).
- Kobayashi, H., Inoue, S., Gyokusen, K. : Spatial and temporal variations in the photosynthesis-nitrogen relationship in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) canopy. *Photosynthetica* **48**(2), 249-256 (2010).
- 小林紀之 編著: 森林吸収源, カーボン・オフセットへの取り組み, 林業改良普及協会, 東京, 2010, pp. 15-72.
- 久保隆文: 針葉樹の年輪構造とその形成に関する基礎的研究. 東京農工大学演習林報告 **21**, 1-70 (1985).
- 久保隆文: 木材の巨視的・肉眼的構造, “木質の構造”, 日本木材学会編, 文永堂出版, 東京, 2011, pp. 19-28.
- Kumar, J., Hoffman, F. M., Hargrove, W. W., Collier, N. : Understanding the representativeness of FLUXNET for upscaling carbon flux from eddy

- covariance measurements. *Earth Syst. Sci. Data Discuss.*, DOY : <https://doi.org/10.5194/essd-2016-36> (2016).
- 黒田慶子, 清野嘉之: ヒノキ樹幹肥大成長の傷付け法による測定 バンド式デンドロメータとの比較. *日本林学会誌* **78**(2), 183-189 (1996).
- Lee M.-S., Lee J.-S., Koizumi H. : Temporal variation in CO₂ efflux from soil and snow surfaces in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation, central Japan. *Ecol. Res.* **23**, 777-785(2008).
- 松井哲哉, 田中信行, 八木橋勉, 小南裕志, 津山幾太郎, 高橋潔: 温暖化にともなうブナ林の適域の変化予測と影響評価, *地球環境* **14** (2), 165-174 (2009).
- 松本陽介, 重永英年, 三浦 寛, 長倉淳子, 埜田 宏: 温暖化に対するスギ人工林の脆弱性マップ, *地球環境* **11**(1), 43-48 (2006).
- Meko, D. M., Baisan, C. H. : Pilot study of latewood-width of conifers as an indicator of variability of summer rainfall in the North American monsoon region. *Int. J. Climatol.* **21**, 697-708 (2001).
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufrêne, E., Damesin, C. : Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiol.* **32**, 1033–1043 (2012).
- Miina, J. : Dependence of tree-ring, earlywood and latewood indices of Scots pine and Norway spruce on climatic factors in eastern Finland. *Ecological Modelling* **132**, 259-273 (2000).
- 光田 靖, 細田和男, 家原敏郎: 人工林長期継続調査データを利用した林分成長モデルのパラメータ推定. *統計数理* **61** (2), 307-322 (2013).

- 桃井尊央, 大林宏也, 栃木紀郎, 小林 純, 塩倉高義: 東京都奥多摩地域に生育する樹木の気候応答に関する樹木年輪年代学的解析 (第 2 報) 7 樹種の樹木年輪情報と気候情報との関係. 木材学会誌 **60** (1), 1-8 (2014).
- Nagai, S., Saitoh, T. M., Kobayashi, H., Ishihara, M., Suzuki, R., Motohka, T., Nasahara K. N., Muraoka, H. : In situ examination of the relationship between various vegetation indices and canopy phenology in an evergreen coniferous forest, Japan. *Int. J. Remote Sens.* **33** (19), 6202–6214 (2012).
- 西岡秀三: 地球温暖化の日本への影響 要約. “地球温暖化と日本. 自然・人への影響予測”, 原沢英夫・西岡秀三編, 古今書院, 東京, 2003, pp. 1-5.
- Nishizono, T., Zushi, K., Hiroshima, T., Toyama, K., Kitahara, F., Terada, F., Takagi, M., Saito, S. : Latitudinal variation in radial growth phenology of *Cryptomeria japonica* D. Don trees in Japan. *Forestry* **91**, 206-216 (2018).
- Oberhuber, W., Stumböck, M., Kofler, W. : Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. *Trees* **13**, 19-27 (1998).
- Oberhuber, W. : Influence of climate on radial growth of *Pinus cembra* within the alpine timberline ecotone. *Tree Physiol.* **24**, 291–301 (2004).
- Oberhuber, W., Swidrak, I., Pirkebner, D., Gruber, A. : Temporal dynamics of nonstructural carbohydrates and xylem growth in *Pinus sylvestris* exposed to drought. *Can. J. For. Res.* **41**, 1590–1597 (2011).
- 大熊幹章: CO₂問題から考える木材の生産と利用. “地球環境保全と木材利用”, 全国林業改良普及双書, 東京, 2003, pp. 47-90.
- 太田貞明: スギ・ヒノキ樹幹内における未成熟材の力学特性に関する基礎的研究. 九州大学農学部演習林報告 **45**, 1-80 (1972).

- Ohtsuka, T., Saigusa, N., Koizumi, H. : On linking multiyear biometric measurements of tree growth with eddy covariance-based net ecosystem production. *Glob. Change Biol.* **15**, 1015-1024 (2009).
- 大塚俊之：森林生態系の純一次生産量の測定手法. 低温科学 **67**, 119-127 (2009).
- 大塚俊之：山岳地域における森林生態系の炭素フラックスの時間変動とその要因. 地学雑誌 **122** (4), 615-627 (2013).
- Ohyama, M., Yonenobu, H., Choi, J.N., Park W.K., Hanzawa M., Suzuki M. : Reconstruction of northeast Asia spring temperature 1784-1990, *Clim. Past.* **9**, 261-266 (2013).
- Oribe, Y., Kubo, T. : Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiol.* **17**, 81-87 (1997).
- Pederson, N., Cook, E. R., Jacoby, G. C., Peteet, D. M., Griffin, K. L. : The influence of winter temperature on the annual radial growth of six northern range margin tree species. *Dendrochronologia* **22**, 7-29 (2004).
- Peterson, D. W., Peterson, D. L., Ettl, G. J. : Growth responses of subalpine fir to climatic variability the Pacific Northwest. *Can. J. For. Res.* **32**, 1503-1517 (2002).
- R Development Core Team R : a language and environment for statistical computing. Version 3.3.3, R Foundation for Statistical Computing, <https://www.r-project.org/Vienna> Australia. 2018年12月7日参照.
- Richardson, A. D., Williams, M., Hollinger, D.Y., Moore, D. J. P., Dail, D. B., Davidson, E. A., Scott, N. A., Evans, R. S., Hughes, H., Lee, J. T., Rodrigues, C., Savage, K. : Estimating parameters of a forest ecosystem C model with measurements of stocks and fluxes as joint constraints. *Oecologia* **164**, 25-40 (2010).

- Richardson, A. D., Carbone, M. S., Keenan, T. F., Czimczik, C. I., Hollinger, D. Y., Murakami, P., Schaberg, P. G., Xu, X. : Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytol.* **197**, 850–861(2013).
- 林野庁：第 1 部 第 1 章 森林の整備・安全。“令和 2 年度 森林・林業白書”，林野庁，2021, pp. 65-116.
- 林野庁 HP：スギ・ヒノキに関するデータ，
http://www.rinya.maff.go.jp/j/sin_riyou/kafun/data.html 2019 年 8 月 16 日参照.
- Rocha, A. V., Goulden, M. L., Dunn, A. L., Wofsy, S. C. : On linking interannual tree ring variability with observations of whole-forest CO₂ flux. *Glob. Change Biol.* **12**, 1378-1389 (2006).
- Rossi, S., Anfodillo, T., Menardi, R. : Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal* **27** (1), 89–97 (2006).
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Carraro, V. : Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* **152**, 1-12 (2007).
- Rossi, S., Morin, H., Deslauriers, A., Plourde, P. : Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Glob. Change Biol.* **17**, 614-625(2011).
- Rossi, S., Anfodillo, T., Čufar, K., Cuny, H. E, Deslauriers, A., Fonti, P., Frank, D., Gričar, J., Gruber, A., King, G. K., Krause, C., Morin, H., Oberhuber, W., Prislán, P., Rathgeber, C. B. K. : A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. *Ann. Bot.* **112**, 1911-1920 (2013).

- Rossi, S., Anfodillo, T., Čufar, K., Cuny, H., Deslauriers, A., Fonti, P., Frank, D., Gričar, J., Gruber, A., Huang, J.-G., Jyske, T., Kašpar, J., King, G., Krause, C., Liang, E., Mäkinen, H., Morin, H., Nöjd, P., Oberhuber, W., Prislán, P., Pathgeber, B. K. R., Saracino, A., Swidrak, I., Treml, V. : Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Glob. Change Biol.* **22**, 3804-3813 (2016).
- Saitoh, T. M., Tamagawa, I., Muraoka, H., Lee, N. Y. M., Yashiro, Y., Koizumi, H. : Carbon dioxide exchange in a cool-temperate evergreen coniferous forest over complex topography in Japan during two years with contrasting climates. *J. Plant Res.* **123**, 473–483(2010).
- Saitoh, T. M., Nagai, S., Noda, H. M., Muraoka, H., Nasahara, K. N. : Examination of the extinction coefficient in the Beer – Lambert law for an accurate estimation of the forest canopy leaf area index. *Forest Sci. Technol.* **8**, 67–76 (2012).
- Saitoh, T. M., Nagai, S., Yoshino, J., Kondo, H., Tamagawa, I., Muraoka, H. : Effects of canopy phenology on deciduous overstory and evergreen understory carbon budgets in a cool-temperate forest ecosystem under ongoing climate change. *Ecol. Res.* **30**, 267–277(2015).
- Sanogo, K., Gebrekirstosb, A., Bayala, J., Villamor, G. B., Kalinganire, A., Dodiomon, S. : Potential of dendrochronology in assessing carbon sequestration rates of *Vitellaria paradoxa* in southern Mali, West Africa. *Dendrochronologia* **40**, 26-35 (2016).
- 澤内寧子・野堀嘉裕・野田正人：ヒノキアスナロの重量成長と気候情報の関係。
J. Jpn. For. Soc. **89** (4), 292-296 (2007).

- Schaberg, P. G., Shane, J. B., Donnelly, J. R., Strimbeck, G. R. : Photosynthetic capacity of red spruce during winter. *Tree Physiol.* **18**, 271-276 (1998).
- Seo, J. W., Eckstein, D., Schmitt, U. : The pinning method: From pinning to data preparation. *Dendrochronologia* **25**, 79-86 (2007).
- Shi, J., Cook, E. R., Lu, H., Li, J., Wright, W. E., Li, S. : Tree-ring based winter temperature reconstruction for the lower reaches of the Yangtze River in southeast China. *Clim. Res.* **41**, 169-175 (2010).
- 庄建治朗, 高橋 浩, 中村俊夫 : 琵琶湖南岸地域のヒノキ年輪データによる気候変動再現の試み. 名古屋大加速器質量分析計業績報告書 12, 193-204 (2001).
- 鈴木力英, 加藤知道 : 陸域生態学研究における現地観測. “地球環境変動の生態学”, 日本生態学会編, 共立出版, 2014, pp. 20-40.
- 武市伸幸 : 中国・四国地方における気候要素と年輪幅の相関関係. 東北地理 **35**, 192-197(1983).
- Tanaka, K., Yoneda, R., Ninomiya, I. : Seasonal changes in photosynthesis and starch content in Japanese fir (*Abies firma* Sieb. et Zucc.) saplings under different levels of irradiance. *Trees* **32**, 429-439 (2018).
- 田中信行, 中園悦子, 津山幾太郎, 松井哲哉 : 温暖化の日本産針葉樹 10 種の潜在生育域への影響予測. 地球環境 **14** (2), 153-164 (2009).
- Tanja, S., Berninger, F., Vesala, T., Markkanen, T., Hari, P., Mäkelä, A., Ilvesniemi, H., Hänninen, H., Nikinmaa, E., Huttula, T., Laurila, T., Aurela, M., Grelle, A., Lindroth, A., Arneth, A., Shibistova, O., Lloyd, J. : Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring. *Glob. Change Biol.* **9**, 1410-1426 (2003).
- Teets, A., Fraver, S., Hollinger, D. Y., Weiskittel, A. R., Seymour, R. S., Richardson, A. D. : Linking annual tree growth with eddy-flux measures of net

- ecosystem productivity across twenty years of observation in a mixed conifer forest. *Agr. Forest Meteorol.* **249**, 479-487 (2018).
- Tei, S., Sugimoto, A., Kotani, A., Ohta, T., Morozumi, T., Saito, S., Hashiguchi, S., Maximov, T. : Strong and stable relationships between tree-ring parameters and forest-level carbon fluxes in a Siberian larch forest. *Polar Sci.* **21**, 146-157 (2019).
- 飛田博順, 北尾光俊, 齊藤 哲, 壁谷大介, 川崎達郎, 矢崎健一, 小松雅史, 梶本卓也 : スギ樹冠葉の光合成パラメータの樹幹内・季節間変動. 関東森林研究 **65**(1), 103-106 (2014).
- Toriyama, J., Hashimoto, S., Osono, Y., Yamashita, N., Tsurita, T., Shimizu, T., Saitoh, T. M., Sawano, S., Lehtonen, A., Ishizuka, S. : Estimating spatial variation in the effects of climate change on the net primary production of Japanese cedar plantations based on modeled carbon dynamics. *PLoS ONE* **16** (2), e0247165, DOI : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247165> (2021).
- Ueyama, M., Kai, A., Ichii, K., Hamotani, K., Kosugi, Y., Monji, N. : The sensitivity of carbon sequestration to harvesting and climate conditions in a temperate cypress forest: Observations and modeling. *Ecol. Model.* **222**, 3216-3225 (2011).
- Welp, L. R., Randerson, J. T., Liu, H. P. : The sensitivity of carbon fluxes to spring warming and summer drought depends on plant functional type in boreal forest ecosystems. *Agr. Forest Meteorol.* **147**, 172-185 (2007).
- Wieser, G. : Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. *Tree Physiol.* **17**, 473-477 (1997).

- Wigley, T. M. L., Briffa, K. R., Jones, P. D. : On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteor.* **23** (2), 201-213 (1984).
- 山下香菜, 岡田直紀, 加茂皓一: ワイヤデンドロメータによる樹木肥大成長の測定. バンドデンドロメータおよび刺針法との比較. 木材学会誌 **52** (1), 8-18 (2006).
- 山下 悟, 岡部貴美子, 佐藤 保: 森林生態系における生物多様性と炭素蓄積. 森林総合研究所研究報告 **12**, 1-21 (2013).
- 山本将功, 中島敦司, 奥田吾記, 奥田尚孝, 櫛田達矢: 年間を通じた温暖化条件下で育成したスギの生長と生物季節現象. 環境工学研究論文集 **41**, 645-650 (2004).
- Yashiro, Y., Lee, N. M., Ohtsuka, T., Shizu, Y., Saitoh, T. M., Koizumi, H. : Biometric-based estimation of net ecosystem production in a mature Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation beneath a flux tower. *J. Plant Res.* **123**, 463-472 (2010).
- 安江 恒, 船田 良, 野田真人, 深沢和三: 北海道大学天塩地方演習林に生育するアカエゾマツの年輪気候学的解析, 北大学農学部演習林研究報告 **51**(2), 243-266 (1994).
- Yasue, K., Funada, R., Fukazawa, K., Ohtani, J. : Tree-ring width and maximum density of *Picea glehnii* as indicators of climatic changes in northern Hokkaido, Japan. *Can. J. For. Res.* **27**, 1962-1970 (1997).
- Yasue, K., Funada, R., Kobayashi, O., Ohtani, J. : The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors. *Trees* **14**, 223-229 (2000).

Yonenobu, H., Eckstein, D. : Reconstruction of early spring temperature for central Japan from the tree-ring widths of Hinoki cypress and its verification by other proxy records. *Geophys. Res. Lett.* **33** (10), L10701, DOI : 10.1029/2006GL026170 (2006).

Yoshimura, K., Hayashi, S., Itoh, T., Shimaji, K. : Studies on the improvement of the pinning method for marking xylem growth I. : Minute examination of pin marks in Taeda Pine and other species. *Wood research : bulletin of the Wood Research Institute Kyoto University* **67**, 1-16 (1981).