

信州大学審査学位論文

冷温帯に生育する広葉樹種の肥大成長の  
制限気候要因に関する年輪年代学的研究

2020年3月

沈 昱東

## 目次

第1章 序論	1
1.1 本研究の背景	1
1.2 年輪年代学研究	2
1.2.1 広葉樹種年輪年代学手法の既往研究	3
1.2.2 気候応答解析と植物フェノロジー	5
1.2.3 年輪年代学における気候応答解析手法の問題点	5
1.3 本論文の目的と構成	6
第2章 日本各地に生育するブナの気候応答解析	9
2.1 はじめに	9
2.2 調査地および方法	9
2.3 結果	11
2.3.1 クロノロジー	11
2.3.2 気候応答	12
2.3.3 気候応答の経時変化	13
2.4 考察	15
2.5 結論	21
第3章 高山における落葉広葉樹の肥大成長フェノロジー	34
3.1 はじめに	34
3.2 調査地	35
3.3 方法	36
3.4 結果および考察	39

第 4 章 高山における落葉広葉樹の肥大成長と気候要素の関係	46
4.1 はじめに	46
4.2 調査地および方法	46
4.3 結果および考察	47
4.3.1 クロノロジー	47
4.3.2 年輪幅と気候要素の関係	48
第 5 章 まとめ	62
謝辞	68
参考文献	70

## 第 1 章 序論

### 1.1 本研究の背景

近年，人間活動の拡大に伴って温室効果ガスが大量に大気中に排出されることにより，気温が上昇していた(IPCC 2014)。それにつれて，頻繁な干ばつや極端な降雨などの気候変動が予測されている(Bergant and Kajfez-Bogataj 2005; IPCC 2014)。実際，日本では，1898－2018年の間に年間平均気温に約 2°C の上昇が観察された(気象庁 2018)。日本の国土面積の約 3 分の 2(2,500 万 ha)が森林であり(林野庁 2004)，今後の気候変動が現在の森林に及ぼす影響が懸念される(環境省 2018)。

樹木の樹幹は重要な木材資源であるとともに，大気中二酸化炭素の主要な固定源でもある。樹木は光合成によって二酸化炭素を固定し，その一部を木質部に蓄えながら成長している。つまり，樹幹の肥大成長は炭素の固定量を反映し，炭素循環において重要な役割を担っている(Roy et al. 2001)。したがって，樹木の肥大成長に及ぼす気候変動の影響を把握することは継続的な木材生産や地球環境における炭素バランスの維持ために重要な意義がある。今後の気候変動による日本国内の森林主要樹種の肥大成長への影響を把握する必要がある。

日本の天然林面積およそ 1,300 万 ha のうち，約 82%が広葉樹林(1,080 万 ha)で占められている(林野庁 2004)。冷温帯林は本州中部から北海道にかけて広く分布しており(Numata et al. 1972)，主要な森林生態系である。冷温帯の森林においては，ブナ(*Fagus crenata*)，ミズナラ(*Quercus crispula*)，ダケカンバ(*Betula ermanii*)，シラカンバ(*Betula platyphylla*)などが代表的な優占樹種である(Horikawa 1972; 宮脇 1985)。したがって，日本国内の森林の将来の炭素吸収量を評価するために，生育環境の変化によるこれら広葉樹種の肥大成長への影響を把握することは重要である。

## 1.2 年輪年代学研究

樹木は形成層活動によって樹幹の外側へ細胞を積み重ねていく肥大成長を行い，年輪幅や密度などは様々な環境条件や，それに基づく生育条件によって変動する。そして任意の地域に生育する同樹種の個体間では，同じ変動パターンを示すことが多い (Douglass 1914, Fritts 1976)。個体間に共通する変動は，気候変動を反映していると考えられるため，年輪幅や年輪密度などの時系列変動と気象データとの間の統計的解析によって，樹木が過去の気候，立地条件など様々な要因により受けた影響を解明できる (Cook and Kairiukstis 1988)。年輪年代学(dendrochronology)とは年代測定で得られた成長輪の形成に関する情報と歴史におけるイベントや環境条件との関係性を解明する学問である (Kaennel and Schweingruber 1995)。年輪の正確な形成年代の照合 (Cross dating, 以下，クロスデイティング)，生育地点を代表する年輪幅，密度などの時系列(以下，クロノロジー)の作成，得られたクロノロジーと気象データや災害データなどの時系列との間での統計的解析などの一連の手法は年輪年代学的手法と呼ばれる (Schweingruber 1988; Cook and Kairiukstis 1988)。

初期の年輪年代学は，アメリカの太陽物理学者 Douglass が 1901 年に年輪幅時系列の変動パターンと太陽黒点の変動周期が対応していることに注目したこと始まる (Schweingruber 1996)。クロスデイティングは，1904 年に Douglass によって確立された。それから，年輪年代学は Douglass によって体系化された。Douglass (1914)はアメリカ南西部に生育する樹木の年輪幅の時系列変動と降水量の変動は似ていることを報告した。以降の年輪年代学の研究は Douglass が設立したアリゾナ大学年輪研究所(Laboratory of Tree-Ring Research at the University of Arizona)を中心に進められた。

年輪年代学的手法は，考古学，気候学，生態学など様々な分野の研究において応用されている。年輪年代学的手法を生態学の問題に適用することを年輪生態学(Dendroecology)と呼ぶ(Fritts and

Swetnam 1989)。例えば，森林における草食性昆虫の大量発生 (Brookes et al. 1987)，樹木の衰退 (Hornbeck and Smith 1985)，火山の活動によってもたらされる急激な環境変化 (LaMarche and Hirschboeck 1984) と樹木肥大成長との関係について報告がされた。さらに，年輪生態学の一部として，樹木から過去の気候を復元する学問が年輪気候学 (Dendroclimatology) と呼ばれる (Fritts 1976; Kaennel and Schweingruber 1995)。年輪幅と気象データとの関係の解析 (以下，気候応答解析) では木部形成を制限する気候要因に関する情報を得ることができ，その関係を利用して過去の気候を復元することができる (Fritts 1976)。

#### 1.2.1 広葉樹種における年輪年代学の既往研究

北米やヨーロッパではブナ属 (*Fagus*)，カバノキ属 (*Betula*)，コナラ属 (*Quercus*) などの落葉広葉樹を中心に多数の年輪年代学の研究が報告されている (e.g. García-Suárez et al. 2009; Jansons et al. 2016)。例えば，ブナ属について，ヨーロッパ中部のフランス海岸沿い (Lebourgeois et al. 2005) からイタリア南部 (Piovesan et al. 2008) まで生育するヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica*) は春の乾燥に制限されていた (Lebourgeois and Mérian 2011)。トルコの黒海東岸に生育するコーカサスブナ (*Fagus orientalis*) では，6月の降水量が増えると年輪幅の成長が良くなること (Köse and Güner 2012)，カナダ東部ケベック州に生育するアメリカブナ (*Fagus grandifolia*) では，6月の乾燥によって肥大成長が制限されること (Tardif et al. 2001) が報告されている。これら北米やヨーロッパに生育するブナ属樹種の報告では生育地にかかわらず，年輪幅は乾燥に制限されていた。

ヨーロッパダケカンバ (*Betula pubescens*) について，中部スウェーデンの高標高生育地において年輪幅変動に関わる主要気候要因が7月の気温であった (Kullman 1993)。中国の長白山脈における標高の異なる (1,670–2,010 m) 6つのサイトに生育するダケカンバ (*B. ermanii*) では夏の6月，7月，8月の高温が年輪幅に促進

的に影響を与えることが報告された(Wang et al. 2013)。ロシアのカムチャツカ半島に生育するダケカンバ(*B. ermanii*)では、標高112~864mのサイトの年輪幅と夏の気温との間に正の相関が認められた(Deck et al. 2017)。これらの報告においては、ヨーロッパや北東アジアでは夏季の高い温度がカンバ属の肥大成長に促進的な影響を与えていた。

日本における先行研究として、気候復元を目的に1990年代にヤチダモ(*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*, Yasue et al. 1996)やカシワ(*Quercus dentate*, D'Arrigo et al. 1997)の年輪年代学的研究が報告された。北海道に生育するヤチダモの年輪幅と7月の気温と降水量との間に正の相関があった(Yasue et al. 1996)。北海道に生育するカシワの年輪幅では6,7月の気温との間に正の相関があった(D'Arrigo et al. 1997)。冷温帯を構成する主要樹種であるブナ(*F. crenata*)について、東北地方では年輪幅と前年の夏の気温との正の相関が報告され、年輪幅が乾燥に制限されないことが明らかになった(Hoshino et al. 2008)。この報告は、北米とヨーロッパに生育する同じブナ属において年輪幅は乾燥に制限されているとの報告と異なる結果を示した。しかし、日本においてほかの生育地におけるブナの年輪年代学的研究報告は無い。またダケカンバについて、長野県乗鞍岳の森林限界部と分布下限の生育地の年輪幅では夏の気温が抑制的、生育上限付近では促進的に作用していたことが報告された(Takahashi et al. 2003, Takahashi et al. 2005)。ダケカンバの年輪幅に制限する要因が標高に応じて異なることが示された。

肥大成長を制限する気候要因の違いには、樹種の違いまたは生育地の環境なども複雑に関与していると考えられる。しかし、今まで日本における報告ではほとんど単一生育地の単一樹種を対象にする研究(Yasue et al. 1996; D'Arrigo et al. 1997)であったため、複数地点の同樹種の比較(Hoshino et al. 2008)や同じ生育地点における異なる樹種間の比較(Takahashi et al. 2003; Takahashi and Okuhara 2012)について報告が少い現状である。したがって、

今後気候変動が日本に生育する樹木の肥大成長ひいては炭素循環に及ぼす影響を予測するためには、広葉樹樹種における年輪幅と気候要素の関係について、多地点の比較や多樹種間の比較が必要とされる。

### 1.2.2 気候応答解析と植物のフェノロジー

年輪年代学的手法では肥大成長を制限する気候要因を網羅的な統計解析によって検出することができるが、肥大成長における生理学的プロセスの理解は困難である。年輪形成に影響を与える過程を理解するためには、年輪幅などを制限する要因および木部のフェノロジーの両方を明らかにする必要がある(e.g. Fonti et al. 2007)。安江ら(1994)はアカエゾマツ(*Picea glehnii*)を対象に、年輪幅、早材幅、晩材幅、年輪平均密度、最大密度の気候応答と観察された木部フェノロジーを組み合わせ、フェノロジー段階の違いにおける気候制限要因を明らかにした。Čufar et al. (2015)はヨーロッパブナを対象に着葉期間と年輪幅の間には有意な相関がなかったことを示した。一方、ほかのヨーロッパブナの報告では、葉の成長期の水分条件(土壌水分量や降水量)と年輪幅との間に正の相関があることが報告された(Kolářet et al. 2016)。葉のフェノロジーは肥大成長に大きな影響を与えられとされる。しかし、葉のフェノロジーと肥大成長の関係についての報告が少ない(e.g. Čufar et al. 2008)。したがって、木部や葉のフェノロジーと年輪の気候応答解析による結果との統合分析により、気候の変化と肥大成長との関係におけるメカニズムについてより理解することができる。

### 1.2.3 年輪年代学における気候応答解析手法の問題点

従来の年輪年代学において、年輪幅と気候要素の関係についてなるべく長期間を対象に解析が行われてきた(Cook and Kairiukstis 1990)。一方、年輪幅と気候要素との相関関係は経時変化する可能性がある(e.g. Biondi 1997; Carrer and Ujrbinati 2006)。



García-Suárez et al. (2009)は北アイルランドに生育する4樹種を対象に、年輪幅と気候要素との相関関係の連続性を検証するために年輪幅と気候要素との間に時間推移型(経時的)単相関係数(以下、経時的移動相関)を算出した。その結果、ヨーロッパブナでは当年5月から7月の間の降水量、降水日数およびPDSI(渇水指数)との相関は時間と共に変化しなかったが、5月から7月の間の最高気温との相関が時間とともに変化していた。しかし、このような経時的移動相関解析を利用し、肥大成長と気候要素との関係の経時的変化を明らかにした報告は日本においては無い。

加えて、ほとんどの既往の年輪年代学における統計解析では月の気候データを使用して肥大成長に対する気候の影響を評価してきた(e.g. Fritts 1976; Schweingruber 1988,1996)。しかし、気候要因に対する樹木の応答期間は、カレンダーの月単位で決定するとは限らない。Vaganov et al. (1999), Kirilyanov et al. (2003), および Kujansuu et al. (2007a, 2007b)は *Larix gmelinii* を対象に5日間または10日間の平均気温と年輪幅クロノロジーとの間に相関を計算し、月より短い時間スケールの平均気温との間に有意な正の相関があることを見出した。近年は、短い期間から長い期間に至る可変的な期間の平均気象データと年輪幅との間について相関を計算する手法が提唱されている(e.g. Constantin and Chiriloeai 2017; Árvai et al. 2018)。これらの分析は様々な時間スケールにおける気候要因が肥大成長に影響を与える期間を統計的に明らかにすることができる(Beck et al. 2013)。

### 1.3 本論文の目的と構成

既往研究例が少なかった日本においては、広葉樹種の生育地間および樹種間における気候と肥大成長の関係を調べる必要がある。また、年輪年代学的手法において、植物のフェノロジーと肥大成長の関係、肥大成長と気候要素との関係の経時性および気候要因が肥大成長に影響を与える期間などの考慮が必要である。

以上の背景から，本研究では冷温帯に分布する主要な広葉樹種の肥大成長に及ぼす気候要素の影響を評価することを目的とした。樹木年輪年代学的手法を用い，1)多地点に生育する同一樹種および2)同じ地点に生育する複数樹種の気候要素と肥大成長の関係を明らかにした。その過程において，a) 気候要因が肥大成長の変動に及ぼす過程を理解するために木部の肥大成長観測し，調査地観測点の葉のフェノロジーのデータを用いた。b) 肥大成長と気候要素との関係の経時的変化を確認するために，経時的移動相関を用いた。c) 気候要因が肥大成長に与える影響期間を明らかにするために，一定間隔で移動しながら作成した平均気象データ(以下，移動平均した気象データ)を用いて，年輪幅との統計解析を行った。

本論文の構成は以下の通りである。第1章では本研究の背景と必要性，年輪年代学的手法を用いて樹木肥大成長と気候要素の関係を検討する際に改善すべき点について整理した。

第2章では，年輪年代学的手法を用いて日本各地に生育するブナの肥大成長を制限する気候要素を明らかにした。13地点に生育するブナの年輪幅の地点を代表する時系列である年輪幅残差クロノロジーを構築した。クロノロジーが共通して存在する期間について生育地間の単相関分析および主成分分析を行い，生育地間の変動の類似性について検討した。クロノロジーと気候要素(月平均気温，月降水量，日照時間)との間で単回帰分析および応答関数分析を行った。経時的移動相関により時間経過に伴う年輪幅と気候要素との相関関係の変化を解析した。

第3章では，高山試験地に生育するダケカンバ，ブナ，ミズナラの樹木肥大成長のフェノロジーについて，打ち抜き法およびナイフマーキング法を併用して明らかにした。

第4章では，年輪年代学的手法を用いて高山試験地に生育するダケカンバ，ブナ，ミズナラの肥大成長を制限する気候要素を明らかにした。3樹種の年輪幅の地点を代表する時系列である年輪幅残差クロノロジーを構築した。日気象観測値に基づいて，31

日 期 間 の 平 均 値 を 1 日 間 隔 で 移 動 し な が ら 算 出 し た 気 象 デ ー タ と 年 輪 幅 ク ロ ノ ロ ジ ー と の 間 で 気 候 応 答 解 析 を 行 っ た 。 気 候 要 因 と 年 輪 幅 と の 間 に 得 ら れ た 有 意 な 相 関 と 第 3 章 の フ ェ ノ ロ ジ ー 観 測 に 基 づ い て ， 気 候 要 因 が 肥 大 成 長 に 及 ぼ す プ ロ セ ス に つ い て 考 察 を 行 っ た 。

最 後 に ， 第 5 章 で 本 研 究 を 総 括 し た 。

## 第 2 章 日本各地に生育するブナの気候応答解析

### 2.1 はじめに

ブナ (*Fagus crenata*) は日本の冷温帯における代表的樹種であり、天然林(面積およそ 1300 万 ha)のうち、約 17%をブナ林が占めている(松井ら 2009)。ブナの分布域は、吉良が提唱した暖かさ指数(WI)で 45~85 に一致すると報告されている(吉良 1949)。ブナは北海道黒松内低地周辺から鹿児島県の高隈山地まで分布し(Horikawa 1972)、植物社会学的にも(藤田 1987、福嶋ら 1995)ゲノムの地理変異としても(Hiraoka and Tomaru 2009)日本海側と太平洋側の二つタイプに分かれている。

本章では日本各地の幅広い環境条件下に生育するブナに注目し、生育地間における年輪幅変動の類似性を検討する。また、年輪年代学的手法を用いて 1)年輪幅と気候要素との相関関係(以下、気候応答)を解析するとともに、2)その経時的な変化を解析し、時間経過に伴う気候応答の変化を明らかにする。そして、今後予測されている気温上昇を始めとする気候変動によるブナの肥大成長への影響評価に資する。

### 2.2 調査地および方法

ブナの自然分布の北限近くから南限近くに至る範囲(暖かさ指数 46.8~83.4)において、13 地点を設定した(Fig. 2.1, Table 2.1)。これまでに報告されている涌井(2010)の西駒、秩父、椎葉、竹原(2005)の八幡平、八甲田、Hoshino et al.(2008)の大畑、増川、沈(2013)の檜山、高知、愛媛における年輪幅の実測データを扱った。これらの報告では成長錐コア試料又は円板試料を採取し、軟 X 線デンシトメトリー法によりフィルムをスキャナー(解像度 2400

dpi)にて画像として取り込み、WinDENDRO (Regent Instruments Inc.)ソフトウェアを用いて、測定精度 0.01mm にて測定をした。本研究では年輪幅のみを用いた。X線写真が不鮮明な場合にはステージ式の年輪幅測定器(Velmex Inc.)を用いて実体顕微鏡下にて年輪幅を測定した。目視および統計的手法(COFECHA プログラム, Holmes 1983, 1994)を併用してクロスデイティングを行った(Stokes and Smiley 1996)。加齢などに起因する長周期変動成分を取り除くためにフィルター長 128 年のスプライン関数をあてはめて標準化(Cook and Peters 1981)を行い、前年以前の成長の影響である自己相関を取り除くために自己回帰モデリングにより残差時系列を得た(Cook 1985)。外れ値に影響を受けにくい Tukey's biweight robust mean 法(Mosteller and Tukey 1977)により平均値を求め、生育地を代表する年輪幅残差クロノロジー(以下、クロノロジー)とした。この際、個体あたりに複数の測線がある場合は個体ごとの平均値を求めたうえで算出した。統計解析ソフトウェア R (R Development Core Team)上にて dplR (Andrew 2008) パッケージを用い、クロノロジーを作成した。クロノロジーの信頼性を評価する指標である expressed population signal (以下、EPS, Wigley et al. 1984)を 41 年間を対象として、1 年ずつずらしながら算出した。EPS > 0.85 以上の区間を信頼できる区間として、以降の解析に適用した。生育地間の変動の類似性を知るために、全てのクロノロジーが共通して存在する期間を対象に全生育地のクロノロジー間についてピアソンの積率相関係数(以下、相関係数)を求めた。加えて全てのクロノロジーを対象として主成分分析を行った。

各生育地の年輪幅の気候要素に対する応答を知るために、クロノロジーと気候要素との間で相関係数と応答関数(Fritts et al.

1971)を算出した。信頼区間はブートストラップ法(Efron and Tibshirani 1993)を用いて評価した。全てのクロノロジーが共通して存在する期間に対して算出するとともに、経時的な変化を明らかにするために統計期間を41年間とし、5年ずつ年代をずらして相関係数を算出した。同様の期間に対して応答関数も算出した。この際、統計期間に対して少数の変数とするため説明変数を選択したうえで算出した。加えて、生育地についてできるだけ長い期間(気象観測記録が存在しかつクロノロジーにおいて  $EPS > 0.85$  が得られる期間)を対象として、相関係数と応答関数を算出した。気候要素として生育地に最も近い気象台または特別地域気象観測所の形成前年5月から形成当年10月までの間の月平均気温、月降水量を用いた(Table 2.1)。経時的移動相関の算出にあたり、最も観測期間の短い盛岡気象台の記録に合わせて、全ての生育地について1924年以降を対象とした。算出には統計解析ソフトウェアR上にてtreeclimパッケージ(Zang and Biondi 2015)を用いた。

## 2.3 結果

### 2.3.1 クロノロジー

合計299個体から、各生育地を代表するクロノロジーを構築した(Fig. 2.2, Table 2.2)。秩父では1934~1964年、八甲田1では1932~1974年を中心年とする区間においてEPSの一時的な低下が認められた。EPSが0.85以上かつ全てのクロノロジーが共通して存在する期間は1955年から1994年(40年間)であった。

共通して存在する期間を対象にクロノロジーの生育地間の相関係数を算出した(Table 2.3)。東北および北海道に位置する増川、大畑、八幡平1、桧山の生育地の相互において一部の組み合わせ(八幡平1と増川、桧山と大畑)を除いて比較的高い相関係数

( $p < 0.10$ )が認められた。比較的距離の近い生育地間である増川と大畑( $r = 0.69$ )、増川と八甲田 1( $r = 0.44$ )、桧山と八幡平 1( $r = 0.49$ )、八幡平 1と八甲田 2( $r = 0.50$ )の間において特に高い相関が認められた。秩父は地理的に遠いにも関わらず増川、八幡平 1、桧山と  $p < 0.05$  の有意な相関を示した。一方、地理的に最も近いが、標高が異なる八幡平 1と2の間および、八甲田 1と2の間では有意な相関が認められなかった。特に八幡平 2と地理的に近い東北地方の生育地との間では有意な相関関係が認められなかった。中部から西日本にかけての地域について、高知と愛媛との間、高山と椎葉の間に有意な( $p < 0.05$ )相関関係が認められたが、他の生育地間では東北と比べると高い相関関係が認められなかった。

主成分分析を行ったところ、第 1 主成分の寄与率は 24.6%、第 2 主成分の寄与率は 14.8%であった(Table 2.4)。第 1 主成分は高知以外の生育地において正の負荷量であった(Fig. 2.3, Table 2.4)。第 1 主成分において負荷量大きい生育地は増川、大畑、八幡平 1であった、続いて、秩父、桧山、八甲田 1、高山であった。第 2 主成分において負荷量大きい生育地は西日本に位置する高知、椎葉、愛媛であった。中部地方に位置する西駒、高山では第 1 主成分、第 2 主成分とも東北と西日本の生育地との間の値をとった。八甲田 2、八幡平 2では第 1 主成分の負荷量が他の東北の生育地より小さく、第 2 主成分の負荷量は負であった。

### 2.3.2 気候応答

全てのクロノロジーに共通する期間(1955-1994年、40年間)を対象に気候要素との相関係数(Figs. 2.4-6)および応答関数(Figs. 2.7-2.8)を算出した。応答関数については、統計期間に対して少数の変数とするため、相関係数において有意な相関( $p < 0.05$ )が多く

認められる前年 5 月～12 月の平均気温と月降水量(計 16 変数)および当年 3～10 月平均気温と月降水量(計 16 変数)のそれぞれに対して算出した。それぞれ変数は統計年数に対して 4 割の数である。複数の生育地に共通する有意 ( $p<0.05$ ) な相関係数として、前年 7 月の平均気温は増川，大畑，八幡平 1 との正の相関を示した。そのうち応答関数については八幡平 1 との間について正の相関が認められた。当年 6 月の平均気温は増川，大畑，八幡平 2 との正の相関を示した。そのうち応答関数については八幡平 2 において正の相関が認められた。当年 3 月の降水量は八幡平 1，高山，西駒，八甲田 2 との有意な負の相関を示した。そのうち応答関数については高山のみ有意な相関が認められた。当年 8 月の日照時間は八幡平 1，秩父，八幡平 2，愛媛，高知のクロノロジーとの正の相関を示した。平均気温について、前年 5 月には八甲田 1 と愛媛，当年 4 月には西駒と八幡平 2，当年 5 月には大畑と桧山，当年 6 月には大畑と八幡平 2，当年 9 月には桧山と西駒，当年 10 月には秩父と西駒の生育地において有意な相関係数が認められた。そのうち応答関数で有意であったのは、八幡平 2 の 4 月と 6 月であった。降水量において、前年 7 月には八幡平 1 と高山，前年 9 月には増川と高山，当年 4 月には高山と西駒，当年 9 月には大畑と椎葉の生育地間において有意な相関関係が認められた。そのうち応答関数で有意だったのは大畑における 9 月の降水量であった。日照時間について、当年 7 月には秩父と愛媛，当年 9 月には秩父と高知，当年 10 月には八幡平 1 と秩父の生育地間において有意な相関係数が認められた。

### 2.3.3 気候応答の経時変化



経時的移動相関および応答関数を算出した結果、有意な相関 ( $p<0.05$ )の出現の経時変化は以下のように分類できた； A) ある月の気候要素との有意な相関の出現が時間の経過とともに変化しない場合， B)ある月の気候要素との有意な相関の出現が一定の期間に認められるが，その前後では相関係数が小さくなる場合。 C)ある月の気候要素の有意な相関の出現が単一期間に認められるがその前後の期間においては有意な相関が認められない場合 (Figs. 2.4-8)。

相関係数における A)の場合には，月平均気温について，増川における前年の7月，大畑における前年の7月，八幡平2における当年の6月が該当した。月降水量について，高山における前年9月が該当した。しかし，応答関数では該当気候要素との期間を通じた連続的な有意な相関は認められなかった。

B)として，ある月の気候要素との有意な相関の出現が早い年代から一定の期間に認められ，時間経過に伴って認められなくなる場合があった。例えば，増川における当年5月の平均気温，高山における前年7月の平均気温，前年7月の降水量，八幡平2における前年6月，当年6月の降水量，秩父における当年6月の降水量が該当する。ある月の気候要素との有意な相関の出現が早い年代では認められないが，時間経過に伴って途中から連続的に認められる場合があった。例えば，八幡平1における前年7月の平均気温，桧山における前年6月の平均気温，西駒における前年6月の平均気温，大畑における当年9月の降水量が該当する。時間経過に伴って，正負の相関関係が逆転する場合として，八甲田2における前年6月の平均気温が該当した。ある気候要素との有意な相関の出現が時間経過に伴って認められなくなり，代わりに隣り合う月の気候要素との有意な相関が認められる場合があった。例

えば，高知において降水量との有意な相関は当年 5 月から 6 月に移行した。応答関数では有意な相関を示す期間は単相関より短かったが，高知の降水量の場合を除いて，同じ傾向が認められた。日照時間については単相関の結果のみであるが，A) の場合として秩父における当年 8 月および愛媛における当年 7 月が該当した。B) の場合は増川における当年 6 月と大畑における前年 7 月，八幡平における前年 9 月，当年 6 月，7 月，8 月，高知における前年 8 月が該当した。

できるだけ長い期間を対象に算出した場合の相関係数について，経時的移動相関における上記の A) の場合には同じ気候要素との有意な相関が認められた。例えば，八幡平 2 における当年の 6 月の平均気温が該当した。一方，経時的移動相関における B)，C) の場合すなわちある一定期間にのみ有意な相関が認められた場合には，できるだけ長い期間における有意な相関が一部のみ認められた。例えば，増川における前年 9 月の降水量が該当した。一方，椎葉では前年 10 月の降水量について，1944 から 1959 年を開始年とする経時的移動相関において有意な相関が認められたが，できるだけ長い期間においては有意な相関が認められなかった。

## 2.4 考察

秩父，八甲田 1，西駒のクロノロジーに認められた急激な EPS の低下は個体間平均相関係数の低下に起因していた。その期間に年輪幅の急上昇が認められるとともに，その後新たな個体の参入が認められたことから伐採などに伴う攪乱のため，個体間平均相関係数が低下しと考えられる。これらの期間は本研究の解析には含まれていない。

クロノロジーの生育地間の相関係数について、増川，大畑，八幡平 1，八甲田 1，桧山の間組み合わせのほとんどに有意な相関関係が認められた。これらは主成分分析の結果，第 1 主成分の負荷量大きい生育地であった。これらの生育地が東北，北海道に位置することから，地域的な生育地間の年輪幅変動の共通性があると言える。一方，東北に位置するにも関わらず比較的高標高の八幡平 2 と八甲田 2 について，有意な相関係数は八甲田 2 と八幡平 1 との間および桧山との間のみで認められた。八幡平 2 と東北，北海道の生育地との有意な相関は認められなかった。主成分分析の結果においても，第 1 主成分の負荷量は他の東北，北海道の生育地と比べて小さくなく，第 2 主成分は負であった。つまり，八幡平 2 と八甲田 2 は東北の他の生育地と一部異なる変動をしていると言える。

西日本に位置する愛媛，椎葉，高知について，愛媛と高知との生育地間の相関が高かった。この 3 生育地では，主成分分析の結果において共通して第 2 主成分の負荷量大きいことから，第 2 主成分は西日本の生育地間に共通する変動を反映している。中部地方に位置する高山，西駒について，第 1 主成分および第 2 主成分の負荷量とも東北と西日本の中間の値を示し，地理的分布を反映していた。一方，秩父は地理的に遠いにも関わらず東北の生育地間との有意な相関係数を示すとともに，主成分分析の結果でも東北，北海道の生育地と似ている点は興味深い。

東日本のブナにおける年輪幅変動の既報においては，生育地間の相関の高さは距離に応じて低くなる傾向にあることが報告されているが(星野ら 2006)，日本全国を対象とした本研究でも同様の傾向が認められた。ただし，秩父や，高い標高に位置する八幡平 2，八甲田 2 のようにその傾向から外れる生育地があることも

明らかとなった。星野ら(2006)の報告においても東北北部の低標高(大畑, 川内, 増川, 深浦, 秋田)と高標高(八甲田)の間では有意な相関が得られていない。東北の生育地において, 標高が高い生育地は成長制限要因が異なっているのかもしれない。

全てのクロノロジーに共通する期間での気候要素との相関係数について, 変動の似ている地域である増川, 大畑, 八幡平1では前年7月の平均気温との正の相関を示した。増川と大畑は当年6月の平均気温, 大畑と桧山は当年5月の平均気温との正の相関を示した。クロノロジーが似た変動をした北海道および東北(八幡平2, 八甲田2を除く)の全て生育地に共通する気候要素との関係は認められなかったが, いずれかの組み合わせに共通する応答が認められた。従って, 生育地によって, これらの気候要素が制限する程度の強弱はあるものの, 東北北部から北海道にかけての年輪幅変動に影響を及ぼしていると言える。八幡平2は他の東北の生育地と有意な相関を示さなかった。八甲田2は八幡平1と桧山とのみ年輪幅変動において有意な相関を示したが, 気候応答においては他の東北の生育地との共通性が無かった。いずれも比較的高い標高に位置しており, 低標高に生育するブナとは一部異なる要因による制限を受けているのかもしれない。本報告ではその原因の特定まではいたらなかった。

第2主成分において同様に大きい負荷量を示した西日本の椎葉, 愛媛, 高知について, 愛媛と高知では5月の日照時間との間に正の相関が認められた。しかし, 椎葉と愛媛および高知との気候応答に共通性はなかった。高山と西駒では3月, 4月の降水量との間に正の相関が認められた。また, 高山と椎葉のクロノロジー間では高い相関が認められたが, 同じ気候応答が認められなかった。したがって, 西日本から中部にかけての地点間では年輪幅変動の

類似性にある程度の地理的な傾向があるが，その原因を気候応答から明瞭に説明できるとは言えない。

生育地の気候応答について，暖かさ指数に着目して比較した。暖かさ指数が比較的低い生育地である八幡平 2(WI:46.8)，西駒(WI:60.9)，大畑(WI:64.8)において，形成当年の成長期(5-9月)の月平均気温との有意な正の相関が認められた。一方，同じく暖かさ指数が比較的低い生育地である高山(WI:54.9)において，年輪幅と成長期の月平均気温との有意な正の相関関係が認められなかった。従って，寒冷的な生育地において，必ずしも成長期の低い気温が制限要因とならないことが示唆された。暖かさ指数が比較的高い生育地である椎葉(WI:82.8)，愛媛(WI:83.3)，高知(WI:83.4)において，年輪幅と月平均気温との負の有意な相関関係は認められなかったこと，加えて成長期の月降水量との有意な正の相関がなかったことから，生育下限や南限に近い生育地において，乾燥ストレスが年輪幅を制限しないことが示唆された。ブナの分布確率は気候変動に伴って将来減少するとの予測があるが(松井ら 2009)，本研究の結果より肥大成長量については気温上昇に伴って減少するとは言えない。

次に，クロノロジーと気候要素との経時的移動相関解析から，肥大成長の気候応答の経時的変化を明らかにした。統計期間を通じて連続的に有意な相関係数が，増川，大畑における前年 7 月の平均気温，八幡平 2 における当年 6 月の平均気温，高知における当年 6 月の降水量との間に認められたが，応答関数では連続的相関は認められなかった。一方，それ以外の生育地において，ほとんどの気候要素との有意な相関は時間経過に伴って変化した。できるだけ長い期間を対象に気候応答解析を行った結果では，生育地ごとに特定の気候要素との相関関係が認められたが，時間経過

に伴って変化する関係は必ずしも反映されていない場合があった。増川，大畑における既往研究(Hoshino et al. 2008)では，1886~1994年(109年間)に基づく気候応答解析の結果，形成前年の7月と8月の気温との有意な正の相関が認められた。本研究の経時的移動相関ではいずれの生育地でも前年7月の気温との連続的な有意な相関が認められたが，前年8月の気温との間では時間経過とともに有意な相関が無くなっていた。応答関数の結果では前年8月に有意な関係が認められなかった。従って，長期に渡る統計年数を基に強い相関が得られていても，その期間のなかで制限要因の変化が起こりうると言える。

経時的移動相関解析の結果において，期間をとおして秩父以外の生育地では夏の間降水量と正の相関や夏の気温との負の相関が認められなかったことから，日本において夏の乾燥ストレスは主要な制限要因ではないことが明らかとなった。一方，ヨーロッパや北米においてブナ属樹種の年輪幅は乾燥に制限されている報告が多い。例えば，ヨーロッパ中部のフランス海岸沿い(Lebourgeois et al. 2005)からイタリア南部(Piovesan et al. 2008)まで生育するヨーロッパブナは春の乾燥に制限されていた(Lebourgeois and Mérian 2011)。地中海性気候の山岳地域の970~1530mでは，降水量との相関は示さないが，形成前年の7，8月の平均，最高気温との負の相関があること(Cailleret, and Davi 2011)，トルコの黒海東岸に生育するコーカサスブナ(*Fagus orientalis*)では，6月の降水量が増えると年輪幅の成長が良くなること(Köse and Güner 2016)，カナダ東部ケベック州に生育するアメリカブナ(*Fagus grandifolia*)では，6月の乾燥によって肥大成長が制限されること(Tardif et al. 2001)が報告されている。従って，本研究で明らかとなった夏季の降水量に対する応答性の低さは，

特に 6 月から 7 月にかけては梅雨時期となる，湿潤なアジアモンスーン地域に位置する日本の気候学的な特徴を反映していると考えられる。

日本のブナの年輪幅と気候要素との間の相関関係について，生育地間の違いが大きく，また経時的に変化する場合が多い原因として，以下の三つの可能性が挙げられる。第一に，夏の乾燥のように，ほとんどの生育地に共通して卓越する強い制限要因が存在しないため，生育条件や気候変動に応じて制限要因が変化しやすいと考えられる。第二に，ブナは気候の変化につれて，気候要素に対する応答に変化を生じる可能性がある。本研究と同様に，北アイルランドに生育するヨーロッパブナでは 5 月から 7 月の間の最高気温との相関が時間とともに変化した (García-Suárez et al. 2009)。本研究では時間経過とともに有意な相関の出現が隣合う月に変化する場合があったことから，気候変動が樹木のフェノロジー，形成層活動期間などに影響していた可能性が考えられる。第三に，クロノロジーに気候以外の影響が強く反映されている可能性がある。13 年間に渡りブナハバチの発生状況と年輪幅を比較した結果，食害率 90% 以上の激害年と年輪幅の変動が低下した年が一致することが報告されている (越地ら 2006)。広域的なブナの豊作年の記録と増川，大畑のクロノロジーにおいて合計 7 回中 6 回の豊作年において年輪幅変動が低下した (Hoshino et al. 2008)。東京大学秩父演習林の二つの林分において，シードトラップにより観測されたブナの結実量とデンドロメータにより測定された胸高断面積成長量の 11 年間に渡る比較において，2 つの林分で計 5 回観測された豊作年には胸高断面積成長量が減少する傾向が認められた (澤田ら 2008)。これらの非気候要素がブナの年輪幅変動に反映された可能性がある。しかし，これらの研究では



虫害や豊作年などの発生頻度が低く、十分な統計期間が取れていなかったり、広域的な結実傾向と特定の生育地における年輪幅との比較であるため、肥大成長に及ぼす定量的な非気候要因の影響はいまだに明らかではない。そのため、今後これらの因子が肥大成長に及ぼす影響の評価が必要である。

## 2.5 結論

本章では日本各地に生育するブナの肥大成長に影響する気候要素について、年輪年代学的手法を用いて検討した。共通する期間において、クロノロジーの生育地間の類似性が空間的に分類できると示唆された。しかし、各生育地において制限する気候要素および時期が異なった。また、気候応答解析の結果から、当年夏の乾燥による制限はなかった。今後予測されている気温上昇は必ずしもブナの肥大成長に抑制的に働くとは限らないことが明らかとなった。年輪幅と気候要素の経時的移動相関の結果において、多くの生育地では時間経過とともに年輪幅と気候要素の関係が変化していることが明らかとなった。これらの結果より、ブナの年輪幅変動には生育地ごとに異なる制限要因が影響及ぼしている可能性が高いと言える。



Table 2.1. Summary of the study sites and meteorological stations.

Sampling site	WI	Latitude N	Longitude E	Altitude (m)	Meteorological station*	Raw data source
Hachimantai 2 (HMT2)	46.8	39°58'	140°48'	1080	Morioka	Takehara 2005
Hakkoda 2 (HKD2)	53.5	40°37'	140°56'	700	Aomori	Takehara 2005
Takayama (TKY)	54.9	36°08'	137°25'	1420	Takayama	Shen 2016
Hachimantai 1 (HMT1)	55.6	40°00'	140°48'	820	Morioka	Takehara 2005
Nishikoma (NSK)	60.9	35°50'	137°51'	1450	Iida	Wakui 2009
Hakkoda 1 (HKD1)	64.4	40°36'	140°57'	410	Aomori	Takehara 2005
Ohata-Kawauchi(OKC)	64.8	41°22'	141°01'	400	Aomori	Hoshino et al. 2008
Hiyama (HYM)	66.6	41°45'	140°08'	250	Esashi	Shen 2013
Masukawa (MSK)	70.7	41°10'	140°33'	260	Aomori	Hoshino et al. 2008
Chichibu (CCB)	73.7	35°56'	138°48'	1200	Kofu	Wakui 2009
Shiiba (SIB)	82.8	32°22'	131°09'	1100	Miyazaki	Wakui 2009
Ehime (EHM)	83.3	33°41'	133°36'	1000	Matsuyama	Shen 2013
Kochi (KCH)	83.4	33°54'	132°05'	1030	Kochi	Shen 2013

Note: “WI” is the warmth index (annual sum of the mean monthly temperatures above 5°C) according to Kira (1949). WI was calculated with a temperature lapse rate of 0.568°C/100m as an average of the four seasons in the Japanese Alps (Ueno et al. 2013). \* Meteorological stations whose data are used for calculation of climatic responses.

Table 2.2. Basic statistics of tree-ring-width chronologies.

Sites	Number of trees (cores or radii) in chronologies	Mean number of rings	Mean ring width (mm)	Chronology length		Duration of analyzed span	
				Start year	End year		
HMT2	13 (22)	103	1.26	1904	2004	1929	2004
HKD2	13 (26)	79	1.62	1905	2004	1924	2004
TKY	19 (38)	74	1.71	1932	2013	1934	2009
HMT1	14 (27)	47	1.88	1942	2004	1944	2004
NSK	42 (119)	65	2.19	1918	2008	1924	2004
HKD1	9 (17)	78	2.54	1955	2004	1954	2004
OKC	10 (40)	119	1.44	1899	1994	1924	1994
HYM	33 (64)	58	1.78	1940	2012	1944	2009
MSK	10 (40)	128	1.98	1922	1994	1924	1994
CCB	16 (24)	133	1.97	1946	2006	1949	2004
SIB	36 (76)	145	1.37	1891	2008	1924	2004
EHM	30 (53)	87	2.08	1953	2012	1954	2009
KCH	30 (55)	63	2.16	1934	2012	1934	2009

Table 2.3. Correlations among tree-ring width chronologies of the sites.

	MSK	OKC	HMT1	CCB	HYM	HKD1	TKY	NSK	HKD2	HMT2	EHM	SIB	KCH
MSK		0.69	0.24	0.39	0.30	0.44	0.30	0.18	0.16	0.18	0.05	0.16	0.13
OKC	0.69		0.36	0.31	0.17	0.39	0.30	0.15	0.16	0.20	0.08	-0.12	0.03
HMT1	0.24	0.36		0.32	0.49	0.27	0.30	0.21	0.50	0.16	0.00	-0.18	-0.28
CCB	0.39	0.31	0.32		0.36	0.18	0.06	0.26	0.00	0.08	0.28	0.09	0.04
HYM	0.30	0.17	0.49	0.36		0.09	0.04	0.13	0.34	0.13	0.16	0.06	-0.07
HKD1	0.44	0.39	0.27	0.18	0.09		0.13	0.33	0.14	-0.05	-0.07	-0.14	-0.10
TKY	0.30	0.30	0.30	0.06	0.04	0.13		0.30	0.05	0.30	0.14	0.42	0.01
NSK	0.18	0.15	0.21	0.26	0.13	0.33	0.30		-0.10	-0.12	0.24	0.31	0.09
HKD2	0.16	0.16	0.50	0.00	0.34	0.14	0.05	-0.10		0.16	-0.11	-0.15	-0.10
HMT2	0.18	0.20	0.16	0.08	0.13	-0.05	0.30	-0.12	0.16		-0.08	0.21	-0.23
EHM	0.05	0.08	0.00	0.28	0.16	-0.07	0.14	0.24	-0.11	-0.08		0.13	0.32
SIB	0.16	-0.12	-0.18	0.09	0.06	-0.14	0.42	0.31	-0.15	0.21	0.13		-0.01
KCH	0.13	0.03	-0.28	0.04	-0.07	-0.10	0.01	0.09	-0.10	-0.23	0.32	-0.01	

Note: Dark, intermediate and light gray cells indicate positive correlations significant at  $p < 0.01$ ,  $p < 0.05$ ,  $p < 0.10$ , respectively.

Table. 2.4. Results of the principle component analysis of residual chronologies.

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>	<b>PC6</b>	<b>PC7</b>
Variance%	24.58%	14.82%	11.77%	9.97%	8.57%	7.08%	5.71%
Cumulative explained variance %	24.58%	39.40%	51.16%	61.13%	69.71%	76.79%	82.50%
Eigenvectors							
MSK	0.7503	0.1242	0.0969	-0.3243	0.3221	0.1056	-0.0709
OHT	0.7195	-0.0278	0.1705	-0.3865	0.3070	0.0166	-0.3911
HMT1	0.6854	-0.4248	-0.0050	0.2720	-0.2368	-0.1569	0.0848
CCB	0.5729	0.2038	0.2260	0.2911	0.0469	0.5246	0.2233
HYM	0.5580	-0.1811	0.0440	0.5825	0.0223	0.1073	-0.2330
HKD1	0.5320	-0.0929	0.3121	-0.4875	-0.3495	0.0120	-0.1637
TKY	0.5000	0.3151	-0.5155	-0.1603	-0.0543	-0.3901	0.3176
NSK	0.4256	0.5029	0.0615	0.0064	-0.6039	-0.0889	0.1949
HKD2	0.3792	-0.5812	-0.0276	0.2478	0.0776	-0.4746	0.2802
HMT2	0.3007	-0.1699	-0.6674	-0.0294	0.3753	0.1701	0.0377
EHM	0.1886	0.5696	0.2162	0.4574	0.1445	-0.1154	-0.1902
SIB	0.1334	0.5701	-0.6336	0.0849	-0.0938	0.0627	0.3755
KCH	-0.0604	0.5273	0.4203	0.0441	0.4377	-0.4076	-0.2230

Explained variance and eigenvectors for the contributing chronologies are given for the seven main principal components (PC). The percentages of cumulative sum of seven main principal components are over 80%.

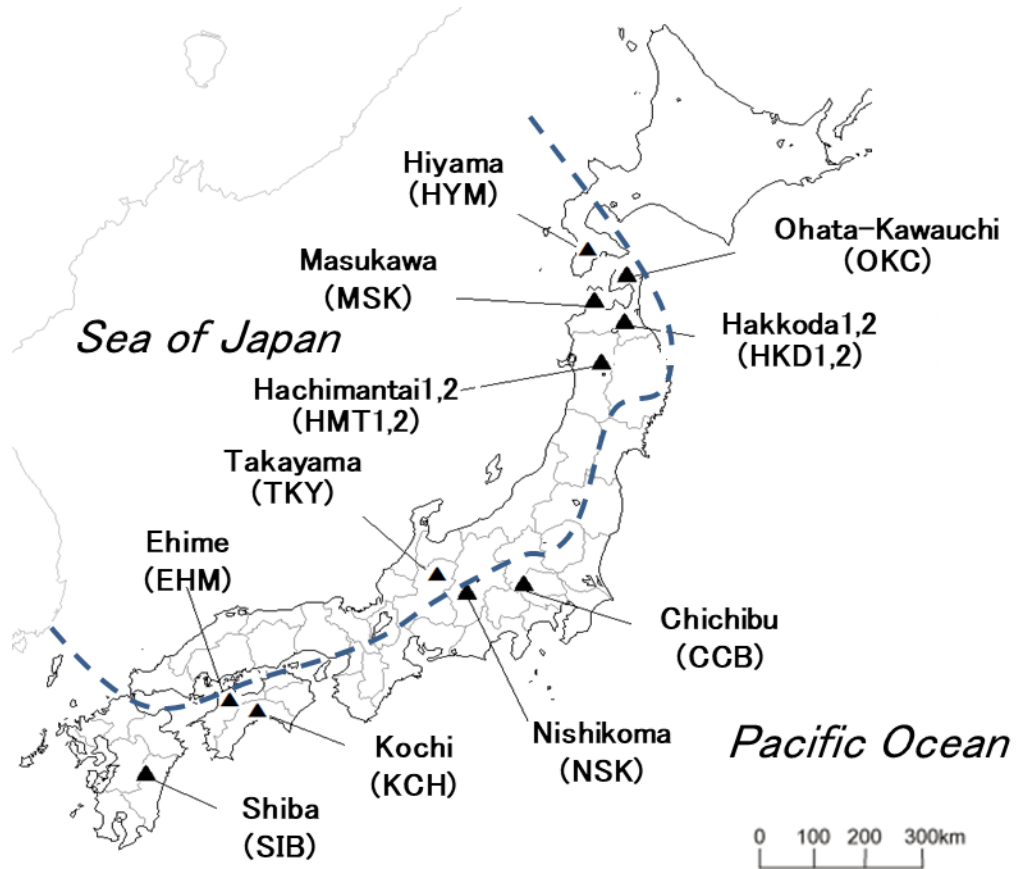


Fig. 2.1. Map showing the study sites for Japanese beech tree rings. Note: The broken line shows the boundary between two ecotypes of Japanese beech, namely the Japan Sea type and the Pacific type (Fujida 1987; Fukusima et al. 1995).

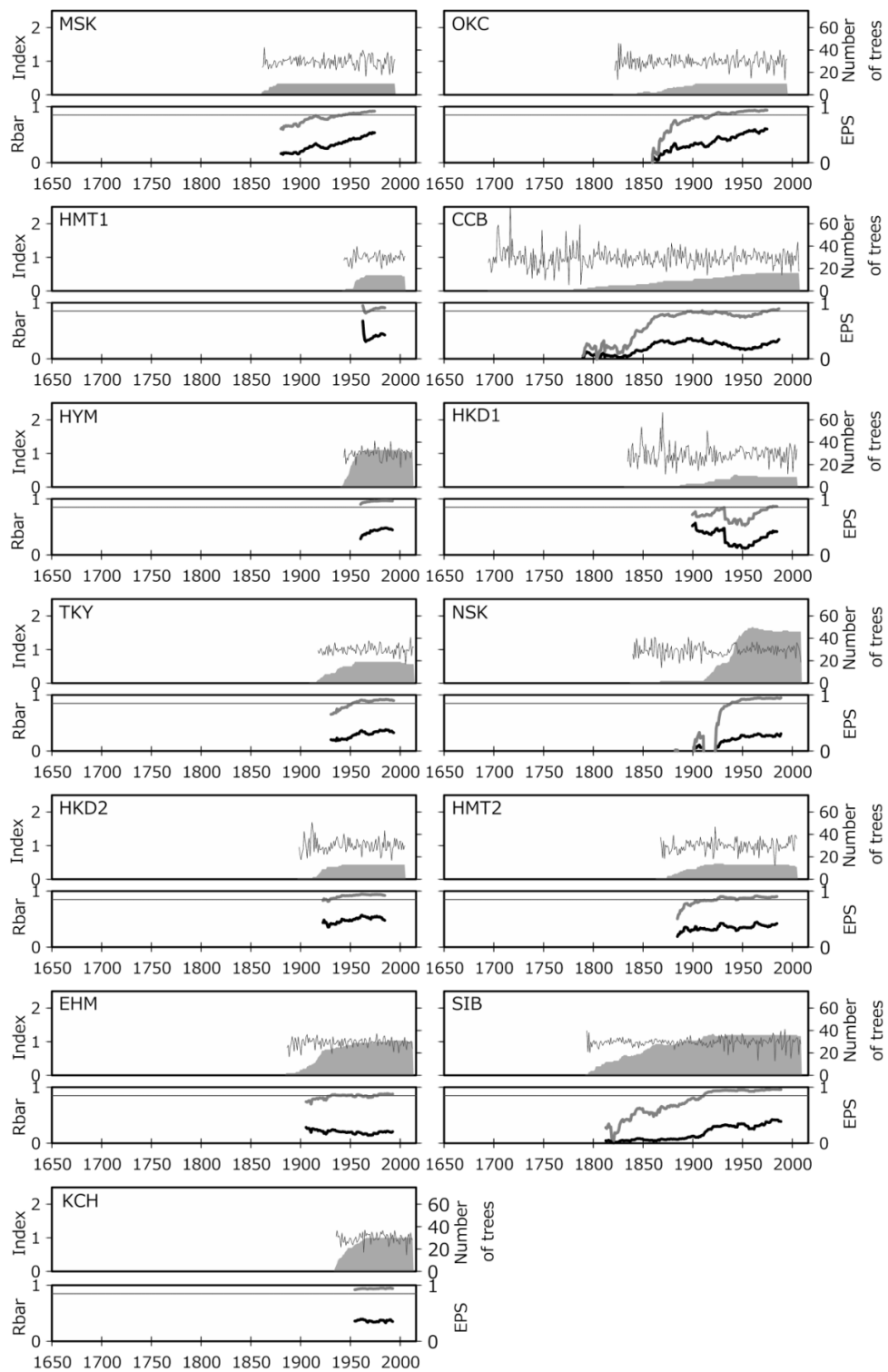


Fig. 2.2. The residual tree-ring width chronologies.

Note: Shaded areas show the number of trees in chronologies; thick black lines indicate mean correlation between trees ( $R_{bar}$ ) and thick gray lines indicate EPS for the residual chronologies (central value of 41-year running windows). Thin gray horizontal lines at  $EPS = 0.85$  show the reliability threshold presented by Wigley et al. (1984).

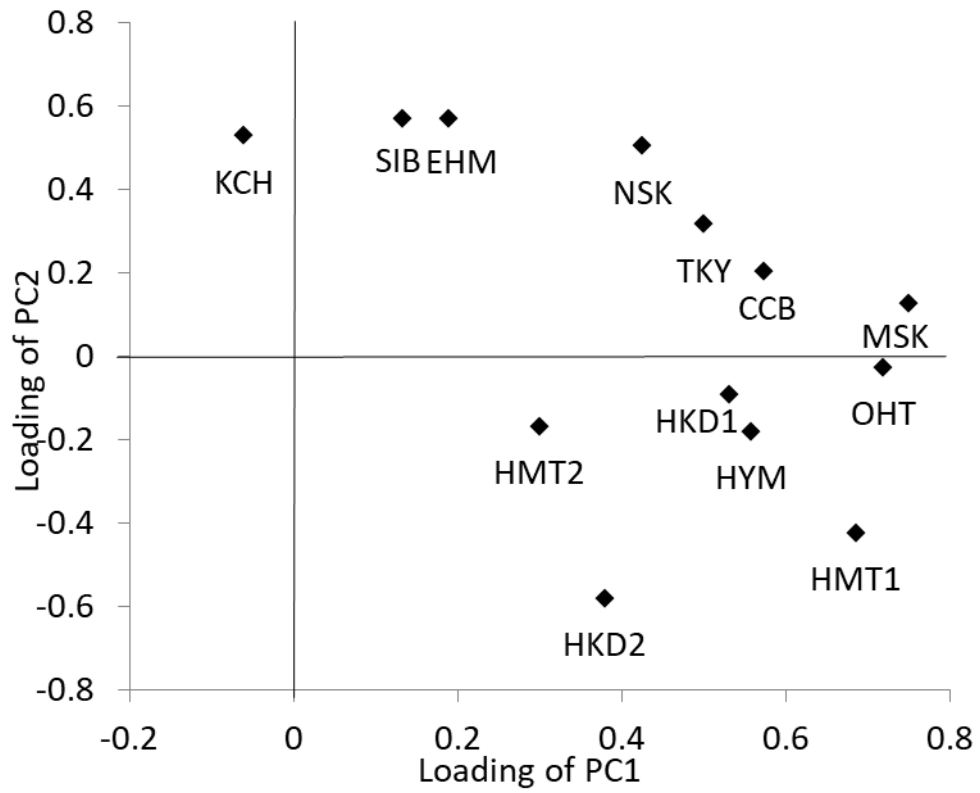


Fig. 2.3. Results of the principal component analysis on the chronologies calculated for the period 1955-1994.

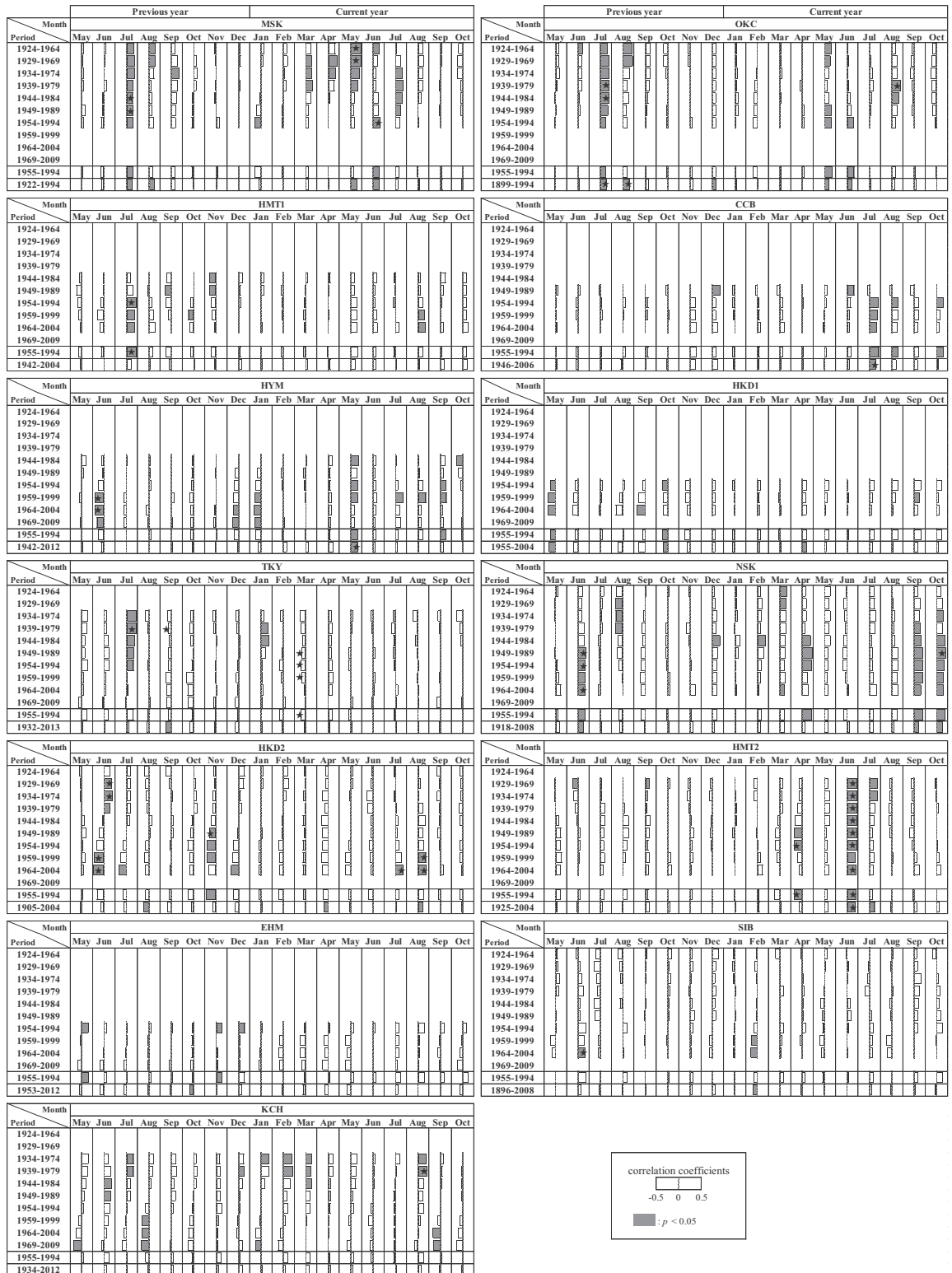


Fig. 2.4. 41-year window running correlations between the residual chronology and monthly mean temperatures at 5-year intervals.

Note: 1955-1994 is the common duration for all sites. Correlations for the maximum period, which cover both chronology and meteorological data for each site, are shown at the bottom of each panel. The gray bars indicate correlations significant at  $p < 0.05$  in correlation analyses. The stars indicate correlations in response function analyses are significant at  $p < 0.05$  (see Figs. 2.7 and 2.8).



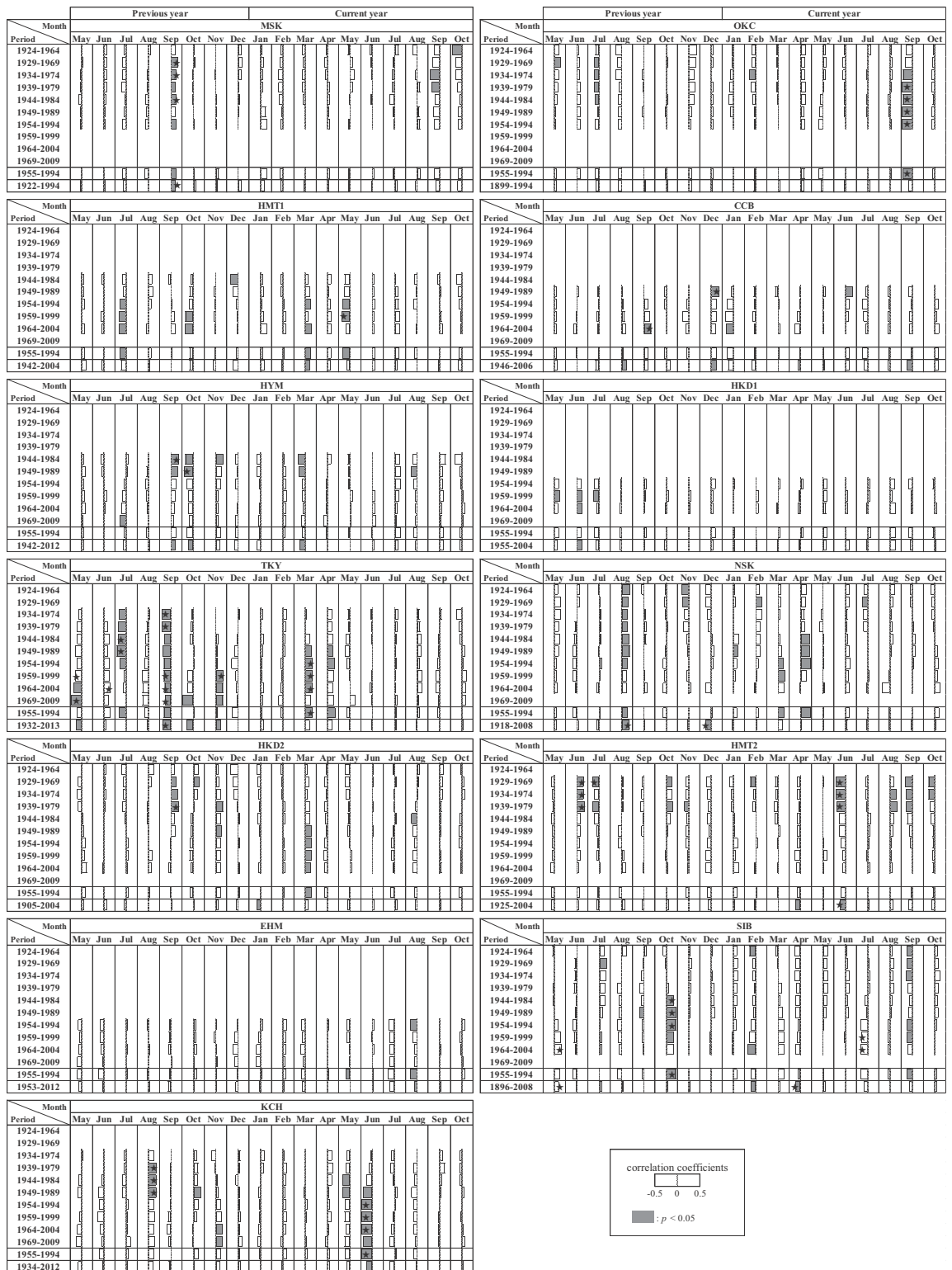


Fig. 2.5. 41-year window running correlations between the residual chronology and monthly precipitation at 5-year intervals.

Note: 1955-1994 is the common duration for all sites. Correlations for the maximum period, which cover both chronology and meteorological data for each site, are shown at the bottom of each panel. The gray bars indicate correlations significant at  $p < 0.05$  in correlation analyses. The stars indicate correlations in response function analyses are significant at  $p < 0.05$  (see Figs. 2.7 and 2.8).

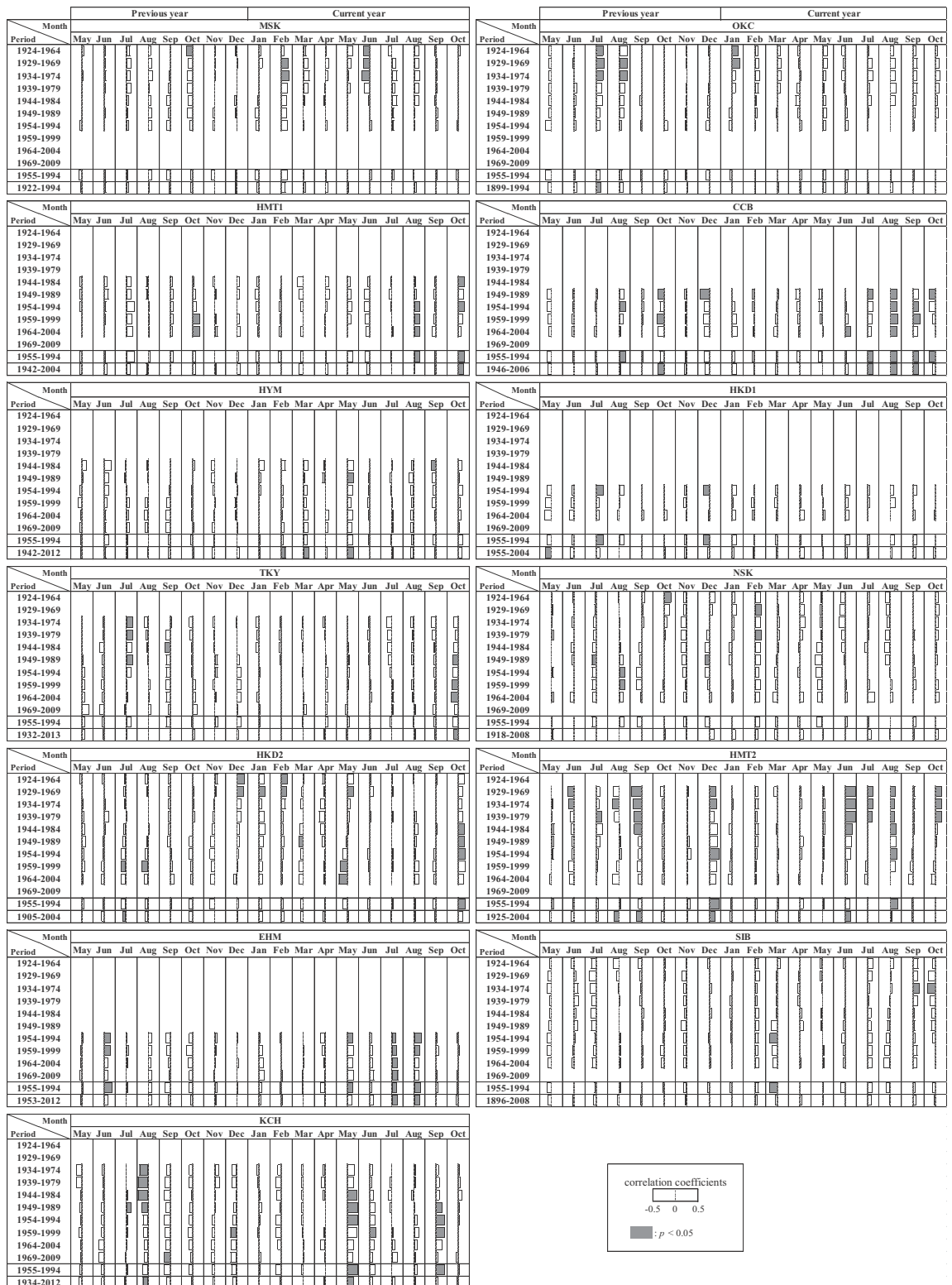


Fig. 2.6. 41-year window running correlations between the residual chronology and monthly sunshine duration at 5-year intervals.

Note: 1955-1994 is the common duration for all sites. Correlations for the maximum period are shown at the bottom of each panel. The gray bars indicate correlations significant at  $p < 0.05$  in correlation analyses.

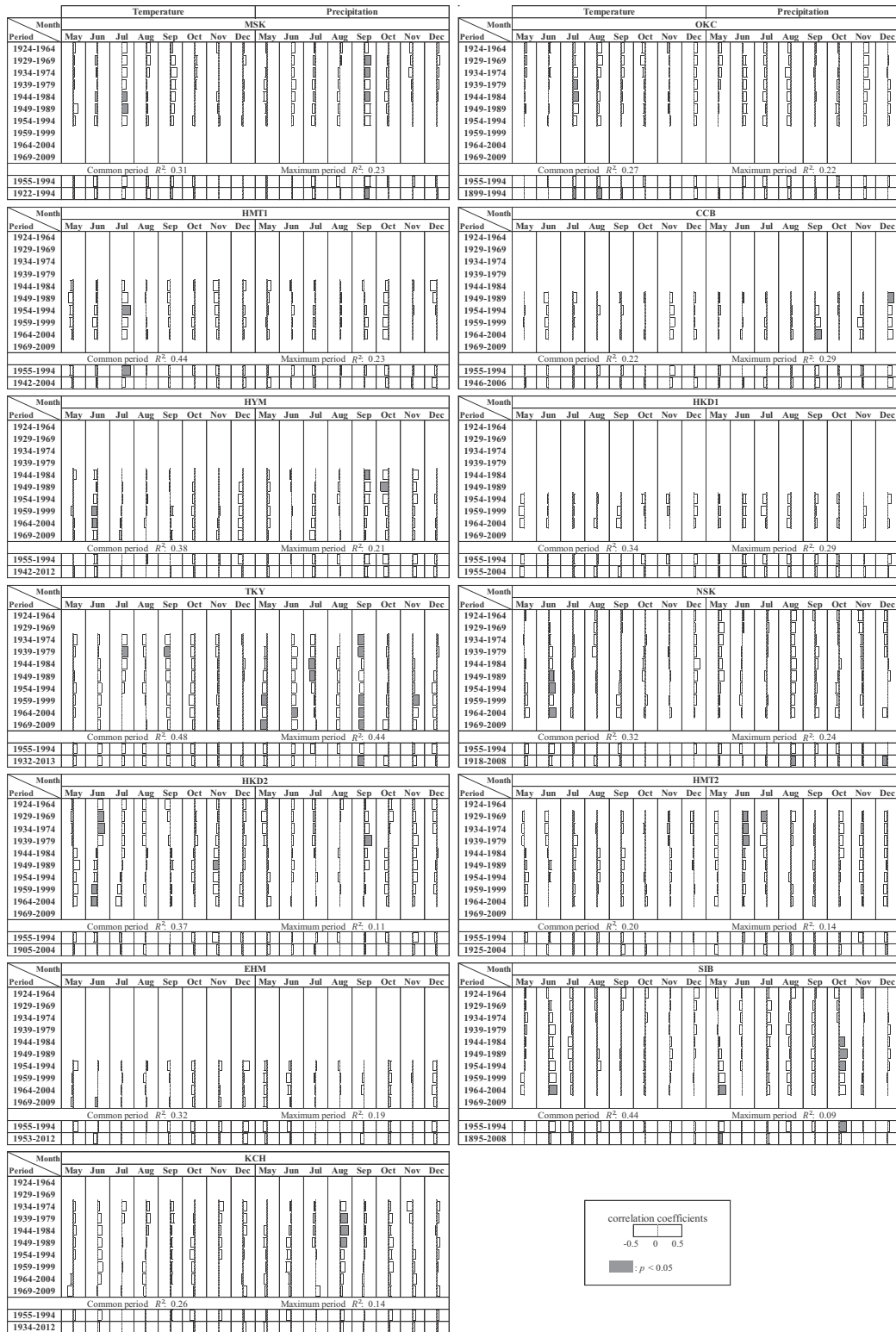


Fig. 2.7. 41-year window running correlations by response function between the residual chronologies and monthly mean temperatures and precipitation of May to December of the previous year of growth.

Note: 1955-1994 is the common duration for all sites. Correlations for the maximum period are shown at the bottom of each panel. The gray bars indicate correlations significant at  $p < 0.05$  in response function analyses.

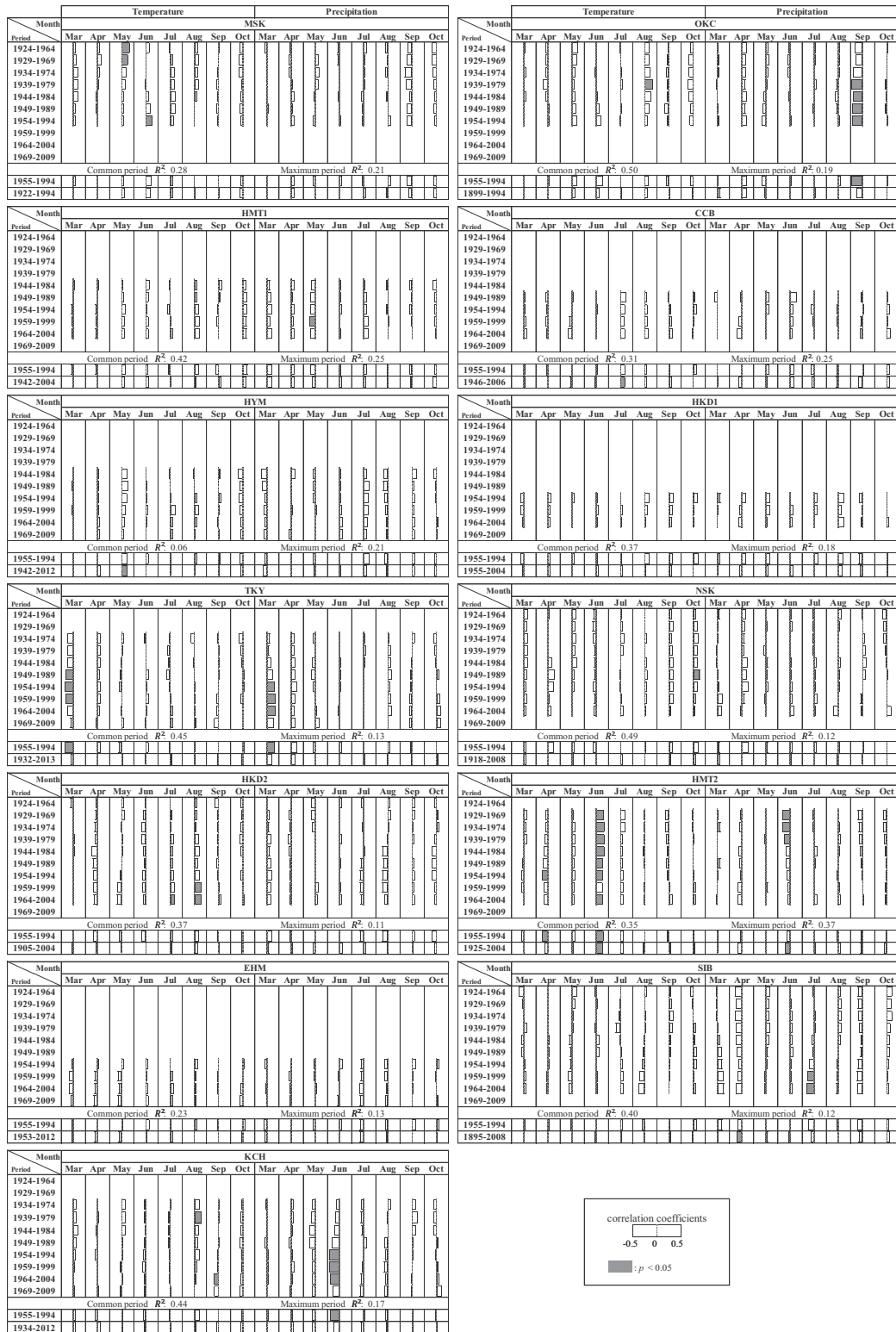


Fig. 2.8. 41-year window running correlations by response function between the residual chronologies and monthly mean temperatures and precipitation of March to October of the current year of growth.

Note: 1955-1994 is the common duration for all sites. Correlations for the maximum period are shown at the bottom of each panel. The gray bars indicate correlations significant at  $p < 0.05$  in response function analyses.

### 第3章 高山における落葉広葉樹種の肥大成長フェノロジー

#### 3.1 はじめに

年輪年代学的手法は成長を制限する気候制限要因を検出することができるが。一方，生理学的プロセスの理解は困難である。そのために季節の移り変わりに伴う植物の状態の変化，つまり樹木季節(フェノロジー)の把握が必要になる。特に肥大成長に直接関連する形成層活動を知る必要がある。本章は高山に生育する落葉広葉樹種ダケカンバ，ブナ，ミズナラの樹幹部の肥大成長フェノロジーを明らかにすることを目的とする。

肥大成長の季節変動について明らかにする方法としては，デンドロメータ法(Hall 1944, 小見山 1991, 黒田・清野 1996), 傷つけ法(黒田・清野 1996, Seo et al. 2007, Werf et al. 2007), 打ち抜き法(今川・石田 1970, 安江ら 1994)など様々な方法が紹介されている。デンドロメータは樹幹に巻き付けて目盛りを読むことで周囲長を測定する器具である。傷つけ法はマーキング法とも呼ばれ，針，ナイフなどで木部組織に定期的に傷をつけ，それによって出来る傷害部の組織構造をマーカーとして肥大成長量を測定する方法である(黒田・清野 1996, 山下ら 2006, Werf et al. 2007)。打ち抜き法は組織観察法とも呼ばれ，定期的に木部組織を採取し，採取した形成層細胞の状態を観察する方法である(今川・石田 1970, 安江ら 1994)。各方法においてそれぞれに利点と欠点がある。デンドロメータ法は樹木を傷つけずに長期に渡って肥大成長量を測定することができる。しかし，樹木の樹幹が降水や気温などの影響で収縮・膨張し，実際の肥大成長を反映しない場合がある(黒田・清野 1996)。マーキング法では年輪内における傷害時の形成層帯の位置を確定し，傷害時の形成層の相対位置

をあきらかにすることが出来る。しかし，分化中の木部細胞の状態を特定しにくいという欠点がある。打ち抜き法は試料採取する時の形成層細胞を直接観察でき，接線面分裂の開始や木部細胞の分化段階を知ることの利点がある。しかし，試料採取位置の付近では正常な成長が乱されるおそれがあり，また，1年間を通した肥大成長量に対する比として表すことはできない。したがって，肥大成長のフェノロジーを調べる際に，目的に応じて手法を使い分ける必要がある。

本研究では年輪幅の気候応答と合わせて，肥大成長に及ぼす生理生態学的プロセスを検討するため，形成層活動期間を知ingことを目的とした。木部形成の初期段階における分裂の有無を確認するため，打ち抜き法で形成層を観察した。成長率や成長休止を確認するために分裂開始を確認した後の段階においてマーキング法を用いて観察した。

### 3.2 調査地

調査地は岐阜大学流域圏科学研究センター高山試験地である。岐阜県高山市の北緯 36 度 8 分，東経 137 度 26 分の乗鞍岳の山腹標高 1420m の地点である (Fig. 3.1)。林冠層はダケカンバ，シラカンバ (*Betula platyphylla*)，ミズナラ，ブナなどが優占し，林床はクマイザサ (*Sasa veitchii*) に覆われている。調査地はフラックス観測ネットワーク (FLUXNET) におけるアジア地域フラックス観測 (AsiaFlux) 研究サイトの 1 つであり，国際長期生態学研究ネットワーク (ILTER) における日本長期生態学研究ネットワーク (JaLTER) のサイトでもある TKY サイトに隣接しており，TKY サイトでは，長期的な (10 年以上) 微気象，葉のフェノロジーおよび炭素循環などを観測している (e.g. Saigusa et al. 2008; Muraoka

and Koizumi 2009; Ohtsuka et al. 2009; Saitoh et al. 2012)。調査地の暖かさ指数[WI, Kira (1949)]は 54.9 である。なお、暖かさ指数は、温度上昇率  $0.568^{\circ}\text{C} / 100 \text{ m}$ (上野ら 2013)として高山気象台との高度差によって算出した。吉良(1949年)によるブナ分布域の WI(45–85)、および星野(1998)によるミズナラ分布域の WI(40–80)の分布のほぼ中央にある。ダケカンバは本調査地に近い乗鞍岳東斜面において 1600–2500m の標高帯に優占している(Takahashi et al. 2003)。当生育地のダケカンバは分布下限に位置する。

### 3.3 方法

成長の初期段階において打ち抜き法で形成層の分裂を確認した。その後の段階ではマーキング法を用いた。ダケカンバ(散孔材, 平均 DBH : 23.3cm), ブナ(散孔材, 平均 DBH : 31.0cm), ミズナラ(環孔材, 平均 DBH : 25.9cm)を対象に、各種ごとに 3 本ずつの林冠が優勢な個体を選んだ。2014 年 6 月 10 日から 2015 年 10 月 1 日までの間に冬季を除いて、肥大成長のフェノロジーの観察を行った。

#### 打ち抜き法

約 2 週間に 1 回、供試木の胸高部(1.3m)付近で、カッターナイフとノミを用いて師部、形成層および木部を含むブロックサンプル  $T \times L = 15\text{mm} \times 15\text{mm}$  を採取した。採取を行った期間は、2015 年 3 月 31 日～5 月 11 日である。傷害の影響を避けるため、採取部位は円周方向に 3cm 以上の間隔をあげ、軸方向で重ならないよう注意した。採取した試料は、直ちに 3%グルタルアルデヒド溶液で固定した。持ち帰った試料は、冷蔵庫で保管した。試料を樹皮、形成層帯および前年木部が含まれる小ブロックにトリミングし( $3 \times 3 \times 3\text{mm}$  程度), 50%エタノールに浸漬させ保存した。この時、

残りの試料は予備用に、そのままの大きさを 50% エタノールに浸漬させ別容器に保存した。その後、エポキシ樹脂包埋を行った (Kudo et al. 2015)。小ブロックは 70%, 90%, 100%, 100%, 100% エタノールで各 1 時間脱水した。次に 100% プロピレンオキシド (PO) で 20 分間置換した。PO 置換は 4 回繰り返した。PO 置換した小ブロックを PO:エポキシ樹脂 (Quetol651:NSA:MNA:DMP-30 = 21.4ml : 3.35ml : 25.2ml : 1ml) = 1 : 1 の溶液に浸漬させ、1 時間振とうし、樹脂をなじませた。その後、エポキシ樹脂 100% に浸漬させ、24 時間振とうした。1 日後、小ブロックをシリコン製の型枠に木口面が真横を向くよう設置し、上からエポキシ樹脂を流し込み、60°C に設定したオーブンに入れ、24 時間硬化させた。

包埋した試料はタングステン鋼ナイフ (LEICA TC-65) を装着したロータリーマイクロトーム (RM2265; Leica, Germany) で切削し、2 ~ 3  $\mu\text{m}$  の木口面切片を作成した。切片はスライドガラスにのせ、熱湯をかけ伸展した後、トルイジンブルー溶液で 3 秒間染色し、蒸留水で即座に洗浄した。その後切片に付着した水分を蒸発させ、ビオライトを滴下し、カバーガラスをかけ封入して、永久プレパラートを作成した。

作製したプレパラートの観察には、光学顕微鏡 (BX53; Olympus, Japan) を用いた。試料採取時の形成層細胞の活動を確認した。形成層帯において分裂による薄壁な接線壁新生面が確認された時点を形成層活動開始期とした (涌井 2010, 工藤 2010, 和田 2011)。

#### マーキング法

供試木の胸高部に NT カッターナイフを用いて、形成層に達する程度に木部に傷をつけた。約 2 週間に 1 回、反時計回りに行い、傷と傷の間隔は約 3cm とした。ナイフマーキング期間は 2014 年 6 月 10 日 ~ 2015 年 10 月 1 日で、冬季はナイフマーキングを行わ



なかった。年輪を形成した後，マーキングした箇所を含めたブロック試料を2014年と2015年の10月にそれぞれ1個体を採取した。2014年試料採取の対象木は *B.e.No.1*, *F.c.No.1*, *Q.c.No.1* である。2015年試料採取の対象木は *B.e.No.2*, *F.c.No.2*, *Q.c.No.2* である。採取には内径20mmの皮加工用ポンチを用いた。採取した試料はビニール袋に入れ，冷蔵庫で保管した。ブロック試料は傷の大きさ等を考慮に入れながら，カミソリを用いて約8mm×5mm×5mm程度にトリミングし，その後，接着剤で台木に固定した。台木に固定した試料をスライディングマイクロームに設置し，15～25 μm厚の木口面切片を作成した。作成した切片は蒸留水に侵した。その後1%サフランin溶液(50%エタノール)で30分染色した後，濃度70%，90%エタノールで脱水，0.1%ファストグリーン溶液(100%エタノール)で30秒間染色を施し，濃度100%エタノールで再脱水し，キシレンをなじませ，ビオライトで封入し，永久プレパラートを作成した。

作成したプレパラートを偏光アタッチメント付き光学顕微鏡(BX53; Olympus, Japan)下で観察した。顕微鏡写真の撮影には顕微鏡用デジタルカメラ(OLYMPUS DP72)と写真撮影ソフト(OLYMPUS DP2-BSW)を用いた。

傷付け時の形成層の位置は，木部細胞放射列の数が急激に増加した点として特定した(Kuroda 1986; Fig. 3.3c1)。放射方向における肥大成長率は，傷害から充分離れた部位における，前年との年輪境界から傷の位置(RWi)までの距離と当年年輪幅(RW)との比によって計算した(Fig. 3.3c)。

分裂休止は2種類があり，完成した年輪の外側に傷に触発されて形成された追加木部(additional xylem)が発生したものを，1)追加木部ありの分裂休止と定義した(Seo et al. 2007; Fig.3.2d)；追加

木部が発生していないものを完全な休眠状態を示す，2)形成層活動の休止と定義した (Fig. 3.2e)。

葉のフェノロジー観察は木部組織サンプルを収集するときにカメラ(FinePix S100FS; FUJIFILM, 東京)を用いて撮影し，画像によって明らかにした。葉のフェノロジーは，既往研究の定義により下記のように分けた(e.g. 藤本 2007; González-González et al. 2013; Kudo et al. 2015): 1)冬芽 (Fig 3.3 a); 2)開芽：芽が開ききってはいないが，部分的に緑色が見える状態；3)展葉：小さい葉が見える状態 (Fig 3.3 b)。

### 3.4 結果および考察

木部形成の初期段階では，打ち抜き法により各樹種につき3個体において形成層細胞の分裂を確認した。マーキング法において，2014，2015年各樹種1本を対象に樹幹よりブロックを採取した。一部の試料では傷害の影響が広すぎて切片に収まらなかったため，形成層の正確な位置を特定できなかった。また，採取したブロックには前年の年輪境界が含まれていないことがあった。そのようなサンプルは，以降の分析から除外した。2014年10月に採取した *B.e.No.1*, *F.c.No.1*, *Q.c.No.1* から2014年の肥大成長フェノロジーを得られ，2015年に採取した *B.e.No.2*, *F.c.No.2*, *Q.c.No.2* から2015年の肥大成長フェノロジーを得られた。*Q.c.No.2*からは2014と2015の2年間の肥大成長フェノロジーを得られた(Fig. 3.4)。*B.e.No.2*, *F.c.No.2* から2014年のフェノロジーを得ることはできなかった。

分裂の開始について，Fig. 3.4において白い矢印で示した，2015年4月27日にすべてミズナラの個体において形成層細胞の分裂開始が観察された。一方，ダケカンバとブナのすべての個体では

分裂開始前であった。その時、全ての種で開芽は観察されなかった。5月11日にミズナラでは分裂中の形成層細胞および拡大していた道管要素が観察された。ダケカンバおよびブナでは形成層細胞の分裂開始が観察された。同時に3種において展葉が観察された(Fig. 3.4の黒い三角形で示した)。ミズナラの形成層細胞の分裂の開始は他の種より約2週間早く、展葉の確認は3樹種において差がなかった。

肥大成長の終了期について、追加木部の発生を確認する段階(Fig. 3.2d)と追加木部は発生せず、形成層の活動休止の確認(Fig. 3.2e)いずれか観察されたときに肥大成長の停止とし、Fig. 3.4の黒い矢印で示した。ダケカンバでは、2014年には8月6日に追加木部が観測された、2015年には8月27日に形成層の分裂休止が観測された。ブナでは、2014年には9月8日に追加木部が観察され、2015年には9月10日に形成層の活動休止が観察された。ミズナラでは、2014年には9月8日、2015年には9月10日に追加木部が観察された。2年間において、個体は異なっても同じ種の肥大成長の停止が同じ月で観察された。ダケカンバの肥大成長の停止は他の2樹種より2~4週間早く発生した。すべての種において、追加木部ありの分裂休止(Fig. 3.2d)は形成層の分裂休止(Fig. 3.2e)の2週後で観察されたか、または追加木部が観察されずに形成層の分裂休止が観察された。したがって、傷害によって追加木部が形成可能な期間は2週間以内であった。

木部形成と葉の展開の初期段階では、環孔材のミズナラの形成層細胞分裂の開始は、散孔材のダケカンバとブナよりも約2週間早く、そのとき3樹種は開芽の前であった(Fig. 3.4)。2週間後、3樹種の展葉が同時に観察された。ダケカンバとブナの形成層細胞分裂の開始は、展葉と同じタイミングで観察された。したがって、

同じ成長環境であっても、環孔材のミズナラの形成層細胞分裂の開始は散孔材のダケカンバとブナと異なって、展葉前に生じていることが確認された。同様に環孔材のコナラ (*Q. serrata*) では芽が開く前に形成層の細胞分裂が観察され、展葉した時には孔圏道管の二次壁の堆積が観察された (Kudo et al. 2015)。落葉性の環孔材樹種において芽が開く前に孔圏道管が形成されたことが報告された (Suzuki et al. 1996; Takahashi et al. 2013; Guada et al. 2019)。一方、散孔材樹種では最初の道管形成は展葉後に観察された (Suzuki et al. 1996, Takahashi et al. 2013)。Kitin and Funada(2016) は環孔材樹種が春先に新しい葉や芽に樹液を供給するために、道管を優先に形成するという仮説を提案した。環孔材樹種と散孔材樹種のフェノロジー初期における木部形成や展葉のタイミングに関して、本研究の環孔材であるミズナラと散孔材であるブナ、ダケカンバにおける観察結果は既往の研究と一致した。

ダケカンバの肥大成長の停止については、それぞれ異なる個体について、両年において他の種よりも約 1 ヶ月早く観察された (Fig. 3.4)。ダケカンバの肥大成長の停止はブナおよびミズナラ早いことを示した。それはダケカンバ特有な樹種特性と考えられる。

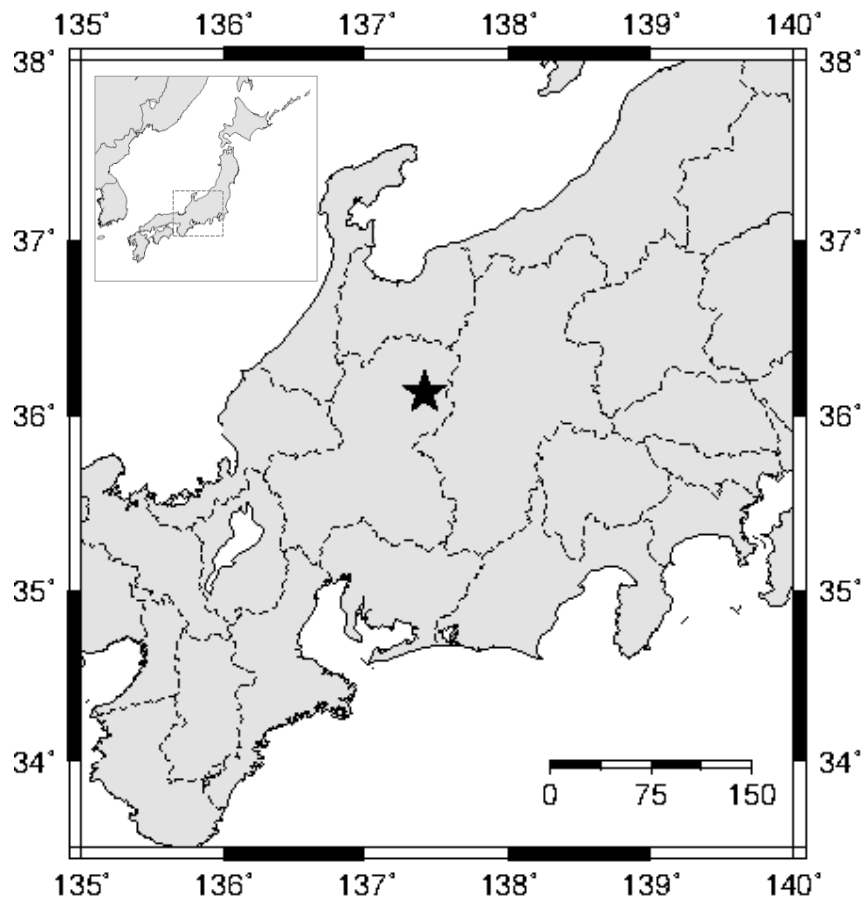


Fig. 3.1 Map showing the study site.

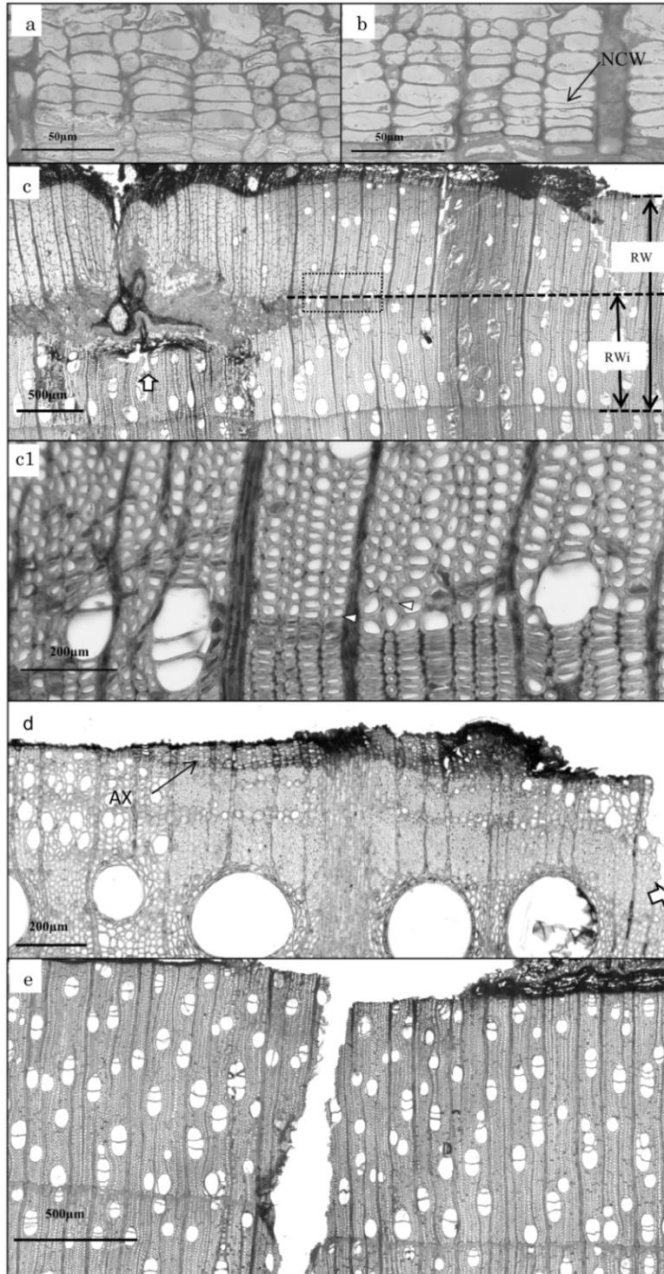


Fig. 3.2 The transverse images show stages of wood formation phenology. a) No new thin cell walls (NCW) are visible, indicating that the cambium is in a dormant stage (*B. ermanii* on April 27). b) NCW formed in cambial cells (arrow), indicating the beginning of cambial cell division (*B. ermanii* on May 11). The proportional radial cumulative growth for each wounding date was calculated by the wounding position (Rwi) on complete one ring width (RW). c) A wound tissue formed in *B. ermanii* wounded on July 9, 2014, and collected on November 17, 2014. The broken line shows the assumed site of cambium at the date of wounding. The thick arrow indicates the position of the cutter-knife wound. c1) Magnified image of the rectangle in c). Increase of radial cell files (triangles) is used as the mark of cambium at wounding (Kuroda 1986). d) A *Q. crispula* sample wounded on September 10, 2015, and collected on October 15, 2015. Additional xylem (AX) (Seo et al. 2006) was laid down onto the completed tree ring due to the wound. e) A *B. ermanii* sample wounded on August 27, 2015, and collected on October 15, 2015. There is only a crack at the wound site, indicating the cessation of cambium division.





Fig. 3.3 Leaf phenological stages. a) Winter buds were observed in *B. ermanii* on April 27, 2015. b) leaf expansion and appearance of small leaves were observed in *B. ermanii* on May 11, 2015.

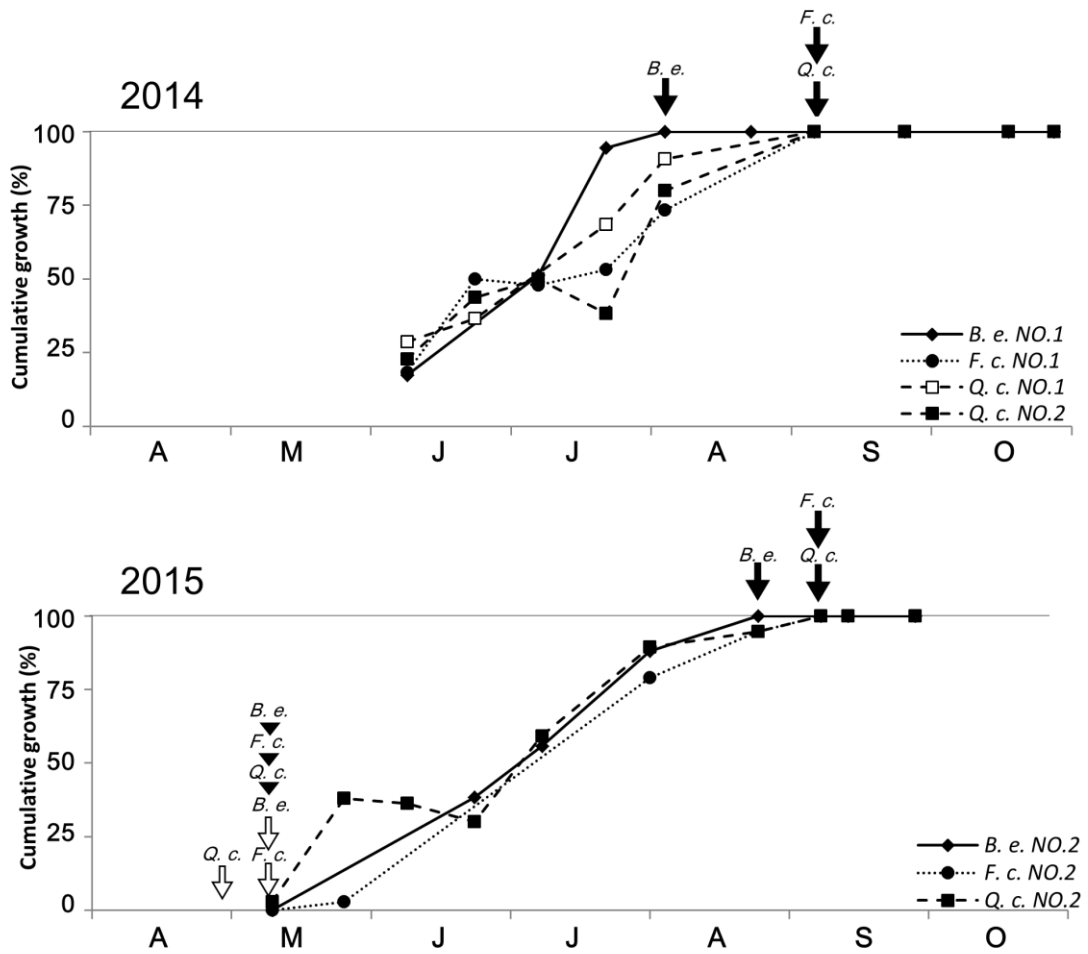


Fig. 3.4 The wood formation phenology. Cumulative proportional growth of xylem is measured by the wounding method.

Beginning of cell division (white arrow) was confirmed in the intact tissue samples from three trees in the early stage of xylem formation. The end of radial growth (black arrow) was confirmed at the particular trees by the wounding method (for details see Fig. 3.2). Leaf-expansion (black triangle) was visually observed in all the trees. *B. e.* indicates *B. ermanii*, *F. c.* indicates *F. crenata*, and *Q. c.* indicates *Q. crispula*.



## 第 4 章 高山における落葉広葉樹種の気候応答解析

### 4.1 はじめに

本章では高山試験地における同じ環境に生育するダケカンバ、ブナ、ミズナラに注目し、年輪年代学的手法を用いて、樹種ごとの肥大成長と気候要素との関係を明らかにする。その際に、移動平均した気象データを用いて、気候要因が肥大成長に影響を与える期間を明らかにする。気候要因と年輪幅との間に得られた有意な相関について第 3 章のフェノロジー観測によって得た知見と併せ、それぞれのフェノロジー過程における気候と肥大成長の関係について考察する。今後予測されている気温上昇を始めとする気候変動による樹種ごとの肥大成長への影響評価に資する。

### 4.2 調査地および方法

研究調査地は高山試験地である(第 3 章を参照)。

ダケカンバ、ブナ、ミズナラそれぞれ 30 本ずつを選木し、1 本につき 2 方向の年輪コアを採取した。軟 X 線デンシメトリー法を用いて年輪幅を測定した(第 2 章を参照)。ミズナラにおいては軟 X 線写真がぼやけた個体が多数であったため、ステージ式の年輪幅測定器(Velmex 社製 Tree-Ring System, 精度 0.01mm)を用いて実体顕微鏡下で年輪幅を測定した。

それぞれで得られた年輪幅の実測値についてクロスデイティングを行った(第 2 章を参照)。各樹種の年輪幅クロノロジーを得るために、32 年のスプライン関数を用いて標準化を行った。前年以前の成長の影響である自己相関を取り除くために自己回帰モデリングにより残差時系列を得た(Cook 1985)。Tukey's biweight robust mean 法(Mosteller and Tukey 1977)により平均し、3 樹種の

年輪幅残差クロノロジーを作成した。1年間隔で31年の移動ウィンドウのEPSを計算することにより、クロノロジーを信頼できる期間を特定した。以上の解析は、統計ソフトR (version 3.3.3; R Development Core Team) 環境でdlpRプログラム(Andrew 2008)を用いて行った。

気象データは気象庁HP(<http://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsd1/index.php>)の高山気象観測点より1961年から2013年までの日別の最高気温、最低気温、平均気温、降水量、日照時間をそれぞれダウンロードした。高山気象観測点は調査地から15 kmに位置する。年輪幅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、林木育種センター九州育種場武津英太郎主任研究員が開発したスクリプトを統計ソフト「R」上にて実行し、以下を算出した。前年の5月16日から今年の11月15日までを対象として、日別気象観測値の31日間の平均値を1日間隔でずらしながら算出し、年輪幅クロノロジーとの間について単相関係数を得た。

#### 4.3 結果および考察

##### 4.3.1 クロノロジー

3樹種の年輪幅残差クロノロジーを作成した(Fig. 4.1)。EPSが0.85以上となる区間はダケカンバでは56年間、ブナでは104年間、ミズナラでは80年間であった(Table 4.1, Fig. 4.1)。ダケカンバ、ブナおよびミズナラにおける個体間平均相関係数はそれぞれ0.32、0.40および0.34であった。3樹種のクロノロジーに共通してEPSが0.85を超える期間は1957年から2013年であった。高山気象観測点における日気象データは1961年からであったため、前年の気象データとクロノロジーとの解析を行うため、気候応答の解析期間は1962年から2013年までとした。

#### 4.3.2 年輪幅と気候要素の関係

移動平均した気象データと年輪幅クロノロジーの間の単相関解析結果は Figs.4.2-4 に示す。年輪幅との有意な相関 ( $p < 0.05$ ) が認められた期間を Fig. 4.5 にバーで示した。有意な相関を示した期間と肥大成長のフェノロジーのステージの違いによって、以下の期間に分けて結果を述べる (Fig. 4.5)。

前年の形成層の活動期において、最高気温 (6月 19日 - 7月 21日)、平均気温 (6月 18日 - 7月 19日)、最低気温 (6月 17日 - 7月 19日) とミズナラの年輪幅との間に正の相関が認められた。ダケカンバとブナでは、年輪幅と気象データとの間には有意な相関が認められなかった。

前年の肥大成長の終了の直後 (8月 12日 - 9月 11日) において、日照時間とダケカンバの年輪幅との間に正の相関が認められた。

前年の肥大成長の終了後において、すべての樹種の年輪幅と最低気温 (ダケカンバ : 10月 9日 - 11月 10日 ; ブナ : 9月 14日 - 11月 13日 , ミズナラ : 9月 30日 - 11月 6日) および平均気温 (ダケカンバ : 10月 8日 - 11月 18日 ; ブナ : 10月 8日 - 11月 11日 ; ミズナラ : 9月 20日 - 11月 6日) との負の相関が認められた。さらに、ブナ、ミズナラの年輪幅と降水量 (ブナ : 8月 20日 - 11月 13日 ; ミズナラ : 10月 4日 - 11月 11日) との間に負の相関が認められた。

形成層細胞の分裂の直前において、当年3月の初めから4月末までの期間において、年輪幅と降水量 (ブナ : 3月 1日 - 4月 30日 ; ミズナラ : 2月 29日 - 5月 4日) との間に正の相関が認められた。年輪幅と平均気温 (ブナ : 3月 16日 - 4月 20日 ; ミズナラ : 3月 26日 - 5月 26日) との間に正の相関が認められた。

当年の形成層の活動中において、ダケカンバの年輪幅と4月29日－6月12日と7月28日－9月14日の降水量との間に正の相関が認められた。同時に、年輪幅と最高気温(7月22日－9月4日)および日照時間(7月15日－9月4日)との間に負の相関が認められた。ブナでは、気候要素との有意な相関は認められなかった。ミズナラでは、降水量(7月3日～8月12日)との正の相関が認められた。また、肥大成長の終了時期に日照時間(8月18日－9月21日)との間に正の相関が認められた(Fig. 4.5)。

気候応答解析の結果において、前年の肥大成長の期間中、気温とミズナラの年輪幅との間に正の相関が認められた。この期間中、葉はまだ緑であった(Fig. 4.5)。これらは、前年の成長期間中の気温がミズナラの次の年の年輪幅に影響を与えることを示す。国後島に生育するミズナラの年輪幅と当年と前年夏の最高気温との間に本研究と同様の正の相関が報告された(Jacoby et al. 2004)。落葉針葉樹種カラマツ(*Larix gmelinii*)を対象とした $^{13}\text{CO}_2$ ラベリング実験の結果では、次の年の早材に前年夏および秋の光合成同化物が使われたことが明らかにされた(Kagawa et al. 2006)。本研究の結果と併せて、前年の気温が前年の着葉の期間において、光合成に影響し、翌年の肥大成長に使用される光合成の生産量が変動した結果、年輪幅の変動に影響を与えたと考えられる。

肥大成長の終了直後に日照時間とダケカンバの年輪幅との間に正の相関が認められた(Fig. 4.5)。この期間中、葉はまだ緑であった(Fig. 4.5)。したがって、前年の肥大成長の終了後の日照時間が年輪幅に影響を与えることが示される。日照時間は光合成生産に影響を与え、生産した光合成産物の量の変動は翌年の肥大成長の変動に影響を与えたと考えられる。同様に前年の夏から秋の間の平均気温、降水量とダケカンバの年輪幅との間に有意の正の相

関があると報告されている (e.g. Wang et al. 2013; Deck et al. 2017)。これらの報告では気温や降水量が年輪幅の変動に及ぼすプロセスについての考察ができなかった。本研究では、年輪幅と気候要素との相関および木部や葉のフェノロジーの観測結果を併せることで、前年肥大成長の終了後の着葉期間における日照時間が光合成量に影響し、結果として年輪幅が変動する可能性を初めて示唆した。

肥大成長の終了後について、すべての樹種において、9月下旬から11月上旬までの最低気温、平均気温と年輪幅との間に負の相関が認められた。この期間は葉が黄葉し始め落葉に至るまで期間であった (Nagai et al. 2013, Fig. 4.5)(以下、黄葉の期間)。つまり、肥大成長の終了後かつ黄葉の期間の最低、平均気温が次の年の年輪幅に抑制的な影響を与え得ると言える。本調査地に隣接するTKYサイトでのダケカンバとミズナラの葉の暗呼吸と光合成速度の観察によると、光飽和光合成速度 ( $A_{max}$ )、最大カルボキシル化速度 ( $V_{cmax}$ ) および電子輸送速度 ( $J_{max}$ ) が黄葉期間において減少していたが、暗呼吸は夏から秋にかけて一定であった (Noda et al. 2015)。隣接するサイトでの別の研究では、 $18^{\circ}\text{C}$  より低い積算気温が落葉のタイミングに影響を与えたことが示された (Nagai et al. 2013)。これら既往の結果と本研究の結果をあわせると、高い最低気温、平均気温は黄葉の期間を延長し、呼吸速度を加速し、翌年の肥大成長に使用される光合成産物を消費することによって翌年年輪幅成長に負の影響を与え得ると考えられる。第2章では、気温条件が高山 (WI: 54.9) と近い八甲田 2 (WI: 53.5) および八幡台 1 (WI: 55.7) に生育するブナの年輪幅では前年の10月または11月の平均気温と同様の負の相関が認められた。したがって、日本

の冷温帯林では落葉樹種において同様のプロセスを経て秋の気温が翌年の肥大成長に負の影響を与えている可能性がある。

肥大成長の開始直前に平均気温および降水量とブナおよびミズナラの年輪幅との間にそれぞれ正の相関が認められた。この期間は展葉および形成層活動再開の直前でもある (Fig. 4.5)。この結果は、展葉前および形成層の分裂直前の気温と降水量が年輪幅の変動に影響を与えることを示す。気温と降水量が展葉および形成層活動の両方に与える影響について議論した。2004年から2011年までの間に樹冠を優占する樹種(主にミズナラとダケカンバ)の展葉開始は5月18日(DOY: 138.75日)に観察され、標準偏差は3.41日であった(Nagai et al. 2013; Fig. 4.5)。同じ報告では2°Cを超える積算平均気温が展葉開始に影響を与えたことが示された(Nagai et al. 2013)。高い気温が早い展葉を促し、それによって着葉期間を延長させる可能性がある(Vitasse et al. 2009)。Muraoka et al. (2010)の報告では、高山サイトの森林キャノピーにおける最大カルボキシル化速度( $V_{cmax}$ )および葉面積指数(LAI)と総一次生産(GPP)の関係について調べ、展葉し始まる期間における $V_{cmax}$ の変動はGPPに影響を与えることが明らかになった。本研究の結果と既往の報告を合わせると、高い温度が光合成生産量(GPP)を規定する葉のフェノロジーに影響し、その結果、肥大成長に促進的な影響を与えられられる。形成層活動については、広葉樹種の樹幹に局所加熱を行った既往研究により、形成層の分裂の開始が温度によって制御されることが示された(Begum et al. 2007; Kudo et al. 2014)。Begum et al.(2008)は自然環境で日最高気温が15°Cを超えた8-10日経過後、ハイブリッドポプラ(*Populus sieboldii*×*P. grandidentata*)の樹幹の形成層活動が再開したことを報告した。形成層活動の再開のタイミングは、最高気温の閾値を

超える日数の合計(つまり, 積算温度)によるものと予想される (Begum et al. 2018)。これらの報告は, 温度が形成層の分裂に直接影響し, 肥大成長の期間を延長させる可能性を示唆する。したがって, この期間中の高い気温は, 葉と木部の形成の開始を誘発し, 肥大成長の期間と光合成活動期間のどちらか一方または両方を延長させる可能性がある。

3月と4月の降水量とブナ, ミズナラの年輪幅との間の正の相関関係については, 3月と4月に高山サイトにおいて土壌水分量のピークが観察されたため, 水ストレスによる原因ではないと言える (Fig. 4.5)。本サイトでは3月から4月は雪解け期間であった (Noh et al. 2017)。同様の応答として, 日本の比較的寒い生育地 (WI 53.5–60.9) に生育するブナにおいて, 当年の成長期の直前の3月または4月の降水量と正の相関が認められた (第2章参照)。一方で比較的暖かい生育地ではブナの年輪幅と春の降水量との間に正の相関がなかった (第2章参照)。これらの結果は, ブナとミズナラの肥大成長に融雪期の降水量の影響が重要であることを示唆する。

当年成長期について, ダケカンバの年輪幅と当年成長期の初期および後期の降水量との間に正の相関が, 当年の成長期の後期の最高温度と日照時間と年輪幅との間に負の相関が認められた (Fig. 4.5)。ブナの年輪幅と気候要素との間には有意な相関が認められなかった。ミズナラの年輪幅と7月から8月上旬の降水量との間に正の相関が認められた。その時期は日本における雨季でもあった。また, ミズナラの年輪幅と8月中旬から9月中旬までの期間の日照時間との間に正の相関が認められた。当年成長期において, 同じ生育環境であっても, 樹種によって年輪幅と気候要素との間に異なる応答関係が認められた。ダケカンバにおいて有意な



相関を示した 8 月の最高気温，日照時間および降水量は乾燥を示す要因であるため，水ストレスが年輪幅の成長を制限することを示唆する。また，8 月は肥大成長が終了する月でもあったため，乾燥要因が形成層細胞分裂の休止のタイミングに影響を及ぼす可能性が考えられる。ブナでは当年成長期において，制限する気候要因はなかった。ミズナラでは雨季の降水が年輪幅に促進的影響を与える。肥大成長の終了前後の日照時間は肥大成長終了のタイミングに影響を与え，年輪幅に促進的影響を与える可能性がある。

ダケカンバに関する既往の研究では，比較的分布上限の生育地において年輪幅と夏季の気温との間に正の相関関係があることが報告された (Takahashi et al. 2005; Wang et al. 2013; Deck et al. 2017)。一方，乗鞍岳の東斜面の分布下限(本研究より 180 m 高い)に生育するダケカンバの年輪幅は 8 月の降水量と正の相関を示し，8 月の温度と負の相関を示した (Takahashi et al. 2003)。本研究の結果は，ダケカンバの分布下限の既往研究と同じ結果を示した。したがって，水ストレスは分布の下限に生育するダケカンバの肥大成長を制限し，肥大成長の終了するタイミングにも影響を与えると考えられる。ブナについて，高山での気候要素との相関と第 2 章の他の地点での相関と比べたところ，八甲田 1, 2 では同様に前年秋の平均気温との負の相関が，西駒では同様に春の気温との正の相関が，八甲田 2，八幡平 1，西駒では同様に春の降水量との正の相関が認められた。同様の相関が認められた生育地は比較的寒冷であるため，寒冷な生育地では同様の気候要素に制限されていると考えられる。ミズナラについて，国後島のミズナラの年輪幅は夏の最高気温と正の相関を示したが (Jacoby et al. 2004)，本研究は異なる応答を示した。しかし，ミズナラに関してほかの



生育地における年輪年代学的の研究がなかったため、生育地間における応答関係の共通性は不明である。高山での結果と既往の報告により、これらの種の夏の降水量に対する反応が異なることが明らかになった。P-V 曲線に基づいた葉の耐乾性についての報告では、ダケカンバは弱い、ブナは中間、ミズナラは強いと分類された(丸山 1996)。高山試験地に生育するダケカンバの分布は下限であり、年輪幅と降水量との正の有意な相関は、葉の耐乾性が低いことに起因すると考えられる。しかし、ミズナラも夏の降水量との正の相関を示したため、これらの結果から、葉の耐乾性の違いが肥大成長を制限する原因とは言い切れない。ダケカンバとブナは両方とも散孔材樹種であるにもかかわらず、降水に対する応答に明らかな違いを示したため、道管の配列(環孔材、散孔材樹種)の違いに起因するとも言えない。当年成長期における夏の降水量に対する反応の違いの原因はまだ不明である。水ストレスによるこれらの種の間での反応の違いの原因について、光合成や肥大成長に及ぼす影響に関するほかの生態生理学的研究を検討する必要があると考えられる。

本章では、日本の冷温帯の高山試験地に生育する3つの落葉広葉樹種の年輪幅の気候応答解析を行った。前年における肥大成長が終了し、黄葉となっている時期には3樹種に共通して年輪幅と平均、最低気温との間に負の相関が認められた。したがって、気温が呼吸速度および落葉期間に影響を及ぼし、前年の同化産物の持ち越し量を変動した結果、次の年の肥大成長量が変化したことが初めて示唆された。前年の形成層の活動期、前年肥大成長の終了の直後、形成層細胞の分裂の直前、当年形成層の活動中の4つの段階では樹種に共通する気候要素との相関が認められなかった。黄葉期を除き気候要素に対する肥大成長の応答は樹種によっ

て大きく異なることが明らかとなった。本研究は気象データの経時的移動相関を利用して、年輪幅と気候の関係を計算した。さらに、肥大成長フェノロジーを観察し、現地の葉のフェノロジーを統合したことで、各フェノロジー段階における気候と年輪幅の関係を明らかにした。既往研究より生物学的な視点を考察することができた。

Table 4.1 Basic statistics for the residual chronologies of tree-ring width.

	Number of trees (cores) in chronologies	Mean DBH (range) (cm)	Period of chronology	Analyzed period of climate response	Mean correlation between trees*	Mean sensitivity*	Standard deviation*
<i>Betula ermanii</i>	27 (46)	21 (15.5–32.0)	1957–2013	1961–2013	0.32	0.20	0.20
<i>Fagus crenata</i>	19 (38)	28.2 (14.8–47.3)	1909–2013	1961–2013	0.40	0.12	0.19
<i>Quercus crispula</i>	26 (47)	26.5 (19.0–37.7)	1933–2013	1961–2013	0.34	0.13	0.16

\* Calculated for the common period (1961–2013) that corresponded with analysis on climate responses.

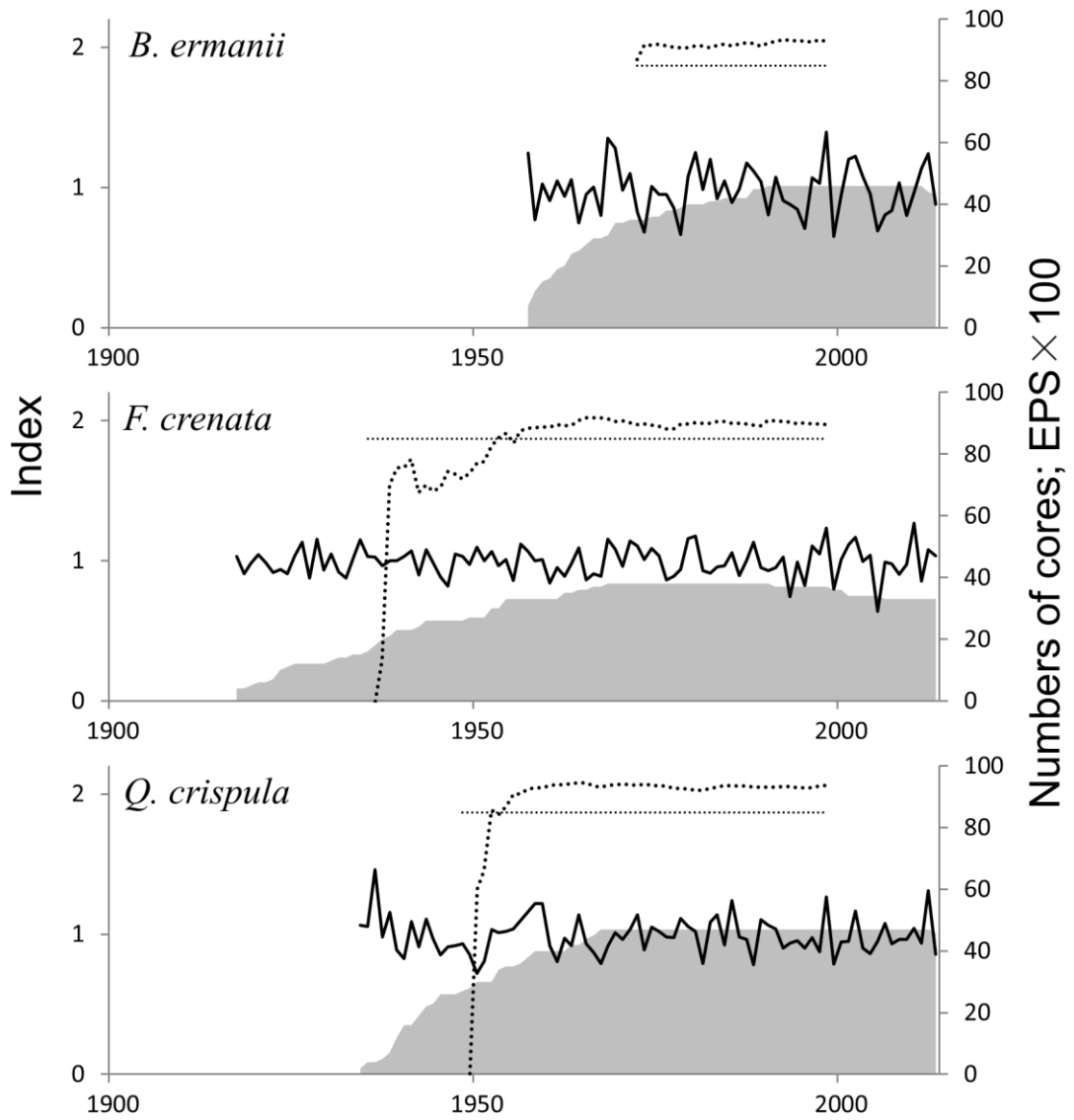


Fig. 4.1 The residual tree-ring width chronologies.

Shaded areas show the number of trees in chronologies; thick dotted lines indicate EPS for the residual chronologies (the central value of the 31-year running windows). Thin dotted horizontal lines at  $EPS = 0.85$  represent the reliability threshold presented by Wigley et al. (1984).

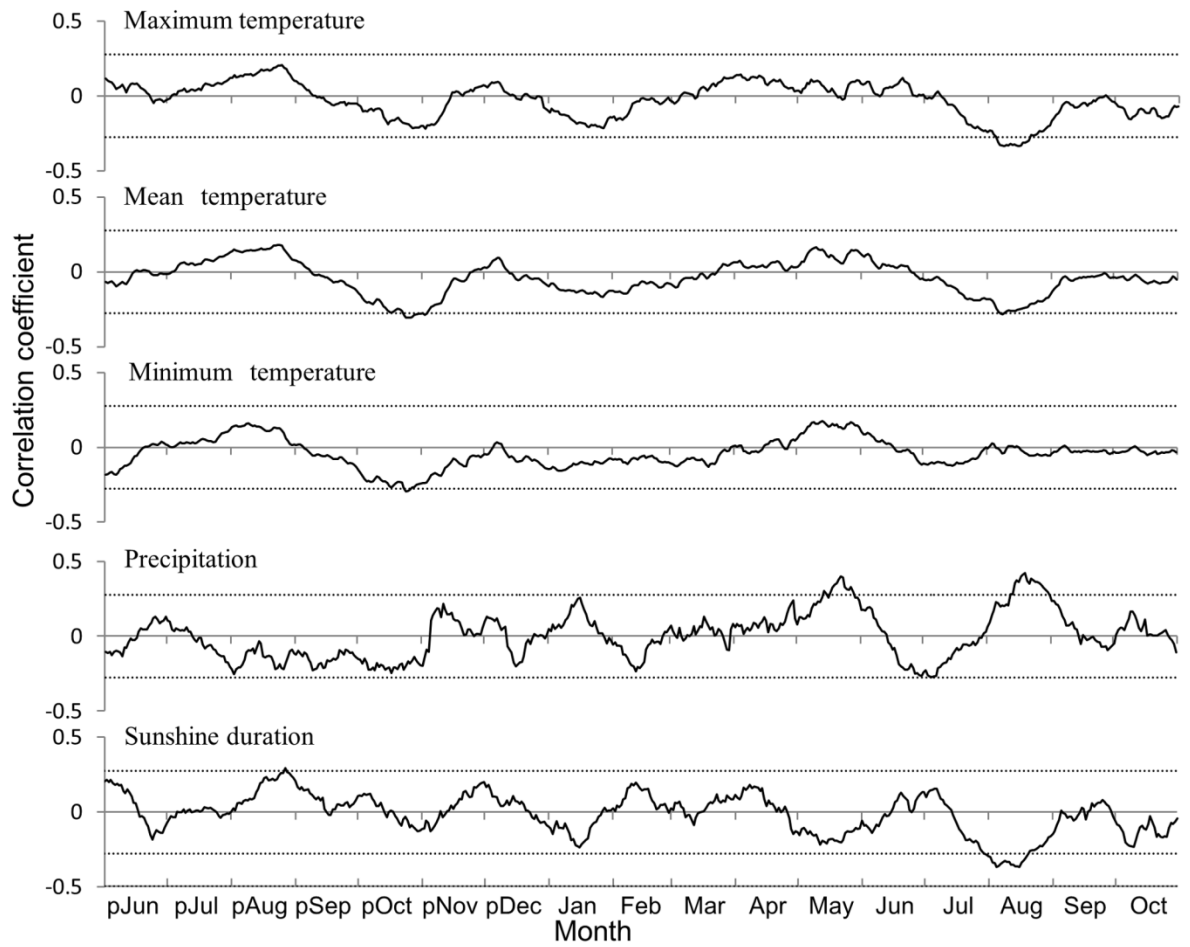


Fig. 4.2 The climate responses of *B. ermanii* tree ring width.

The correlations between the residual chronology and 31-day moving average of maximum temperature, mean temperature, minimum temperature, precipitation and sunshine duration at 1-day intervals. Each value indicates the central day of the 31-day interval. The dotted lines represent the level of statistical significance ( $p = 0.05$ ).

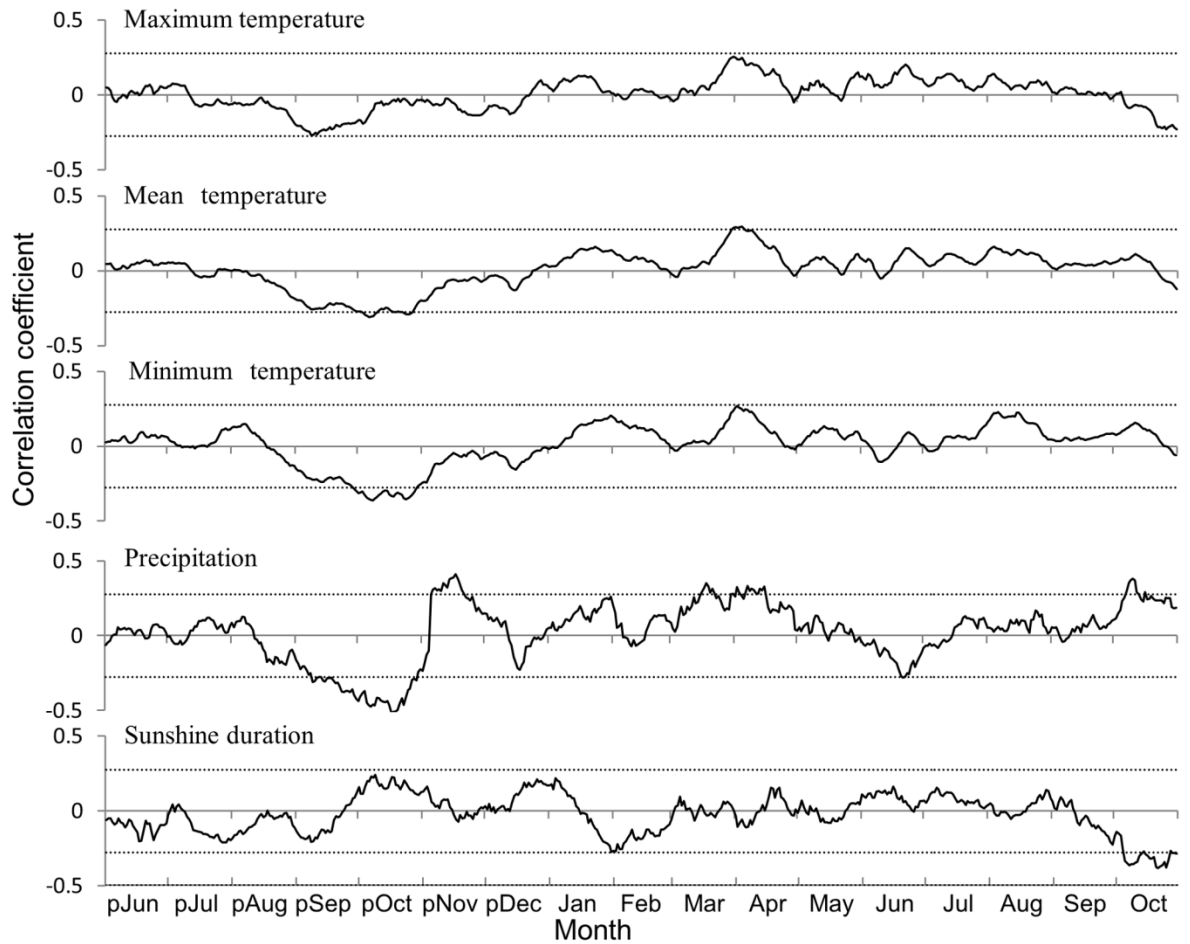


Fig. 4.3 The climate responses of *F. crenata* tree ring width.

The correlations between the residual chronology and 31-day moving average of maximum temperature, mean temperature, minimum temperature, precipitation and sunshine duration at 1-day intervals. Each value indicates the central day of the 31-day interval. The dotted lines represent the level of statistical significance ( $p = 0.05$ ).

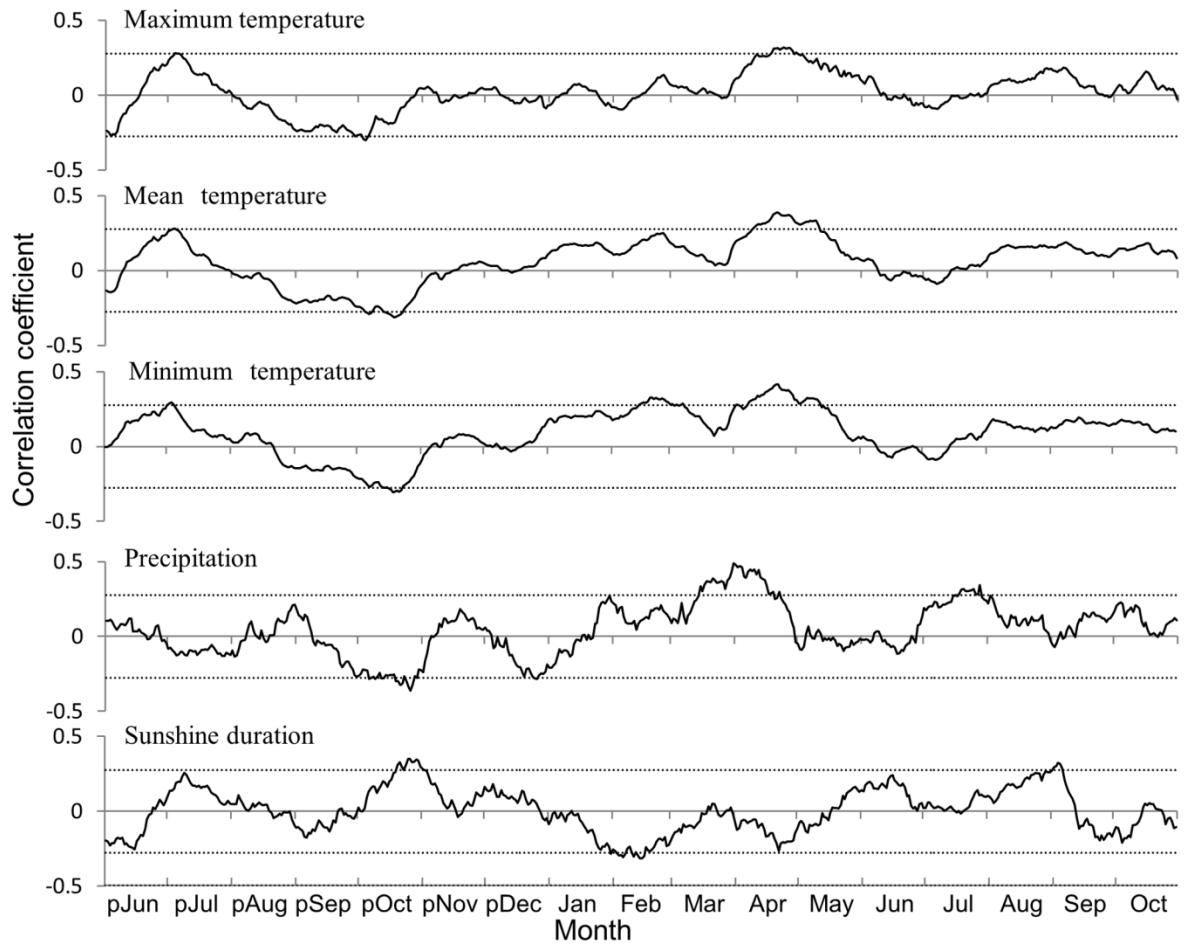


Fig. 4.4 The climate responses of *Q. crispula* tree ring width.

The correlations between the residual chronology and 31-day moving average of maximum temperature, mean temperature, minimum temperature, precipitation and sunshine duration at one-day intervals. Each value indicates the central day of the 31-day interval. The dotted lines represent the level of statistical significance ( $p = 0.05$ ).

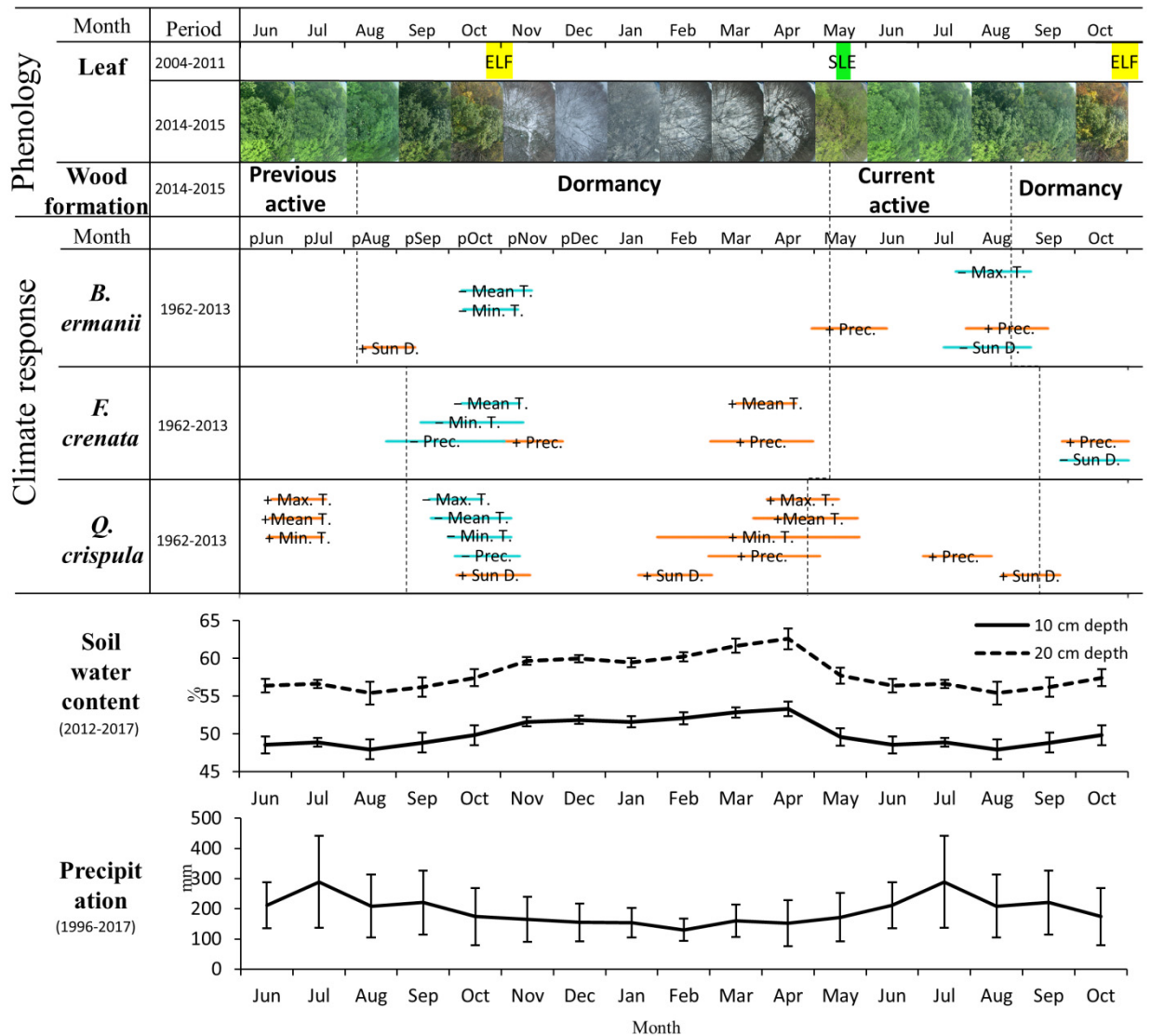


Fig. 4.5 The seasonal changes in the phenology of both leaves and xylem, and in the climate responses and moisture conditions at the study site in central Japan. The wood formation data were from observations of the 2014–2015 growing season (see Fig. 3.3). The climate response indicated the period of significant correlation between residual chronology and moving average climate variables (see Figs. 4.2–4). The timing of the start of leaf expansion (SLE) and end of leaf-fall (ELF) during 2004–2011 are from Nagai et al. (2013). Leaf phenology photos were taken at the TKY site at midday of each month over 2014–2015 and provided by the Phenological Eyes Network (<http://www.pheno-eye.org>). The average monthly soil water content and precipitation were from local data at the Takayama field station of the River Basin Research Center, Gifu University (<http://www.green.gifu-u.ac.jp/takayama/>).



## 第 5 章 結論

本研究では日本の冷温帯に分布する主要な広葉樹種の肥大成長を制限する気候要因をあきらかにすることを目的として行った。

第 2 章では年輪年代学的手法を用いて日本各地に生育するブナの肥大成長を制限する気候要素をあきらかにした。13 地点に生育するブナの年輪幅の地点を代表する時系列である年輪幅残差クロノロジーを構築した。クロノロジーが共通して存在する期間について生育地間の単相関分析および主成分分析を行い、生育地間の変動の類似性について検討した。クロノロジーと気候要素との間で単回帰分析および応答関数分析を行った。東北から北海道にかけての生育地間の一部の組み合わせでは共通する気候応答が認められたが、多くの生育地間に共通する気候応答ではなかった。その他の地域では高知、愛媛の組み合わせを除き、共通した気候応答が認められなかった。経時的移動相関により時間経過に伴う年輪幅と気候要素との相関関係の変化を解析したところ、多くの生育地では気候要素との有意な相関は時間経過に伴って変化することを明らかにした。

第 3 章では肥大成長の気候応答の生理学的プロセスの理解に役立てるために季節の移り変わりに伴う植物の状態の変化(フェノロジー)の把握を行った。本章は岐阜大学高山試験地に生育する冷温帯主要樹種のダケカンバ、ブナ、ミズナラを対象に肥大成長と葉のフェノロジーを 2 年間にわたりを観測した。肥大成長フェノロジーは打ち抜き法およびマーキング法の併用によって観察した。形成層活動の開始は環孔材であるミズナラでは散孔材樹種であるダケカンバ、ブナより 2 週間早く、4 月下旬に観察された。

休止についてダケカンバでは8月初期に確認され、ブナ、ミズナラより約1か月早かった。3樹種における肥大成長フェノロジーが明らかになった。

第4章では年輪年代学的手法を用いて岐阜大学高山試験地に生育するダケカンバ、ブナ、ミズナラの肥大成長を制限する気候要素を明らかにした。3樹種から30個体を選木し、それぞれの樹種の年輪幅クロノロジーを構築した。気候との関係は、31日間1日間隔の移動平均に変換された気象データとクロノロジーの間で単相関分析を行った。肥大成長のフェノロジーによって有意な相関を示した期間は前年の形成層の活動期、前年肥大成長の終了の直後、前年肥大成長終了後、形成層細胞の分裂の直前、当年形成層の活動中の5段階に分けられた。前年における肥大成長が終了し、黄葉となっている時期には3樹種に共通して年輪幅と平均、最低気温との間に負の相関が認められた。肥大成長のフェノロジーおよび葉のフェノロジーより、該当の時期では肥大成長が終了し、黄葉となっている時期であることが確認された。したがって、気温が呼吸速度および落葉期間に影響を及ぼし、前年から持ち越す同化産物の量が増加した結果、次の年の肥大成長量が増加したことが初めて示唆された。前年の形成層の活動期、前年肥大成長の終了の直後、形成層細胞の分裂の直前、当年形成層の活動中の4つの段階では樹種に共通する気候要素との相関が認められなかった。黄葉期以外の気候要素に対する肥大成長の応答は樹種によって大きく異なることが明らかとなった。

本研究では目的達成の手段として、主として年輪年代学的手法を用いたが、従来の一般的な方法に加えて、a) 気候要因と肥大成長との関係のメカニズムについて理解するために木部や葉のフェノロジーを導入した。b) 肥大成長と気候要素との関係の経

時的变化を確認するために、経時的移動相関を用いた。c) 気候要因が肥大成長に与える影響期間を明らかにするために、移動平均した気象データを用いて、年輪幅との統計解析を行った。

木部や葉のフェノロジーと年輪幅の気候応答解析結果の統合では、本研究は第3章で明らかにした肥大成長フェノロジーおよび現地観察された葉のフェノロジーに加えて、第4章で年輪幅の気候応答解析の結果と併せて、気候と年輪幅との応答する期間はフェノロジーによって、5段階に分けられた。それぞれの期間において肥大成長と気候との関係について考察ができた。その結果として、前年秋黄葉時期における3樹種共通の気温の負の影響について、呼吸により同化産物の消費が原因である可能性について初めて提案することができた。

気候応答の経時変化の検討では、本研究の第2章に経時的移動相関を用いて、年の経過に伴う気候応答の変化を明らかにした。本研究において、多くブナの生育地では気候要素との有意な相関は時間経過に伴って変化することを明らかにすることができた。年輪幅を制限する気候要因が経時的に持続しているとは言い切れないことを示した。

肥大成長に影響する気候要因の応答する期間の確定では、第4章において移動平均した気象データを用いて、肥大成長に気候要素が影響を及ぼす期間を捉えることができた。それによって、年輪幅の気候応答と木部や葉のフェノロジーの対照を可能とした、それぞれ期間において肥大成長と気候との関係について考察ができた。

前述のように本研究では年輪年代学的研究における新たな手法を導入し、第2章では生育地間の違いを、第4章では樹種間の

違いを明らかにした。それらを統合して 3 樹種の肥大成長に及ぼす気候の影響について以下のようにまとめた。

ブナについて、第 2 章では、日本各地の 13 生育地において制限する気候要素および時期が異なったこと、生育地に関わらず夏の乾燥による制限はなかったことを示した。経時的相関の結果により、応答関係が変化しやすいことを示した。これらの知見より、日本に生育するブナの年輪幅の変動には生育地ごとに異なる制限要因が影響及ぼしている可能性が大きいと言える。第 4 章では、高山試験地に生育するブナにおいて、前年秋の黄葉落葉時期の気温が年輪幅に抑制的影響を与えること、当年春の展葉および形成層活動開始前の気温が年輪幅に促進的影響を与えることを示した。第 2 章における比較的寒冷な地域の年輪幅と気候要素の相関は第 4 章の高山における年輪幅と気候要素との相関と一致した。高山を含む比較的寒冷な生育地のブナでは、前年黄葉落葉時期および当年展葉および形成層活動開始前の気温や降水量の変動によって年輪幅が制限されていると考えられる。今後の気候変動に伴う気温上昇は比較的寒冷な生育地において、前年秋の黄葉落葉の時期では肥大成長抑制的に作用し、当年春の展葉および形成層分裂開始前の時期では肥大成長促進的に作用すると考えられる。いずれにせよ、ブナの肥大成長を予測するためには、個別の生育地における年輪幅の気候応答解析が必要である。

ダケカンバについて、高山試験地では、秋の黄葉期落葉時期の気温が年輪幅に抑制的に影響を与えること、成長期初期の 5 月の下旬と成長期後期 8 月を中心とする期間の降水量は年輪幅に促進的影響を与えることを示した。さらに、形成層活動休止期前後の最高気温や日照時間が年輪幅の変動に抑制的影響を与えることを示した。乾燥が年輪幅の変動を制限すると考えられる。本

研究で得られた気候要素との相関は、既往の研究における分布上限(Takahashi et al. 2005; Wang et al. 2013; Deck et al. 2017)に生育するダケカンバの年輪幅と気温との正の相関とは全く異なっていた。一方、分布の下限(Takahashi et al. 2003)に生育するダケカンバの年輪幅と気候要素との相関は、高山における当年の成長期の相関と一致し、高山を含む分布の下限に生育するダケカンバの肥大成長は当年成長期後期の水ストレスによって制限される。したがって、ダケカンバの肥大成長は分布上限では夏の低い気温が主な制限要因であり、分布下限では当年の肥大成長終了前後の水ストレスが主要な制限要因であると言える。本研究において報告したような黄葉期における高い気温が制限要因（負の相関）となる現象は既往研究では報告されておらず、生育条件によって異なるのかもしれない。いずれにせよ、今後気候変動に伴う気温上昇は分布上限では肥大成長に促進的に作用し、分布下限では抑制的に作用すると考えられる。

ミズナラについて、高山試験地では、前年の形成層活動期に気温が年輪幅に促進的な影響を与えること、秋の黄葉落葉期に気温と降水量が年輪幅に負の影響を与えること、また当年春の展葉および形成層分裂開始前に気温と降水量が年輪幅に促進的な影響を与えること、当年成長期の7月中旬を中心とする期間に降水量は年輪幅に促進的な影響を与えること、成長期の後半8月下旬を中心に日照時間が年輪幅に促進的影響を与えることを示した。前年成長期の気温が前年光合成に影響し、持ち越し生産物の量の変動が翌年の肥大成長に影響を与えると考えられる。前年黄葉期の気温と降水量は呼吸および落葉のタイミングに作用し、持ち越し同化産物の消費により、翌年の肥大成長に影響を与えると考えられる。当年分裂開始前の高い気温は展葉の開始を早め、同化産物

の生産を増やすことにより肥大成長に促進的影響を与えると考えられる。当年成長期後期の日照時間が肥大成長終了のタイミングに影響を与え、年輪幅に促進的影響を与える可能性がある。寒冷な生育地である国後島の既往の研究(Jacoby et al. 2004)では年輪幅と成長期(6-10月)の最高気温との正の相関が報告され、高山における気候要素との相関とは異なっていた。ミズナラについて、他の生育地における年輪年代学的気候応答研究は無い。したがって、今後の気候変動に伴うミズナラの肥大成長の予測には、広範な生育条件における年輪幅の気候応答解析が必要である。

日本の冷温帯に生育する広葉樹の肥大成長を制限する気候要因は樹種および生育地の環境によって異なることを示した。今後、温暖化に伴う広葉樹の成長予測するためには、生育地環境による影響や樹種特性の把握が必要である。その際、本研究において移動平均した気象データにより、年輪幅に気候要素が影響を及ぼしている期間を正確に把握することができる。加えて、木部や葉のフェノロジーと組み合わせることにより、気候が肥大成長の変動に影響を及ぼす生理学的プロセスについて可能となる。以上のような新しい手法の使用および生育地間や樹種間の比較によって、広葉樹における気候と肥大成長の関係について明らかにし、主要広葉樹種の肥大成長への気候変動の影響を評価することが期待できる。

## 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と助言を頂きました信州大学森林環境学研究室の安江恒准教授に心より厚く御礼申し上げます。先生のおかげで、数々研究のハードルを越え、研究の難しさを知るとともに楽しさを感じました。学位論文審査員として多くの貴重なアドバイスをいただいた、東京農工大学農学部の船田良教授、信州大学農学部岡野哲郎教授、植木達人教授、細尾佳宏准教授に深く感謝申し上げます。博士課程において多くのご指導を賜りました信州大学農学部城田徹央助教、上村佳奈助教、小田あゆみ助手に心より感謝申し上げます。

高知大学演習林のブナ試料採取の際に、ご協力頂いた高知大学農学部市栄智明准教授および高知大学演習林の職員の方々に深く感謝いたします。愛媛大学演習林および北海道大学桧山演習林のブナ採取にご協力頂いた大学の職員方々深く感謝いたします。軟X線写真撮影の際に、独立行政法人森林総合研究所組織材質研究室室長藤原健博士をはじめ、同室の皆様に深く感謝の意を表します。岐阜大学高山試験地で研究許可をいただいた村岡裕由教授、斎藤琢助教に深く感謝いたします。試料を採取のときに、ご協力頂いた岐阜大学高山試験地の職員の皆様に深く感謝いたします。信州大学農学部の小林先生の研究室方々にはナイフマーキングのご協力頂いて深く感謝いたします。気候応答解析を行うために統計解析用のスクリプトを教えていただいた林木育種センター九州育種場武津英太郎主任研究員に深く感謝します。

研究室生活を共に送った信州大学農学部森林環境学研究室の皆様心から感謝申し上げます。多くの皆様のアドバイスやサポートのおかげで本論文をまとめることができました。心より御礼

申し上げます。最後に心を支えてくれた母をはじめ家族に感謝の意を表します。



## 参考文献

- Andrew G.B. (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2), 115-124.
- Arvai M., Morgos A., Kern Z. (2018) Growth-climate relations and the enhancement of drought signals in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) tree-ring chronology in Eastern Hungary. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 11(2), 267.
- Beck W., Sanders T. G., Pofahl U (2013) 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(3), 232-241.
- Begum S., Nakaba S., Oribe Y., Kubo T., Funada R. (2007) Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*). *Annals of Botany*, 100(3), 439-447.
- Begum S., Nakaba S., Bayramzadeh V., Oribe Y., Kubo T., Funada R. (2008) Temperature responses of cambial reactivation and xylem differentiation in hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*) under natural conditions. *Trees Physiology*, 28(12), 1813-1819.
- Begum S., Kudo K., Rahman M.H., Nakaba S., Yamagishi Y., Nabeshima E., Nugroho W.D., Oribe Y., Kitin P., Jin. H.O., Funada R. (2018) Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees* 32:3-15.
- Bergant K., Kajfež-Bogataj L. (2005) N-PLS regression as empirical downscaling tool in climate change studies. *Theoretical and Applied Climatology*, 81(1-2), 11-23.
- Biondi F. (1997) Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology. *Dendrochronologia* 15, 139-150.
- Briffa K., Jones P.D. (1990) Basic chronology statistics and assessment. In: Cook ER, Kairiukstis LA (eds) *Methods of dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 137–152.

- Brookes M.H., Campbell R.W., Colbert J.J., Mitchell R.G., Stark R.W. (1987) Western spruce budworm. Technical Bulletin 1694.
- Cailleret M., Davi H. (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25, 265-276.
- Carrer M., Ujrbinati C. (2006) Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. *New Phytologist* 170, 861-872.
- Constantin N., Chiriloaei F. (2017) Interpreting the effect of regional climate fluctuations on *Quercus robur* L. trees under a temperate continental climate (southern Romania). *Dendrobiology*. 79. 77-89.
- Cook E.R., Peters K. (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bull.* 41, 45-54.
- Cook E.R. (1985) "A time series analysis approach to tree ring standardization", Ph.D. dissertation, University of Arizona, Tucson, AZ.
- Cook E.R., Kairiukstis L.A. (1988) "Methods of dendrochronology: Applications in the environmental science", Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Čufar K., Prislan P., de Luis M., Gričar J. (2008) Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. *Trees*, 22(6), 749-758.
- Čufar K., De Luis M., Prislan P., Gričar J., Črepinšek Z., Merela M., Kajfež-Bogataj L. (2015) Do variations in leaf phenology affect radial growth variations in *Fagus sylvatica*?. *International Journal of Biometeorology*, 59(8), 1127-1132.
- D'Arrigo R.D., Yamaguchi D.K., Wiles G.C., Jacoby G.C., Osawa A., Lawrence D.M. (1997) A kashiwa oak (*Quercus dentata*) tree-ring width chronology from northern coastal Hokkaido, Japan. *Canadian journal of forest research*, 27(4), 613-617.
- Deck C., Wiles G., Frederick S., Matsovsky V., Kuderina T., D'Arrigo R., Solomina O., Wiesenberg N. (2017) Climate response of larch and birch forests across an

- elevational transect and hemisphere-wide comparisons, Kamchatka Peninsula, Russian Far East. *Forests*, 8(9), 315.
- Dittmar C., Zech W., Elling W. (2003) Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173, 63-78.
- Douglass A.E. (1914) A method of estimating rainfall by the growth of trees. *Bulletin of the American Geographical Society*, 46(5), 321-335.
- Efron B., Tibshirani R.J. (1993) “An Introduction to the bootstrap”, Chapman & Hall, New York.
- Fonti P., Solomonoff N., García-González I. (2007) Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. *New Phytologist*, 173(3), 562-570.
- Fritts H.C., Blasing T.J., Hayden B.P., Kutzbach J.E. (1971) Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate. *Journal of applied meteorology*. 10(5), 845-864.
- Fritts H.C. (1976) *Tree rings and climate*. Academic Press, London. pp. 567
- Fritts H.C., Swetnam T.W. (1989) *Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments*. In *Advances in ecological research*. Academic Press.
- 藤田 昇 (1987). ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布. *植物分類・地理* 38, 311-329.
- 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. *日本森林学会誌*, 89(4), 253-261.
- 福嶋 司, 高砂裕之, 松井哲哉, 西尾孝佳, 喜屋武豊, 常富 豊 (1995) 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. *日本生態学会誌* 45(2), 79-98 .
- García-Suárez A.M., Butler C.J., Baillie M.G.L. (2009) Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: a multi-species approach. *Dendrochronologia*

27(3), 183-198.

González-González B.D., García-González I., Vázquez-Ruiz R.A. (2013).

Comparative cambial dynamics and phenology of *Quercus robur* L. and *Q. pyrenaica* Willd. In an Atlantic forest of the northwestern Iberian Peninsula. *Trees* 27:1571–1585

Guada G., Vázquez-Ruiz R.A., García-González I. (2019) Response patterns of xylem and leaf phenology to temperature at the southwestern distribution boundary of *Quercus robur*: A multi-spatial study. *Agricultural and Forest Meteorology*, 269, 46-56.

Hall R.C. (1944) A vernier tree-growth band. *Journal of Forestry* 42 742-743.

Hiraoka K., Tomaru N. (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research*, 122(3), 269-282.

Holmes R.L. (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bull.* 43, 69-78.

Holmes R.L. (1994) Dendrochronology program library version 1994. Laboratory of Tree-ring research, university of Arizona, Tucson.

<http://web.utk.edu/~grissino/software.htm> 2017年4月7日 参照.

Horikawa Y. (1972) *Fagus crenata* Blume. “Atlas of the Japanese flora, an introduction to plant sociology of East Asia”, Gakken, Tokyo, P.37.

Hornbeck J.W., Smith R.B. (1985). Documentation of red spruce growth decline. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(6), 1199-1201.

星野義延 (1998) 日本のミズナラ林の植物社会学的研究. 東京農工大學農學部 學術報告, 32, 1-99.

星野安治, 米延仁志, 安江 恒, 野堀嘉裕, 光谷拓実 (2006) 東日本におけるブナ年輪幅暦年変動パターンの広域ネットワーク構築. *考古学と自然科学* 54, 69-79 .

- Hoshino Y., Yonenobu H., Yasue K., Nobori Y., Mitsutani T. (2008) On the radial-growth variations of Japanese beech (*Fagus crenata*) on the northernmost part of Honshu Island, Japan. *Journal of Wood Science*, 54, 183-188.
- 今川一志, 石田茂雄 (1970) 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
- IPCC 2014 AR5 synthesis report: climate change 2014.  
<https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/>
- Jacoby G., Solomina O., Frank D., Eremenko N., D'Arrigo R. (2004) Kunashir (Kuriles) oak 400-year reconstruction of temperature and relation to the Pacific Decadal Oscillation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 209(1-4), 303-311.
- Jansons Ā., Matisons R., Šēnhofa S., Katrevičs J., Jansons J. (2016) High-frequency variation of tree-ring width of some native and alien tree species in Latvia during the period 1965–2009. *Dendrochronologia*, 40, 151-158.
- Kaennel M., Schweingruber F. H. (1995) Multilingual glossary of dendrochronology (p. 467). Paul Haupt Publishers, Berne, Switzerland.
- Kagawa A., Sugimoto A., Maximov T.C. (2006) Seasonal course of translocation, storage and remobilization of <sup>13</sup>C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings. *New Phytologist*, 171(4), 793-804.
- 吉良龍夫 (1949) “日本の森林帯. 林業解説シリーズ 17”, 日本林業技術協会, 東京, .
- Kirilyanov A., Hughes M., Vaganov E., Schweingruber F., Silkin P. (2003) The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees*, 17(1), 61-69.
- Kitin P., Funada R. (2016) Earlywood vessels in ring-porous trees become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the current-year leaves. *IAWA Journal*, 37:315-331.

- 環境省 (2018) “日本の気候変動とその影響”, 気候変動の観測・予測及び影響評価統合レポート 2018。 <https://www.env.go.jp/index.html>
- Kolář T., Giagli K., Trnka M., Bednářová E., Vavrčík H., Rybníček M. (2016) Response of the leaf phenology and tree-ring width of European beech to climate variability. *Silva Fennica*, 50(2), 1520.
- Köse N., Güner H.T. (2012) The effect of temperature and precipitation on the intra-annual radial growth of *Fagus orientalis* Lipsky in Artvin, Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 36(4), 501-509.
- 越地 正, 田村 淳, 山根正伸 (2006) 丹沢山地におけるブナハバチの加害と影響に関するブナ年輪幅変動の解析. 神奈川県自然環境保全センター報告 3, 11-24 .
- 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. 日本林学会誌 73(6)409-418.
- 工藤佳世 (2010) 広葉樹環孔材における孔圏道管形成過程と葉のフェノロジー. 信州大学大学院農学研究科 修士論文
- Kudo K., Nabeshima E., Begum S., Yamagishi Y., Nakaba S., Oribe Y., Yasue K., Funada R. (2014) The effects of localized heating and disbudding on cambial reactivation and formation of earlywood vessels in seedlings of the deciduous ring-porous hardwood, *Quercus serrata*. *Annals of botany*, 113(6), 1021-1027.
- Kudo K., Yasue K., Hosoo Y., Funada R. (2015) Relationship between formation of earlywood vessels and leaf phenology in two ring-porous hardwoods, *Quercus serrata* and *Robinia pseudoacacia*, in early spring. *Journal of Wood Science*, 61(5), 455-464.
- Kujansuu J., Yasue K., Koike T., Abaimov A.P., Kajimoto T., Takeda T., Tokumoto M., Matsuura Y. (2007) Climatic responses of tree-ring widths of *Larix gmelinii* on contrasting north-facing and south-facing slopes in central Siberia. *Journal of Wood Science*, 53(2), 87-93.

- Kujansuu J., Yasue K., Koike T., Abaimov A. P., Kajimoto T., Takeda T., Tokumoto M., Matsuura Y. (2007) Responses of ring widths and maximum densities of *Larix gmelinii* to climate on contrasting north-and south-facing slopes in central Siberia. *Ecological Research*, 22(4), 582-592.
- Kullman L. (1993) Tree limit dynamics of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* in relation to climate variability: evidence from central Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 765-772.
- Kuroda K. (1986) Wound effects on cytodifferentiation in the secondary xylem of woody plants. *Wood Research* 72: 67-118.
- Kuroda K., Kiyono Y. (1997) Seasonal rhythms of xylem growth measured by the wounding method and with a band-dendrometer: an instance of *Chamaecyparis obtusa*. *IAWA Journal*, 18(3), 291-299.
- 黒田慶子, 清野嘉之 (1996) ヒノキ樹幹肥大成長の傷つけ法による測定 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.
- LaMarche Jr, V. C., Hirschboeck, K. K. (1984) Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions. *Nature*, 307(5947), 121.
- Lebourgeois F., Bréda N., Ulrich E, Granier A. (2005) Climate–tree–growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees* 19, 385-401.
- Lebourgeois F., Mérian P. (2011) La sensibilité au climat des arbres forestiers a-t-elle changé au cours du XXIème siècle? *Revue Forestiere Francaise*. 63, 17-32.
- 丸山 温 (1996) 北方産主要樹種の水分特性. *北方林業*, 48(11), 245-248.
- 松井哲哉, 田中信行, 八木橋勉, 小南裕志, 津山幾太郎, 高橋 潔 (2009) 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 .
- 宮脇 昭 (1985) *日本植生誌*. 至文堂 東京
- Mosteller F., Tukey J.W. (1977) “Data analysis and regression: a second course in statistics”, Addison-Wesley Series in Behavioral Science, Quantitative Methods,

p.588.

- Muraoka H., Koizumi H. (2009) Satellite Ecology (SATECO)—linking ecology, remote sensing and micrometeorology, from plot to regional scale, for the study of ecosystem structure and function. *Journal of Plant Research*, 122(1), 3-20.
- Muraoka H., Saigusa N., Nasahara K. N., Noda H., Yoshino J., Saitoh T.M., Nagai S., Murayama S., Koizumi H. (2010) Effects of seasonal and interannual variations in leaf photosynthesis and canopy leaf area index on gross primary production of a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Takayama, Japan. *Journal of Plant Research*, 123(4), 563-576.
- Nagai S., Saitoh T.M., Kurumado K., Tamagawa I., Kobayashi H., Inoue T., Suzuki R., Gamo M., Muraoka H., Nasahara K.N. (2013) Detection of bio-meteorological year-to-year variation by using digital canopy surface images of a deciduous broad-leaved forest. *Sola*, 9, 106-110.
- Nagai S., Akitsu T., Saitoh T.M., Busey R. C., Fukuzawa K., Honda Y., ... Iwao K. (2018) 8 million phenological and sky images from 29 ecosystems from the Arctic to the tropics: the Phenological Eyes Network. *Ecological Research*, 33(6), 1091-1092.
- Noda H. M., Muraoka H., Nasahara K. N., Saigusa N., Murayama S., Koizumi H. (2015) Phenology of leaf morphological, photosynthetic, and nitrogen use characteristics of canopy trees in a cool-temperate deciduous broadleaf forest at Takayama, central Japan. *Ecological research*, 30(2), 247-266.
- Noh N. J., Kuribayashi M., Saitoh T.M., Muraoka H. (2017) Different responses of soil, heterotrophic and autotrophic respirations to a 4-year soil warming experiment in a cool-temperate deciduous broadleaved forest in central Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 247, 560-570.
- Numata M., Miyawaki A., Itow D. (1972) Natural and semi-natural vegetation in Japan. *Blumea*, 20(2), 435-496.



- Ohtsuka T., Saigusa N., Koizumi H. (2009) On linking multiyear biometric measurements of tree growth with eddy covariance-based net ecosystem production. *Global Change Biology*, 15(4), 1015-1024.
- Peng X., Du J., Yang B., Xiao S., Li G. (2019) Elevation-influenced variation in canopy and stem phenology of Qinghai spruce, central Qilian Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Trees*, 33(3), 707-717.
- Pérez-de-Lis G, Olano JM, Rozas V, Rossi S, Vázquez-Ruiz RA, García-González I (2017) Environmental conditions and vascular cambium regulate carbon allocation to xylem growth in deciduous oaks. *Functional Ecology* 31:592-603.
- Piovesan G., Biondi F., Di Filippo A., Alessandrini A., Maugeri M. (2008) Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14, 1265-1281.
- R Development Core Team: R: a language and environment for statistical computing. Version 3.3.3, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.  
<https://www.r-project.org/> 2017 年 8 月 28 日 参照.
- 林野庁 2004 統計情報平成 24 年 3 月 31 日, <http://www.rinya.maff.go.jp/> 2017 年 4 月 7 日参照.
- Roy J., Mooney H. A., Saugier B. (Eds.). (2001) *Terrestrial global productivity*. Elsevier.
- Saigusa N., Yamamoto S., Hirata R., Ohtani Y., Ide R., Asanuma J., Gamo M., Hirano T., Kondo H. Kosugi Y., Li S.G., Nakai Y., Takagi K., Tani M., Wang H. (2008) Temporal and spatial variations in the seasonal patterns of CO<sub>2</sub> flux in boreal, temperate, and tropical forests in East Asia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148(5), 700-713.
- Saitoh T.M., Nagai S., Saigusa N., Kobayashi H., Suzuki R., Nasahara K.N., Muraoka H. (2012) Assessing the use of camera-based indices for characterizing canopy phenology in relation to gross primary production in a deciduous broad-leaved and

- an evergreen coniferous forest in Japan. *Ecological Informatics*, 11, 45-54.
- 澤田晴雄, 梶 幹男, 大村和也, 五十嵐勇治 (2008) ブナ類 2 種 (*Fagus crenata* Blume and *Fagus japonica* Maxim.) の豊凶現象が樹体の成長に与える影響. 日本森林学会誌 90(3), 129-136.
- Schweingruber F.H. (1988) *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*, Kluwer Acad., Norwell, Mass. P 168-175.
- Schweingruber F.H. (1996) *Tree Rings and Environment. Dendroecology*. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt. 609 pp. 441-447.
- Schmitt U., Jalkanen R., Eckstein D. (2004) Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula spp.* in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fennica* 38:167-178.
- Seo J. W., Eckstein, D., Schmitt, U. (2007) The pinning method: from pinning to data preparation. *Dendrochronologia*, 25(2), 79-86.
- 沈昱東 (2013) 四国と北海道に生育するブナの気候応答 信州大学農学部森林科学科 専攻研究.
- Stokes M.A., Smiley T.L. (1996) Laboratory technique. "An introduction to tree-ring dating", University of Arizona Press, Tucson, AZ, pp.37-61.
- Suzuki M., Yoda K., Suzuki H. (1996) Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. *IAWA Journal*, 17(4), 431-444.
- Takahashi K., Azuma H., Yasue K. (2003) Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan. *Ecological Research*, 18(5), 549-558.
- Takahashi K., Tokumitsu Y., Yasue K. (2005) Climatic factors affecting the tree-ring width of *Betula ermanii* at the timberline on Mount Norikura, central Japan. *Ecological Research*, 20(4), 445-451.
- Takahashi K., Okuhara I. (2012) Comparison of climatic effects on radial growth of

- evergreen broad-leaved trees at their northern distribution limit and co-dominating deciduous broad-leaved trees and evergreen conifers. *Ecological Research*, 27(1), 125-132.
- Takahashi S., Okada N., Nobuchi T. (2013) Relationship between the timing of vessel formation and leaf phenology in ten ring-porous and diffuse-porous deciduous tree species. *Ecological Research*, 28(4), 615-624.
- 竹原優子 (2005) 東北ブナ林の年輪幅および年輪内最大密度に影響及ぼす要因  
信州大学農学部森林科学科 専攻研究.
- Tardif J., Brisson J., Bergeron Y. (2001) Dendroclimatic analysis of *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis* from an old-growth forest, southwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(9), 1491-1501.
- 上野健一, 磯野純平, 今泉文寿, 井波明宏, 金井隆治, 鈴木啓助, 小林 元, 玉川一郎, 斎藤 琢, 近藤裕昭 (2013) 大学間連携事業を通じた中部山岳域の気象データアーカイブ. *地学雑誌* 122, 638-650.
- Vaganov E.A., Hughes M.K., Kirilyanov A., Schweingruber F.H., Silkin P.P. (1999) Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*, 400(6740), 149.
- Vitasse Y., Delzon S., Dufrêne E., Pontailier J.Y., Louvet J.M., Kremer A., Michalet R. (2009) Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses?. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(5), 735-744.
- 和田鉄平 (2011) 北海道・長野・宮崎に生育するカラマツの形成層活動の季節変化. 信州大学大学院農学研究科 修士論文
- 涌井幸子 (2010) ブナの肥大成長と気候要素との関係. 信州大学大学院農学研究科 修士論文
- Wang X., Zhao X., Gao L. (2013) Climatic response of *Betula ermanii* along an altitudinal gradient in the northern slope of Changbai Mountain,

China. *Dendrobiology*, 70.

Werf G.W., Sass U.G.W., Mohren G.M.J. (2007) The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia* 25 103-112.

Wigley T.M., Briffa K.R., Jones P.D. (1984) On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and Applied Meteorology*, 23(2), 201–213.

Wolter K.E. (1968) A new method for marking xylem growth. *Forest Science*, 14(1), 102-104.

山下香菜, 岡田直紀, 加茂皓一 (2006) 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.

安江 恒, 船田 良, 野田真人, 深沢和三 (1994) 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. 北海道大学農学部 演習林研究報告 51(2) 243-266.

Yasue K., Funada R., Kondo T., Kobayashi O., Fukazawa K. (1996) The effect of climatic factors on the radial growth of Japanese ash in northern Hokkaido, Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(11), 2052-2055.

吉村 慶子, 伊東 隆夫, 島地 謙 (1981) 木部肥大生長追跡のための刺針法の検討-2-テーダマツにおける傷害組織形成の経時的追跡. 木材学会誌 27(11), 755-760.

Zang C., Biondi F. (2015) treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography* 38, 431-436.