

気温変動が暖温帯域の樹木の葉フェノロジーに与える影響の予測

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2008-11-14 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 藤本, 征司 メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/10297/2807

表題： 気温変動が暖温帯域の樹木の葉フェノロジーに与える影響の予測

英文表題： Estimating the Impact of Thermal Change on Broad-leaved Tree Leaf
Phenology in the Warm Temperate Zone

簡略表題： 気温変動が葉フェノロジーに与える影響

簡略表題英文： Thermal Effects to Leaf Phenology

著者： 藤 本 征 司

Authors： Seishi Fujimoto

所属： 静岡大学農学部

所属英文： Faculty of Agriculture, Shizuoka University

住所： 〒422-8529 静岡市駿河区大谷 836 静岡大学農学
部

Phone: 054-238-4889

FAX: 同上

e-mail: fujimoto@agr.shizuoka.ac.jp

和文要旨

地球温暖化が樹木フェノロジーに及ぼす影響を推定するために、暖温帯に位置する静岡大学上阿多古フィールドにおいて、広葉樹 29 種の葉フェノロジーの観察を 7～10 年間行い、開芽晩期到達日や平均落葉日の有効積算温量法による予測法について検討した。開芽晩期到達日については、有効積算温量法により直接推定するよりも、開芽初期到達日までを有効積算温量法を用いて推定したのち、それに展葉期間（推定値）を加算して推定する方が、その推定誤差が小さくなった。有効積算温量法を用いた平均落葉日の予測結果については、落葉樹 15 種中 7 種で、統計的に有意と判断された。以上の推定法を用いて、気温が一律 1～4℃上昇した場合に、フェノロジーが受ける影響について試算した結果、気温が 1℃上昇する毎に、開芽初期到達日が平均 3.4 日早まり、落葉樹の平均落葉日が平均 6.2 日遅れ、落葉樹の光合成期間が、平均 10 日長くなると推定された。

英文要旨

To evaluate the impacts of global warming on tree phenology, I observed components of leaf phenology in 29 broad-leaved tree species in the warm temperate zone for 7-10 years. Using the Cumulative Temperature (CT) method, I developed predictions for the late stage of bud unfolding and the mean leaf fall date. For the late stage of bud unfolding, the prediction error for the indirect estimation approach, in which the estimated leaf expansion period is added to the budburst date, was smaller than the direct estimation error using the CT method. For the mean leaf fall dates, the estimation revealed significant effects in 7 of 15 deciduous broad-leaved species. I simulated the impact of the global warming (1 to 4°C uniform warming) on leaf phenology. For each °C of warming, budburst date was accelerated by 3.4 d in evergreens and deciduous trees, mean leaf fall date was delayed 6.2 d (deciduous trees) and the photosynthetic period was prolonged by 10 d (deciduous trees).

キーワード：有効積算温量法、地球温暖化、開芽日、落葉日、推定誤差

Key words: Cumulative Temperature method, global warming, bud unfolding date, leaf fall date, prediction error

I. はじめに

地球温暖化など地球レベルでの気候変化への懸念が高まるなか、2007年1月から2月にかけて、IPCC 第1作業部会が、地球温暖化は人間活動に起因する割合が極めて大きく、また、10年当たり気温が約0.2°C上昇するなどとする予測を基軸とする第4次評価報告書 (Solomon et al., 2007) を取りまとめ、また、4月には、同第2作業部会が、地球温暖化に伴う生物多様性や生態系復元力の低下、温暖環境下での農林生産量の低下などを予想する評価報告書 (Parry et al., 2007) を取りまとめた。これらの報告書から、温暖化問題が地球全体の深刻な脅威となり、その緩和策や諸対応策が急務となるに至っていることが了解できる。しかしながら、第1作業部会が扱っている、地球温暖化自体に関する要因解明や将来予測の信頼性は高いとはいえ、第2作業部会が対象とする自然および人類環境への影響評価については、評価対象領域が多岐に渡ることや、複雑な生物現象への影響を主な対象領域としていることもあり、領域によっては不確定な部分が少なくない。特にその定量的評価の面では、より詳細な研究に待つところが大きい。すなわち、地球温暖化の樹木フェノロジーへの影響や、それに伴う森林生産量や森林生態系への影響、特にそれらの量的評価も、このような未知な部分が多い領域といえる。

樹木フェノロジーに関しては、これまでに様々な研究が展開され (Schwartz, 2003)、わが国でも、開芽期の気温との相関関係の分析 (佐々木, 1983 ; 木村ほか, 1994 ; 甲斐ほか, 1996 など)、観測手法の検討 (藤原・斎藤, 2005 など)、個葉の光合成特性などとの比較 (Kitaoka & Koike ; 2005)、光資源獲得戦略理論への展開 (Harada & Takada, 1988 ; Kikuzawa, 1991 ; Kikuzawa, 1995) など、多岐に渡る研究が展開され、その情報量は極めて大きいと考えられる。しかしながら、現在のところは、気候変動がもたらす樹木フェノロジーへの影響評価を直接試みた研究事例は意外に少なく (青野, 1993 ; Kai et al., 1993 ; Hänninen, 1995 ; 甲斐ほか, 1996 など)、気候変動

との関連は、いまだ論争状態にあるといえる (Hänninen, 1995 ; Chuine, 2000)。また、その大きな理由としては、フェノロジー予測法の開発の遅れがあげられ、比較的開発が進んでいる開芽期予測モデルに関しても、現在のところは、開芽開始期に関するものに限られており (Hunter & Lechowicz, 1992 ; Chuine, 2000 ; Chuine et al., 2003 ; 藤本, 2007 など)、樹木の光合成量や森林の純生産量の変化を推定する上で重要となる開芽晩期 (展葉終了期) の予測モデルの開発は進んでいない。また、落葉期は、開芽期とは異なり、気温のみではなく、夏の乾燥、日長、老化など様々な要因が働きあって起こる現象であるため、気温との相関が明瞭でない (Schwartz, 2003)。そのため、気温との関係の分析事例自体が少なく (佐々木, 1983 ; Kai et al., 1993 ; 木村ほか, 1994 ; 木村ほか, 1995 ; 甲斐ほか, 1996 ; 澤田ほか, 1999 など)、予測モデルの開発は殆ど進んでいない。そのため、開芽晩期推定法の遅れもあって、開芽晩期から落葉期 (特に平均落葉期) に相当する樹木の光合成期間の変動予測も困難な状況にある。

また、信頼性が高く、精度の高い予測法を確立するためには、どのようなモデルに着目するかを検討が重要となり、モデルを構成するパラメータの十分な調整も必要である。しかし、予測モデルには、回帰分析などに基づく統計学的モデル (Chuine et al., 2003) を除いても、最も単純で古典的な有効積算温量法 (Lindsey, 1963 ; Cannell & Smith, 1983 など) 以外に、冬季の低温要求を組み込んだ並列モデル (parallel model ; Hänninen, 1990)、温度変換日数法 (青野, 1993)、統合モデル (Unified model ; Chuine, 2000) など、様々なモデルが考案・利用されているものの、必ずしも、新しいモデルの方が古いモデルよりも実測データとの誤差が少ないとはいえず (Hunter & Lechowicz, 1992)、唯一のモデルは確定していない。また、パラメータの調整についても、予測モデルのうち、その最も単純なモデルである有効積算温量法の場合でも、そのパラメータである限界温度と起算日の値の調整が充分なされていない状況にある。限界温度については、これを 5℃ に設定する解析事例が多いが (木村ほか, 1994 ; 木佐

貫、1997；澤田ほか、1999 など)、5℃に固定する根拠は必ずしも明確ではない(菊澤、1999)。起算日についても同様に、木村ほか(1994)、木佐貫(1997)および澤田ほか(1999)は3月1日を採用しているが、佐々木(1983)は1月1日を採用しており、これまでのところ、統一的な基準は得られていない。また、これまでのパラメータ調整は、開芽開始期に関するものに限られ(藤本、2007)、樹木や森林の光合成量や純生産量を予測する上で重要となる開芽晩期(展葉終了期)や落葉期のパラメータ調整はなされていない状況にある。すなわち、気候変動が樹木のフェノロジーや光合成量に与える影響の予測法の開発はまだ緒についたばかりであるといえる。

そこで、本研究では、暖温帯域における広葉樹の開芽・展葉期と落葉期の調査結果を取りまとめるとともに、そのデータを利用して、樹木の光合成量や森林の純生産量を評価する場合重要となる開芽晩期到達日(展葉終了期)や平均落葉期を、最も単純な予測法である有効積算温量法によって推定する方法について検討した。また、これらの結果を参考にして、日平均気温が一律1~4℃上昇した場合の開芽日や落葉日の変動予測を試みることにした。

II. 観測地、観測材料および方法

1. 葉フェノロジーの観測

観測地は、静岡大学農学部附属地域フィールド科学教育研究センター上阿多古フィールド(浜松市天竜区西藤平)の森林ステーション内見本林である。観測地は、北緯34度55分、東経137度45分、標高430mの暖温帯に位置する。年平均気温および年平均降水量は、それぞれ、13.6℃および2300mmである。フェノロジーの観測対象は、見本林内に植栽された広葉樹29種38個体(常緑樹14種20個体、落葉樹15種18個体。調査樹種は表1参照)で、観察木の平均胸高直径は10.7cmである(藤本、2007)。観測期間や観測方法は、展葉期と落葉期で異なる。開芽・展葉期の観測期間は、1996

年から 2005 年の 10 年間である。あらかじめ設けた判定基準 (藤本、2007) に従って、およそ 3~7 日間隔で、肉眼により開芽度合いを 5~10% 単位で記録したのち、前報 (藤本、2007) の開芽初期到達日 (葉は群状をなしているが、芽が完全に開き始めた枝条の割合が 20% 以上となった日) の算定に引き続き、樹種ごとに、開芽盛期到達日 (葉の 80% 以上が開出した枝条の割合が 50% 以上となった日)、開芽晩期到達日 (80% 以上の葉の葉身が完全に開いた状態になった枝条の割合が 80% 以上となった日) を算定した (図 1 参照)。

図-1

落葉樹の落葉期の観測期間は、展葉期と同様の 10 年間で、観測間隔は 3~7 日 (原則週 2 回) である。各観測日に、落葉割合を 5~10% 単位で、肉眼で判定し、樹種ごとに落葉初期到達日 (落葉率が 20% に到達した日)、盛期到達日 (同 50% 到達日)、晩期到達日 (同 80% 到達日)、終期到達日 (95% 到達日) および平均落葉日を算定した。なお、樹種や観察個体によっては、葉が、黄紅葉後、脱落することなく枝条に枯葉として残存する場合もあったが、本研究では、このような樹上の枯葉を含めて落葉とし、落葉率を判定した。また、平均落葉日とは、個葉が落葉する日の平均値で、ある観測日に始めて落葉が確認された葉は、当該の観測日とその前回の観測日の中間時点で落葉したものと見なし、下式で推定した。

$$\text{平均落葉日} = \sum_{k=1}^n \{[R(k) - R(k-1)]\{D(k) + D(k-1)\} / 2\} \quad (1)$$

ここで、 n は、落葉が確認された最初の観測日から落葉率が 100% となった最初の観測日までの観測回数、 $D(k)$ は k 回目の観測日、 $R(k)$ は $D(k)$ までに落葉していた葉の比率 (落葉率 100% で 1) である。

次に、常緑樹の落葉期については、肉眼では、個体全体の落葉率を判断できないので、樹種毎にサンプル枝条 (当年生) を選定し、サンプル枝条に残存する葉 (枯葉は除く) の枚数を、枝条に着生する葉がすべて脱落するまで、3 日~2 週間間隔 (原則週 2 回) で調査した。常緑樹 14 種を対象に、1992 年から 2001 年にかけて、合計 252 本のサ

サンプル枝条を選定し、調査したが、本報告では、その内、1994年に選定した、常緑樹1種毎に1本、合計14本の結果を取りまとめた。本報告で解析対象としたサンプル枝条の調査開始日は1994年4月16日で、最終調査日は2000年8月15日であった。

2. 葉フェノロジーと気温との関係

気温データについては、フェノロジーの調査結果と比較するため、見本林に隣接する気象観測施設で得られた気温データを回収し、10年間の日平均気温（日最高気温と日最低気温の平均値）や積算温量を算定した。

葉フェノロジーは、有効積算温量法を用いて予測することができる（藤本、2007）。ここで、有効積算温量法とは、特定の日以降の、ある閾値以上の温度成分を日単位で積算し、この積算量がある一定の値を越えた日に当該フェノロジー段階に到達するものとして、その到達日を予測する方法である。すなわち、その特定の日を起算日(t_0)、閾値を限界温度(s)、一定の積算量を有効積算温量(f_1)として、下記の推定式(2)によって、フェノロジー段階到達予想日(D 、12月31日からの経過日数)を予測する方法で、起算日(t_0)、限界温度(s)および有効積算温量(f_1)の値が適切であるほど、推定の精度が高まる。

$$\sum_{t=t_0}^D T(x_t) = f_1 \quad (2)$$

$$T(x_t) = 0 \quad x_t \leq s \text{ の場合}$$

$$T(x_t) = x_t - s \quad x_t > s \text{ の場合}$$

ここで、 x_t は t 日目の日平均気温、 $T(x_t)$ は t 日目の積算温量（暖かさ）である。ただし、寒さの積算温量による場合は、 $T(x_t)$ は、

$$T(x_t) = 0 \quad x_t \geq s \text{ の場合}$$

$$T(x_t) = s - x_t \quad x_t < s \text{ の場合}$$

となる。本研究では、まず、開芽日の場合には、起算日を1/15、2/1、2/15、3/1、3/15の5通り、限界温度（下限温度）を、 -12.5°C 、 -10°C 、 -7.5°C 、 -5°C 、

-2.5°C、0°C、2.5°C、5°C、7.5°Cの9通りとした場合の合計 45 通りについて、各年 (i 年) の起算日から実際の各フェノロジー段階到達日 (D_a) までの積算温量の 10 年間の平均値を、各種ごとに下式で算定し、これらの値を、各種ごとと組合せごとの有効積算温量 (f_i) の平年値と見なした。

$$f_i = \sum_{i=1}^{10} \left\{ \sum_{t=t_0}^{D_a} T_i(x_{ti}) \right\} / 10 \quad (3)$$

ここで、 x_{ti} および T_i は、それぞれ、 i 年目 t 日目の日平均気温と積算温量である。また、落葉日の場合には、起算日を半月間隔で、6/1 ~ 10/15 の9通り、限界温度（上限温度）を、2.5°C間隔で、40°Cから 7.5°Cまでの 14 通りとした場合の 126 通りについて、同様の算定を行い、それぞれの組合せの有効積算温量 (f_i) の平年値と見なした。

なお、開芽日（開芽初期到達日、盛期到達日、晩期到達日）の場合は暖かさの積算温量で、落葉日の場合は寒さの積算温量で算定した。次に、(3) 式より得られた f_i 値と各年の気温データに基づいて、(2) 式より、樹種ごとに、起算日と限界温度の組み合わせごとの各年のフェノロジー段階到達予想日 (D) を算定した。さらに、得られた値 (D) と年度ごとの実際のフェノロジー段階到達日 (D_a) の RMSE 値（平均二乗誤差の平方根 = $[\{(D_{a1} - D)^2 + (D_{a2} - D)^2 \cdots + (D_{a10} - D)^2\} / 10]^{0.5}$; 平均誤差の日数換算値) を算定し、RMSE 値が最小となる起算日と限界温度の組み合わせ（最適起算日と最適限界温度の組合せと呼ぶ）を抽出した。すなわち、抽出された組合せを用いた推定式 (2) が最も精度の高いフェノロジー段階到達日 (D) の予測式と判定されることになる。常緑樹の場合は、落葉時期が安定せず、また、多くの樹種で2生育期間以上にまたがっていたため、落葉日の推定は困難と判断し、以上の算定は試みなかった。

次に、導かれた予測式の信頼性を確かめるため、(3) 式の推定根拠となっている、各フェノロジー段階への平均到達日（樹種毎の 10 年間の平均値）までの積算温量（独立変数。起算日と限界温度は最適起算日と最適限界温度）と年度ごとの各フェノロジー段階への実際の到達日（従属変数）との相関関係の回帰分析を行い、その有意性を

検定した。なお、有効積算温量法では、実際のフェノロジー段階到達日 (D_a) までの積算温量の年度による変化量の総和が最も小さくなるようにパラメータの値が調整されるため、 D_a までの積算温量と D_a の相関を直線回帰させても、回帰直線の傾きがゼロ近くになり、相関がなくなる (藤本、2007)。従って、予測式の信頼性を確かめるためには、 D_a までの積算温量ではなく、平均フェノロジー到達日までの積算温量と D_a の相関関係の分析が必要となる (菊澤、1999 ; 藤本、2007)。

開芽晩期までのフェノロジーは、開芽初期までの開芽開始過程と開芽開始以降の展葉過程の複合過程であるため、開芽晩期到達予想日については、開芽初期到達予想日と展葉期間 (開芽初期到達日から開芽晩期到達日までの期間) から間接的に推定する方法 (間接推定法) についても検討した。すなわち、本研究では、落葉樹と常緑樹ごとに求めた、展葉期間の 10 年間の平均値 (平均展葉期間)、樹種ごと年度ごとの展葉期間中の平均気温 (展葉中の平均気温)、その樹種ごとの平均値 (平年の展葉中の平均気温) を算定し、下式によって、開芽晩期到達予想日を間接的に推定した。

$$\begin{aligned} \text{開芽晩期到達予想日} &= \text{開芽初期到達予想日} + \text{平均展葉期間} + \text{回帰直線の傾き} \\ &\quad \times (\text{展葉中の平均気温} - \text{平年の展葉中の平均気温}) \quad (4) \end{aligned}$$

ここで、回帰直線の傾きは、落葉樹と常緑樹ごとの展葉中の平均気温と平均展葉期間の関係性を直線回帰させた場合の回帰直線の傾きである。なお、本研究では、サンプル数が少なかったため、落葉樹 15 種と常緑樹 14 種を同一母集団として一括し、展葉期間を算定した。また、(4) 式による予測法の信頼性や精度を確かめるため、直接推定法と同様に、樹種ごとの最小 RMSE の算定と回帰分析を行った。回帰分析は、従属変数を開芽晩期到達日、独立変数を、樹種毎の平均初期到達日 (10 年間の平均値) までの積算温量 (起算日と限界温度は最適起算日と最適限界温度)、平均展葉期間および展葉中の平均気温の 3 変数とする重回帰分析とした。

3. 気温の変動に伴うフェノロジーの変動予測

葉フェノロジーの変動予測については、以上の予想法の解析結果を用いて、日平均

気温が一律 x °C 上昇した場合 ($x = 1, 2, 3, 4$) の開芽初期到達日 (D_{ex})、平均落葉日 (D_{fx}) および光合成期間 (P_x) の変動量を予測した。開芽初期到達日 (D_{ex}) の変動予測については、有効積算温量法の検討で、RMSE を最小にした起算日と限界温度の組み合わせに従って、到達日が定まると仮定して、気温が x °C 上昇した場合の D_{ex} を (2) 式より求め、 x ごとの開芽初期到達日の早まる日数 ($D_{e0} - D_{ex}$) を算定した。平均落葉日についても、同様の方法で、 x ごとの平均落葉日の遅れる日数 ($D_{fx} - D_{f0}$) を算定した。光合成期間の変動予測については、まず、開芽晚期到達日 (D_{lx}) を、間接推定法で RMSE が最小となった起算日と限界温度の組み合わせに従って到達日が定まるものと仮定して、開芽初期到達日などと同様の方法で推定したのち、 x ごとの光合成期間の伸びる日数を推定した。また、比較対象として、気温が一律 x °C 上昇した場合の各フェノロジー段階到達日 (D_x) が、気温が上昇しない場合の当該フェノロジー段階到達日 (D_0) と同じ日平均気温に到達した日に移動すると仮定した場合の、 x ごとの D_{ex} 、 D_{fx} および P_x の変動量も算定した。算定に際しては、実際の平均気温の日変動が極めて大きかったので、単純移動平均 (直近 15 日間) を取って平滑化し、実際の日別値に代え、各変動量を算定した。

III. 結 果

1. 展葉期のフェノロジー

樹種ごとの開芽初期到達日と展葉期間の関係を図 2 に示した。総体的に、落葉樹の方が常緑樹より早く開芽を開始し、また、展葉期間が短かった。しかし、落葉樹の樹種相互間および常緑樹の樹種相互間で比べると、早くから開芽し始める樹種ほど展葉期間が短くなる傾向は認められなかった。樹種ごとの展葉期間中の平均気温と平均展葉期間の関係を図 3 に示した。決定係数が小さく、相関は低く、また、回帰直線は統計的に有意とは言えなかったが、落葉樹全体、常緑樹全体ともに、展葉期間中の気温

図-2

図-3

が高いほど、展葉期間が短くなる傾向が認められた。

以上の結果を参考にした有効積算温量法の樹種別・開芽到達日別推定法別の解析結果を表1に示した。開芽初期到達日の結果は、すでに前報（藤本、2007）で取りまとめたが、比較のため再録した。開芽初期到達日の結果と同様に、盛期および晩期到達日の結果でも、起算日を2月15日にした場合に最小RMSEを示す樹種が最も多くなった。限界温度については、開芽初期到達日では -2.5°C でRMSEが最小となる樹種が最も多かったが、盛期到達日では -5°C 、晩期では -10°C でRMSEが最小となる樹種が最も多くなった。すなわち、より後期の到達日の予測ほど、最適限界温度がより低温域にずれていた。開芽初期の場合と同様に、開芽盛期や開芽晩期の場合でも、 2.5°C 以上の限界温度でRMSEが最小となる樹種はほとんど認められなかった。各開芽到達日を有効積算温量法で直接推定した場合について見ると、遅い時期（到達日）の推定ほど最小RMSEが大きくなる傾向が認められた。それに対して、(4)式を使った開芽晩期到達日の間接推定法の最小RMSEは、アラカシ以外では、晩期到達日の直接推定法の場合より小さくなった。落葉樹全体、常緑樹全体、および総平均値で比べても、直接晩期到達日を予測した場合より小さくなり、開芽初期到達日を直接推定した場合に近い値を示していた。樹種や常緑樹・落葉樹相互間での相違については、常緑樹より落葉樹のほうが、最小RMSEが小さくなる傾向が認められたが、樹種間での相違については、傾向は不明瞭で、開芽の早晚などとの関連も認められなかった。樹種別・開芽到達日別・推定法別の回帰分析結果を表2に示した。直接推定した場合について見ると、開芽初期到達日の場合の決定係数が最も大きく、回帰式が有意でないと判定されたのはシリブカガシとツブラジイの2種と少なく、危険率も最も小さかった。逆に、晩期到達日（直接推定）の場合の決定係数が最も小さく、回帰式が有意でないと判定された樹種数が3種に増え、危険率も大きかった。しかし、晩期到達日（間接推定）の場合は、回帰式が有意でないと判定された樹種数は、晩期到達日（直接推定）の場合と変わらず、3種であった、決定係数は、初期到達日の直接推定法の場合より

も大きな値を示していた。

2. 落葉期のフェノロジー

落葉樹の各落葉期到達日と平均落葉日の一覧を表3に示した。平均落葉日で、樹種間の落葉期の違いについてみると、最も早かったホオノキと最も遅かったコナラの間には、2ヶ月近いズレが認められた。樹種を通した平均は11月13日であった。どの樹種でも、平均落葉日は落葉盛期到達日とほぼ一致していた。

表-3

落葉樹の平均落葉日の予測法の分析結果を表4に示した。最適起算日は樹種により異なり、7月1日から10月1日で、平均値は8月8日と算定された。最適限界温度は22.5℃から40℃で、平均値は29.9℃であった。最小RMSE値は、イロハモミジでは、2.57日と小さかった。コナラも4未満であったが、その他の樹種は4以上で、平均は6.28日となり、かなり大きかった。最適起算日と最適限界温度の組み合わせで求めた平均落葉日までの積算温量と平均落葉日の関係の回帰直線の有意性検定で、有意と判定されたのは15種中7種に過ぎなかった。これら7種の最適起算日、最適限界温度および最小RMSEの平均値は、それぞれ、7月24日、27.3℃および4.88日であった。

表4

常緑樹の落葉期の結果については、データ量が少なく、樹種毎の傾向は読み取れなかった。しかし、樹種を通した月別落葉率（枝条ごとの落葉した葉の月別割合(%)の合計÷サンプル枝条数(14))を見ると(図4)、秋にも小さなピークがあるものの、落葉が、開芽期以後、夏までに集中して起こっていたことが読み取れた。

図-4

3. 気温の変動に伴う開芽期と落葉期の変動予測

日平均気温が一律に1~4℃上昇すると仮定した場合の開芽初期到達日の有効積算温量法による予測結果を図5に示した。なお、回帰式が有意でないと判定されたツブライイとシリブカガシ(表2)は予測対象から除外した。クリの早まる日数は長く、1℃当たり平均6.4日で、同一日平均気温到達日へ移動する場合の約1.2倍と算定され、ミズメ、シラカシ、タブノキでもかなり早まると予想された。しかし、その他の樹種は、同一日平均気温到達日へ移動する場合ほどは、早まる日数が長くならず、全

図5

体の平均で1℃上昇する毎に平均3.36日早まると見積もられた。この値は、同一日平均気温到達日へ移動する場合のおよそ60～65%に相当していた。

落葉樹を対象にした、日平均気温が一律1～4℃上昇すると仮定した場合の、有効積算温量法による平均落葉日と光合成期間の変動予測の結果を図6に示した。予測は、回帰式が有意と判定された7種(表4)のみを対象とした。平均落葉日については、2℃の上昇で9～16日、4℃の上昇で20～28日、1℃上昇する毎に平均6.2日遅くなると算定された(図6a)。これらの平均値の値は、同一日平均気温到達日への移動する場合の遅延日数の約95%となり、ほぼ一致していたといえる。樹種間の差も大きくなかった。光合成期間については、すべての樹種で光合成期間が伸びると予想されたが、クリを除き、同一日平均気温到達日へ移動する場合ほど、光合成期間は伸びず、クリも含めた平均値で、2℃の上昇で20.0日、4℃の上昇で39.6日、1℃の上昇毎に約10.0日伸びると算定された(図6b)。これは同一日平均気温到達日へ移動する場合の約80%に相当していた。

図6

IV. 考 察

1. 展葉期と落葉期の予測法

まず、開芽盛期到達日と晩期到達日の予測法について検討した結果、前報(藤本、2007)の開芽初期の予測の結果と同様に、起算日を2月15日にした場合にRMSEが最小となる頻度が最も高かった(表1)。以上のことは、開芽予測を行う場合、起算日を2月15日前後に設定することが、推定精度を高めるうえで重要となることを意味する。限界温度については、最もRMSEが小さくなった開芽初期の推定の場合でも、最適限界温度が2.5℃以上となる場合は殆どなく、-2.5℃の場合が最も多かった。開芽盛期や晩期の場合は、さらに低い温度が最適限界温度と判定された。また、これまで経験的に用いられていた+5℃に比較的近い0℃以上となった10ケースの最小RMSEの平均値は3.91であったのに対して、それ以外の最適限界温度が-2.5℃未満のケースの

最小 RMSE の総平均は 3.37 で、最適限界温度が低い場合の方が誤差が小さかった。従って、有効積算温量法を用いて、開芽日を予測する場合は、すでに指摘したように（藤本、2007）、氷点下未満といった、かなり低い値を限界温度に設定することで、より誤差の少ない予測が可能となると考えられる。

次に、全般的に、より後期の到達日の予測ほど、精度が低下し、最小 RMSE が大きくなった（表 2）。また、開芽初期到達日までを推定する場合とそれ以後の到達日までを推定する場合は、最適限界温度が幾分異なり、より後期の推定ほど小さい値にずれていた（表 1）。また、落葉樹相互間、常緑樹相互間で比べると、開芽初期到達日と展葉期間に正の相関が認められなかった（図 2）。すなわち、以上のことは、開芽開始までとそれ以後の限界温度や温度に対する反応量が異なっている可能性が高いことを示唆しており、また、このことが後期の推定ほど精度が低くなった理由と考えられる。

展葉期間中の平均気温と展葉期間とは、統計的には有意ではないが、ゆるやかながら、負の相関が認められた（図 3）。この関係に着目して、開芽初期到達日と推定展葉期間を基に開芽晚期到達日を推定することで、直接、晚期到達日を推定する場合よりも、推定誤差（RMSE）が小さくなり、開芽初期到達日の予測と同程度の誤差に収まった（表 2）。回帰式の決定係数は、初期到達日予測の場合より大きくなり、総平均で 0.84 となった。従って、開芽晚期到達日を予測する場合は、推定展葉期間を組み入れた間接推定法を使うことで、より精度の高い予測が可能となると考えられる。本研究では、開芽初期到達時点から開芽晚期到達時点までを展葉期間と見なして解析を進めたが、これらの時点は共に、個体レベルでの開芽・展葉状態を表わす時点に過ぎない。すなわち、展葉期間中の気温と展葉期間に明確な相関が認められなかった理由のひとつも、以上のような展葉期間の定め方に帰着するものと考えられる。従って、今後は、開芽・展葉過程を枝条や個葉のレベルの現象と見なして、樹種による展葉型の相違（Kikuzawa、1983）や、葉の成長期間の相違（藤本・越智、1995；藤本ほか、1995）などに基づいて、より正確な展葉期間を定めた上で、展葉終了期を予測する方

法を検討していく必要がある。

次に、平均落葉日の推定法の分析結果について見ていくと（表4）、その最適起算日と最適限界温度は、樹種により異なるが、平均値はそれぞれ8月8日と29.9℃となった。このことは、平均落葉日を予測するためには、かなり早い時期から積算する必要があることを意味している。平均落葉日の推定精度については、最小RMSEの樹種を通した平均値が6.28もあり、これは開芽期の推定の2倍以上の値に相当していた。また、統計上有意と判断されたのは、15種中7種に過ぎなかった。従って、落葉日の推定法についても、今後、より誤差の少ない推定法を検討していくことが不可欠となる。

2. 気温の変動に伴う開芽期、落葉期、光合成期間の変動予測

本報告では、日平均気温が一律1～4℃上昇した場合の開芽初期到達日、平均落葉日、光合成期間の変化を、予測性が最も高いと判定された起算日と限界温度を組み合わせた有効積算温量法によって試算した。まず、気温が1℃上昇する毎に、開芽初期到達日が樹種を通した平均値で3.36日早まると算定された（図5）。甲斐ほか（1996）は、開芽期と緯度・経度・海拔高の重回帰分析より、イチヨウの開芽が、年平均気温1℃あたり3.9日早まると予測しており、本研究の有効積算温量法による予測結果と大差ない結果といえる。また、青野（1993）によるソメイヨシノの温度変換日数法による開花予測では、上昇温度1℃当たり3日（高知）～6日（青森と秋田）開花が早まる。寒い地域ほど開花の早まりが著しくなるとしており、本研究の調査地の気温ではおよそ4日早まることになり、やはり、本研究の、有効積算温量法による推定結果と大差ない結果となる。すなわち、以上のことは、開芽時期は、樹種を通してみると、気温が上昇しても、同一日平均気温到達日への移動する場合ほどは早まらない可能性が高いことを示唆している。ただし、クリでは、同一日平均気温到達日への移動する場合の約1.2倍となり、逆に、ブナは約35%に過ぎず、コナラ、イチイガシ、ツクバネガシ、ヤブニッケイも50%未満であった。以上の結果は、昇温下での反応が樹種により異なり、また、陽樹性の高い樹種に開芽がより早くなる傾向があることを示唆している。

しかし、樹種当たりの解析サンプル数が少ないので、本予測から、樹種間の違いを抽出することは困難で、今後の研究に待つところが大きいと判断される。

落葉樹の平均落葉日の予測結果については（図 6 a）、 1°C 上昇する毎に平均 6.2 日（落葉樹の樹種を通した平均値）遅くなると予想された。この値は、気温の上昇とともに同一日平均気温到達日へ移動する場合の遅延日数にほぼ一致していた。気温の上昇が落葉に与える影響評価については、これまでに、Kai et al. (1993) や甲斐ほか (1996) による報告がある。Kai et al. (1993) は、落葉日と 9 月から 11 月の月平均気温の相関から、 1°C の気温上昇とともに、イチョウとイロハモミジの落葉期が約 4 日遅くなると推定している。また、甲斐ほか (1996) の、落葉期と緯度・経度・海拔高の重回帰分析による推定に従うと、イチョウの落葉は 1°C 上昇する毎に 4.4 日遅れ、イロハモミジでは 5.87 日遅れる。すなわち、本研究の結果（平均 6.2 日）は、これらの予測値と大差なく、これらの値よりも幾分大きかったことを考慮に入れても、落葉期が、同一日平均気温到達日へ移動する場合より延びることはないことを示唆しているものと推察される。

光合成期間の予測結果については、気温が 1°C 上昇する毎に、平均 10 日伸びると算定され、その値は、平均値で、同一日平均気温到達日へ移動する場合の約 80%に相当していた（図 6 b）。これは、開芽が同一日平均気温到達日へ移動する場合の 60~65%程度早まり、平均落葉日がほぼ同一日平均気温到達日へ移動する場合に等しい程度遅くなることの結果といえる。樹種間では、クリの推定値が最も大きく、クヌギ、カシワがそれに続き、最も小さかったのはブナで、コナラ、トチノキも比較的小さな値を示していた。開芽初期到達日の場合と同様に、相対的に陽樹性の高い樹種ほど大きくなる傾向が認められたことになるが、落葉期の場合も、樹種当たりの解析サンプル数が少ないので、結論は、今後の検討に待つところが大きいと判断される。

気温が上昇すると光合成期間が伸びるので、通常、純生産量は増加すると予想されるが、本研究で示されたように、期間の延長が、光合成能力が低下する落葉期の遅延

によるところが大きく、光合成能力が高い春先の光合成期間はそれほど伸びないのだとすると、光合成量の増加にはあまり期待できないことになる。また、上昇温度によっては、正常な休眠解除が妨げられ、結果的に、開芽・展葉期が大幅に遅れることも考えられる（櫛田、2000）。常緑樹の落葉は、本研究でも認められたように（図6）、開芽後から夏にかけて集中しておこる（只木・香川、1968；齋藤、1981；齋藤、1997など）。従って、常緑樹では、開芽・展葉期がそれほど早くならなくても、古葉によって光合成が代替できるので、気温上昇下で、落葉樹よりも効率的に光合成量を増加させ得ることが予想される。しかし、常緑樹の場合でも、休眠障害は予想されるし、また、樹木がそれぞれの温度域で葉寿命を最適化させているのだとすると（Kikuzawa、1991）、常緑樹の場合でも、気温上昇に伴う不適応化が問題となる。従って、今後、気温変動が樹木や森林に与える影響をより正確に見積もっていくためには、気温上昇に伴う光合成期間のより詳細な変動予測や、葉寿命、光合成量の変化などの詳細な量的評価などが必要になる。

3. 有効積算温量法の有効性と今後の課題

最後に、有効積算温量法の有効性、特に昇温下での適用法や、今後のフェノロジー予測に関わる課題などについて取りまとめる。

まず、上述したように、有効積算温量法を用いて、開芽日を予測する場合は、氷点下といった、かなり低い値を限界温度に設定する必要があると考えられたが、この場合、必ずしも、このような低温域の気温が樹木の開芽促進に大きく関わっていることを意味していない。これまで、限界温度は経験的に 5℃に設定されることが多かったが、5℃に固定する必然性はない（菊澤、1999）。本研究の結果から考えても、それ未満の気温の寄与も充分考えられる（藤本、2007）。-5~-10℃といった低温域の寄与は到底考えられないが、計算上は、有効積算温量法の場合は、最寒日以降に起算日が設けられているため、極度な低温域の温量は積算対象から除外される。また、低温域の積算量は、値が小さいので、総積算量にはあまり効いてこないということもあ

る。すなわち、この方法も、気温が高くなるほど開芽に有効となる単位積算量が大きくなるとする仮定に基づき、開芽に要する総積算量を決める因果論的方法の1つであり、この方法でも、ある程度までの範囲の温度域であれば、昇温下での変化も含め、開芽予測が充分可能と考えられる。藤本（2007）では、開芽初期到達日の予測法の分析において、有効積算温量法による場合と、化学反応速度と絶対温度の関係を表すアレニウス式に基づく温度変換日数法（青野、1993）による場合を比較したが、最小RMSE値は、むしろ有効積算温量法の方が小さかった。このこともまた、有効積算温量法の有効性・信頼性をある程度まで示すものといえる。

しかし、有効積算温量法では、気温の上昇に従って、単位積算温量が一次関数的に増加すると仮定されているが、これは必ずしも正しい仮定とはいえない。むしろ指数関数的増加を仮定する方が理論的に正しいと考えられる（藤本、2007）。パラメータ調整を行うと、限界温度が5℃を大幅に下回るのも、このような直線的増加を仮定しているためといえ、この方法を異なる温度域や著しい昇温下での予測に適用すると、大きな誤差に繋がることも考えられる。有効積算温量法の持つ欠点を修正するモデルとして、並列モデル（Hänninen, 1990）や統合モデル（Chuine, 2000）など、多くのモデルが提案されてきた。これらのモデルでは、単位積算温量の指数関数的増加を仮定しており、低温域での積算量が過大評価されない利点を持つ。低温要求を組み込んでいることでも、優れたモデルといえる。従って、今後、どの地域にも当てはまる予測法や昇温下での予測を考えていく場合には、以上のような、有効積算温量法以外の予測モデルの検討も必要となってくると考えられる。

本研究の観測地の10年間の年平均気温の平均値は13.64℃で、その平年値13.61℃（41年間の平均）と殆ど差がなかった。また、フェノロジーとの対応を考える場合重要となる、春（2月～5月）と夏～秋（8月～11月）の平均気温の平年値からのズレも、それぞれ-0.04℃と+0.06℃と小さかった。従って、本研究では、10年間のフェノロジーデータから有効積算温量の平年値を算定したが、厳密には、自己相関を避けるため、平年値を推定す

るデータを予測対象とするデータから分離し、解析する必要がある。また、本研究では、10年間のフェノロジーデータより、日平均気温が一律1～4℃上昇した場合のフェノロジー変化を予測したが、観測地での実際の10年間の年平均気温の変動幅は2.54℃に過ぎず、平年値から大きく外れるデータ数の少なさから考えても、2℃以上上昇した場合の推定は、外挿による推定と考えざるを得なくなる。従って、今後、気温上昇下でのより精度の高い予測を行っていくためには、さらに観測データ量を増やしたうえで、パラメータなどの調整を行っていくことも必要となる。

引用文献

- 青野靖之 (1993) 温度変換日数法によるソメイヨシノの開花に関する気象学的研究. 大阪府立大学紀要 (農学・生命科学) 45 : 155-192
- Cannell, M.G.R. and Smith, R. T. (1983) Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.* 20: 951-963.
- Chuine, I.(2000) A unified model for the budburst of trees. *J. Theor. Biol.* 207: 337-347
- Chuine, I., Kramer, K., and Hänninen, H. (2003) Plant development models. In: Schwartz, MD (eds) *Phenology: An integrative environmental science*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London, 219-235
- 藤本征司・越智新 (1995) 一斉開葉型の枝条形成パターンについて. 43 回日本林学会中部支部論文集 : 95-96
- 藤本征司・越智新・宮崎仁志・若木哲 (1995) 高木類のフェノロジーと枝条形成パターン—主に開芽、開葉、成長終了期について—. 日本林学会大会論文集 106 : 371-374
- 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
- 藤原章雄・斎藤馨 (2005) ロボットカメラによる定点長期連日映像データの樹木フェノロジー観察への応用. ランドスケープ研究 68 : 927-930
- Hänninen, H. (1990) Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forest Fenn.* 213: 1-47
- Hänninen, H. (2003) Effect of climate change on trees from cool and temperate regions: an ecophysiological approach to modeling of bud burst phenology. *Can. J. Bot.* 73: 158-163
- Harada, Y. and Takada, T. (1988) Optimal timing of leaf expansion and shedding in a seasonally varying environment. *Pl. Sp. Biol.* 3 : 89-87

- Hunter, A.F. and Lechowicz, M.J. (1992) Predicting the timing of budburst in temperate trees. *J.Appl.Ecol.* 29 : 597-604.
- Kai, K., Kainuma, M., Murakoshi, N. and Omasa, K. (1993) Potential effects on the phenological observation of plants by global warming in Japan. *J. Agr. Met.* 48:771-774
- 甲斐啓子・甲斐沼美紀子・大政謙次・戸部和夫・恒川篤史・内嶋善兵衛・大場秀章・吉野正敏・細見正明 (1996) 植物生態系への影響予測に関する研究. (平成5年度～平成7年度環境庁地球環境研究総合推進費終了研究報告書・地球温暖化が植物に及ぼす影響の解明に関する研究、国立環境研究所他編)、10-88
- Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61 : 2133-2139
- Kikuzawa, K. (1991) A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Amer. Natur.* 138:1250-1263
- Kikuzawa, K. (1995) Leaf phenology as an optimum strategy for carbon gain in plants. *Can. J. Bot.* 73: 158-163
- 菊澤喜八郎 (1999) 地球変化と樹木フェノロジー. (河野昭一・井村治編) 環境変動と生物集団. 海游舎、東京
- 木佐貫博光 (1997) 東京大学北海道演習林における樹木のフェノロジー長期観測. (全演協地球環境モニタリング研究分科会編) 森林地域における地球環境モニタリング(IV). 札幌
- 木村徳志・木佐貫博光・倉橋昭夫・佐々木忠兵衛 (1994) ミズナラのフェノロジー—東京大学北海道演習林における 35 年間の経年変動—. *日本林学会大会論文集* 105 : 455-458
- 木村徳志・木佐貫博光・倉橋昭夫 (1995) 北海道に自生する落葉広葉樹 25 種のフェノロジー—年変動ならびに気温との関係—. *日本林学会大会論文集* 106 : 367-370

Kitaoka, S. and Koike, T. (2005) Seasonal and yearly variations in light use and nitrogen use by seedlings of four deciduous broad-leaved tree species invading larch plantations. *Tree Physiology* 25: 467-475.

櫛田達矢 (2000) 樹木の休眠に関する研究. 三重大演報 24 : 1-105

Lindsey, A.A. (1963) Accuracy of duration temperature summing and its use for *Prunus serrelata*. *Ecology*, 44:149-151

Parry, M., Canziani, O., Palutikof, J., Linden, P. and Hanson, C. (2007) *Climate change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. 976pp, Cambridge Univ. Press, Cambridge UK

齋藤秀樹 (1981) 森林におけるリターフォール研究資料. 京都府立大学演習林報告 25 : 78-89

齋藤秀樹 (1997) 常緑針葉樹ヒマラヤスギの春の落葉季節について. 京都府立大学演習林報告 41 : 15-21

佐々木忠兵衛 (1983) 北海道中央部における樹木の植物季節と気温. 森林文化研究 4(1) : 77-86

澤田晴雄・蒲谷肇・大村和也・千嶋武 (1999) 東京大学秩父演習林内ミズナラ6個体のフェノロジー. 50回日本林学会関東支部論文集 : 139-140

Schwartz, MD (2003) *Phenology: An integrative environmental science*. 564pp, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London

Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Marques, M., Averyt, K., Tignor, M.M.B., Miller, Jr., H.L. and Chen, Z. (2007) *Climate change 2007: The Physical Science Basis*. 996pp, Cambridge Univ. Press, Cambridge UK

只木良也・香川照雄 (1968) 森林の生産構造に関する研究 (VIII) コジイほか2、3の常緑樹林における落葉枝量の季節変化. 日本林学会誌 50 : 7-13

表1 有効積算温量法の樹種別開芽到達段階別推定法別の解析結果一覧

樹種	初期到達日				盛期到達日				晩期到達日(直接)				同左(間接)	
	最適限界 温度	最適起算 日	積算有効 温量	最小 RMSE	最適限界 温度	最適起算 日	積算有効 温量	最小 RMSE	最適限界 温度	最適起算 日	積算有効 温量	最小 RMSE	最小 RMSE	最小 RMSE
アカシデ(<i>Carpinus laxifolia</i> Bl.)	-7.5	2/15	770.7	2.57	-5	2/15	812.5	2.72	0	3/1	517.2	3.56	2.78	
ブナ(<i>Fagus cranata</i> Bl.)	-7.5	3/1	570.0	3.71	-7.5	3/1	667.2	3.78	-10	3/1	843.7	4.17	3.67	
コハクウンボク(<i>Styrax shiraiana</i> Mak.)	-7.5	2/15	789.9	2.55	-2.5	2/1	646.1	2.63	-7.5	2/15	973.3	3.36	2.20	
ホオノキ(<i>M. obovata</i> Thumb.)	-7.5	2/15	869.3	2.68	-10	2/1	1311.5	2.81	-10	2/1	1405.8	3.86	2.83	
カシワ(<i>Q. dentta</i> Thumb.)	-7.5	2/15	1145.4	1.73	-10	2/15	1427.0	1.66	-7.5	3/15	963.5	2.74	2.68	
コブシ(<i>Magnolia kobus</i> DC.)	-5	2/15	618.3	2.39	-2.5	2/15	603.5	2.47	-2.5	3/1	592.4	3.05	2.71	
イロハモミジ(<i>Acer palmatum</i> Thumb.)	-5	2/15	793.6	2.37	-7.5	2/1	1265.0	2.30	-7.5	2/1	1401.5	3.00	2.52	
トチノキ(<i>Aesculus turbinata</i> Bl.)	-5	2/15	793.6	2.19	-5	2/15	886.8	2.17	-10	2/15	1376.6	2.90	2.52	
クヌギ(<i>Q. acutissima</i> Carr.)	-5	2/15	849.7	1.87	-7.5	2/15	1145.4	1.97	-10	2/15	1477.6	2.79	2.40	
ミズメ(<i>Betula grossa</i> S. & T.)	-2.5	2/1	529.6	2.59	0	2/1	442.6	2.81	0	1/15	527.3	3.83	2.83	
コナラ(<i>Qercus serrata</i> Thumb.)	-2.5	3/1	378.5	3.61	-5	3/1	576.3	3.59	0	3/1	420.7	3.92	3.35	
アベマキ(<i>Q. variabilis</i> Bl.)	0	2/15	427.0	2.49	-5	3/1	667.0	2.49	-2.5	3/1	608.9	3.13	2.38	
ミズナラ(<i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> Rehd. & Wils.)	0	2/15	427.0	2.02	-7.5	2/15	994.7	2.00	-7.5	2/15	1100.9	2.83	2.20	
クリ(<i>Castanea crenata</i> S. & T.)	2.5	2/1	630.5	3.63	-2.5	2/15	700.7	3.59	-2.5	3/1	657.8	4.11	3.71	
ケヤキ(<i>Zelkova serrata</i> Mak.)	2.5	3/15	247.2	2.68	-10	2/15	1228.3	3.51	-10	2/15	1300.7	3.87	2.63	
ツクバネガシ(<i>Q. paucidentata</i> Franch.)	-10	2/15	1110.1	2.98	-10	3/1	1055.2	3.77	-7.5	3/15	895.3	3.78	3.14	
ヤブニッケイ(<i>Cinnamomum japonicum</i> Sieb.)	-10	3/1	1411.4	2.76	-10	3/1	1619.3	3.29	-10	3/1	1697.6	3.48	2.90	
シロバカガシ(<i>L. glaber</i> Nak.)	-10	3/1	1514.1	5.87	-2.5	3/1	1095.4	6.54	-10	3/1	2082.8	7.13	5.47	
ウバメガシ(<i>Q. phillyradeoides</i> A. Gray)	-5	2/15	775.0	2.98	-7.5	3/1	939.3	3.35	-10	2/15	1402.0	3.65	2.94	
スダジイ(<i>Castanopsis sieboldii</i> Hats.)	-5	2/15	1086.1	3.03	-7.5	3/1	1354.7	3.79	-5	3/15	1130.6	3.95	3.06	
アカガシ(<i>Q. acuta</i> Thumb.)	-5	3/1	1383.2	2.05	-5	3/1	1564.3	2.86	-5	3/1	1682.6	3.10	1.78	
アラカシ(<i>Q. glauca</i> Thumb.)	-2.5	2/15	652.0	1.73	-5	2/1	1072.2	2.70	-2.5	2/15	872.8	1.73	2.01	
ユズリハ(<i>Daphniphyllum macropodum</i> Miq.)	-2.5	2/15	588.2	2.51	-5	2/15	886.8	3.16	-5	2/15	964.7	3.33	2.79	
イチイガシ(<i>Q. gilva</i> Bl.)	-2.5	3/1	511.7	3.48	-10	2/15	1276.6	4.29	-10	2/15	1528.8	4.54	3.46	
ウラジロガシ(<i>Q. salicina</i> Bl.)	-2.5	2/15	749.6	4.22	-2.5	2/15	890.6	5.39	-7.5	2/15	1445.6	6.35	4.15	
マテバシイ(<i>Lithocarpus edulis</i> Rehd.)	-2.5	3/1	745.7	3.03	-5	2/15	1170.0	3.92	-10	2/15	1737.0	4.30	3.32	
タブノキ(<i>Persea thumbergii</i> Kosterm.)	-2.5	1/15	1176.7	2.41	0	2/15	953.7	3.05	-7.5	2/15	1730.6	3.22	2.44	
ツブラジイ(<i>C. cuspidata</i> Schottky)	5	3/15	253.1	7.81	-5	1/15	1278.9	8.37	-5	2/1	1594.9	7.99	7.32	
シラカシ(<i>Quercus myrsinaefolia</i> Bl.)	5	2/1	390.8	3.36	-2.5	1/15	1250.7	4.24	5	3/15	497.7	4.47	3.07	
落葉樹平均	-3.83	2/16	656.0	2.61	-5.83	2/14	891.6	2.70	-5.83	2/18	944.5	3.41	2.76	
常緑樹平均	-3.57	2/18	882.0	3.45	-5.54	2/15	1172.0	4.19	-6.43	2/23	1375.9	4.36	3.42	
総平均	-3.71	2/17	765.1	3.01	-5.69	2/14	1027.0	3.42	-6.12	2/20	1152.8	3.87	3.08	

表2 有効積算温量法による樹種別開芽到達段階別・推定法別の回帰分析結果一覧

樹種	回帰分析 ¹⁾ の決定係数				回帰分析 ¹⁾ の有意性検定 ²⁾			
	初期	盛期	晩期到達日		初期	盛期	晩期到達日	
	到達日	到達日	直接推定	間接推定	到達日	到達日	直接推定	間接推定
アカシデ	0.78	0.85	0.71	0.88	***	***	**	**
ブナ	0.51	0.49	0.42	0.67	*	*	*	non
コハクウンボク	0.66	0.66	0.69	0.89	**	**	**	**
ホオノキ	0.80	0.85	0.61	0.80	***	***	**	*
カシワ	0.81	0.70	0.45	0.82	***	**	*	*
コブシ	0.83	0.80	0.71	0.94	***	***	**	***
イロハモミジ	0.84	0.72	0.59	0.87	***	**	**	**
トチノキ	0.83	0.69	0.70	0.89	***	**	**	**
クヌギ	0.87	0.68	0.49	0.89	****	**	*	**
ミズメ	0.78	0.91	0.77	0.90	**	***	**	*
コナラ	0.73	0.58	0.70	0.87	**	*	**	**
アベマキ	0.83	0.73	0.50	0.86	***	**	*	**
ミズナラ	0.88	0.78	0.57	0.89	****	***	*	**
クリ	0.75	0.71	0.66	0.72	**	**	**	*
ケヤキ	0.78	0.60	0.55	0.81	***	**	*	*
ツクバネガシ	0.58	0.25	0.43	0.64	*	non	*	non
ヤブニッケイ	0.67	0.43	0.44	0.82	**	*	*	*
シリブカガシ	0.34	0.48	0.29	0.91	non	*	non	**
ウバメガシ	0.73	0.43	0.45	0.66	**	*	*	non
スダジイ	0.77	0.53	0.58	0.79	***	*	*	*
アカガシ	0.83	0.73	0.52	0.96	***	**	*	***
アラカシ	0.85	0.74	0.77	0.88	***	**	***	**
ユズリハ	0.86	0.79	0.70	0.87	***	***	**	**
イチイガシ	0.68	0.54	0.55	0.75	**	*	*	*
ウラジロガシ	0.58	0.41	0.34	0.88	*	non	non	**
マテバシイ	0.67	0.61	0.21	0.83	**	**	non	*
タブノキ	0.88	0.80	0.89	0.85	***	**	***	*
ツブラジイ	0.28	0.32	0.51	0.93	non	non	*	***
シラカシ	0.72	0.71	0.69	0.85	**	**	**	**
落葉樹平均	0.78	0.72	0.61	0.85	-	-	-	-
常緑樹平均	0.67	0.56	0.53	0.83	-	-	-	-
総平均	0.73	0.64	0.57	0.84	-	-	-	-

1) 従属変数はすべて当該到達日。独立変数は、晩期到達日・間接推定では、樹種毎の平均初期到達日(10年間の平均値)までの積算温量、平均展葉期間および展葉期間中の平均気温の3変数。それ以外は、当該到達日の10年間の平均値までの積算温量の1変数。積算温量の起算日と限界温度は、すべて、樹種ごとの最適起算日と最適限界温度の組み合わせ。

2) *, p<5%; **, p<1%; ***, p<0.1%; ****, p<0.01%; non, p≥5% (有意差なし)。

表3 落葉樹の樹種別落葉日等一覧(10年間の平均)

樹種	初期 到達日	盛期 到達日	晩期 到達日	終期 到達日	平均 落葉日
ホオノキ	9/26	10/11	10/25	11/7	10/11
ケヤキ	10/10	10/30	11/9	11/14	10/27
ミズメ	10/14	11/4	11/12	11/20	10/29
トチノキ	10/31	11/7	11/12	11/16	11/6
カシワ	11/6	11/10	11/14	11/17	11/9
ブナ	11/3	11/13	11/20	11/25	11/11
ミズナラ	11/4	11/13	11/19	11/23	11/11
アカシデ	11/7	11/16	11/20	11/24	11/14
クヌギ	11/7	11/17	11/23	11/28	11/16
コブシ	11/11	11/18	11/24	11/27	11/17
コハクウンボク	11/17	11/21	11/25	11/30	11/21
アベマキ	11/21	11/28	12/3	12/7	11/27
イロハモミジ	11/25	12/2	12/6	12/10	11/30
クリ	11/19	12/4	12/13	12/19	12/1
コナラ	11/27	12/3	12/9	12/14	12/2
平均	11/6	11/15	11/22	11/27	11/13

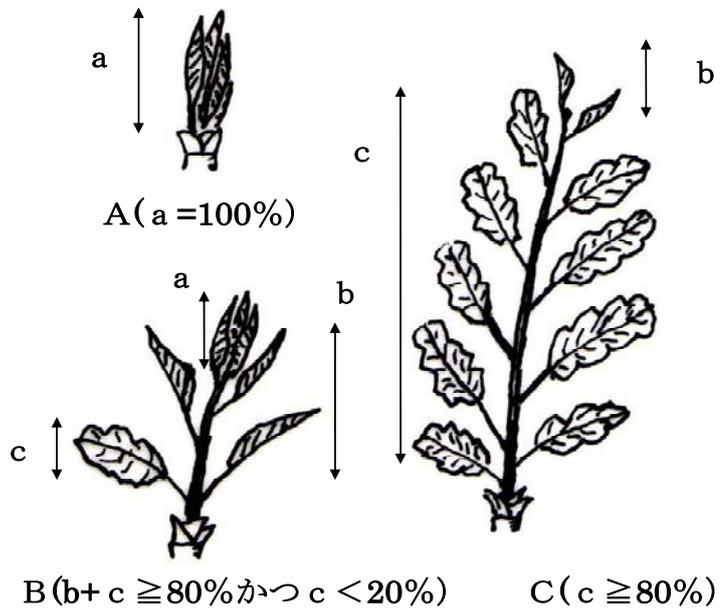
表4 平均落葉日予測法の分析結果一覧

樹種	最適起算日 (月/日)	最適限界温度 (°C)	最小RMSE	回帰分析 ¹⁾	
				決定係数	有意性検定 ²⁾
イロハモミジ	7/15	25	2.57	0.79	**
コナラ	9/15	22.5, 25	3.81	0.55	*
ブナ	7/1	40	4.14	0.40	*
トチノキ	8/15	22.5	4.20	0.70	**
クリ	7/15	30	4.28	0.44	*
コブシ	9/1	22.5	6.38	0.33	non
ホオノキ	10/1	37.5	6.86	0.21	non
コハクウンボク	9/1	37.5, 40	7.07	0.07	non
クヌギ	7/1	25	7.13	0.40	*
アカシデ	8/15	25	7.55	0.17	non
アベマキ	9/15	27.5, 30	7.77	0.23	non
ミズメ	9/1	30, 32.5	7.96	0.01	non
カシワ	7/15	25	8.02	0.66	*
ミズナラ	7/1	35	8.08	0.14	non
ケヤキ	7/15	35	8.36	0.07	non
平均	8/8	29.9	6.28	0.35	
平均2 ³⁾	7/24	27.3	4.88	0.56	

1) 従属変数は平均落葉日、独立変数は平均落葉日の10年間の平均値までの樹種毎の最適起算日と最適限界温度の組み合わせで求めた積算温量。

2) *, $p < 5\%$; **, $p < 1\%$; non, $p \geq 5\%$ (有意差なし)。

3) 有意性検定で有意差が認められた8種の平均



- a, 群状をなしている葉（開出していない葉、少なくとも一部の葉は肉眼で測定可能）
- b, 開出するが完全には葉身が開いていない葉
- c, 開出し、完全に葉身が開いている葉（葉身の長さが最終サイズの50%以上に到達）

図1 開芽到達日の判定法

開芽初期到達日：A以上の状態の芽の割合が樹冠全体の20%以上に到達した日

開芽盛期到達日：B以上の状態の芽の割合が樹冠全体の50%以上に到達した日

開芽晩期到達日：C以上の状態の芽の割合が樹冠全体の80%以上に到達した日

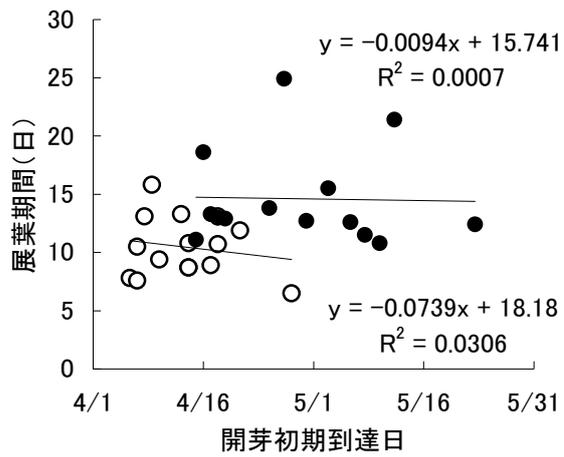


図2 開芽初期到達日と展葉期間の関係
○落葉樹 ●常緑樹

各点は、樹種毎の10年間の平均値を示す。

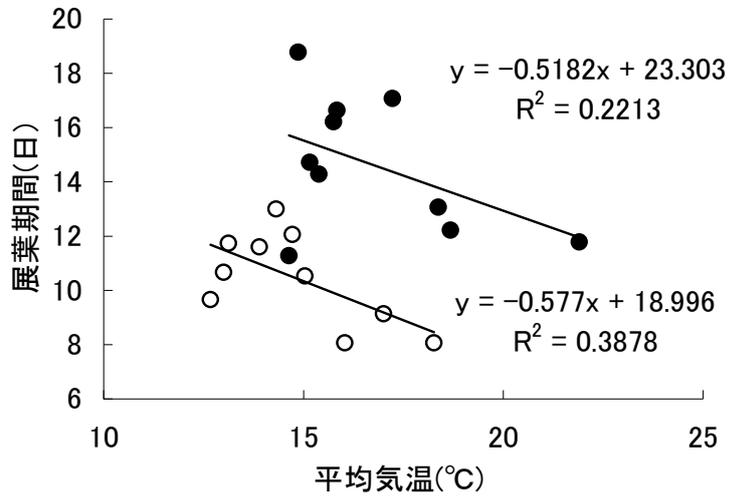


図3 開芽初期到達日から晩期到達日まで
の平均気温と平均展葉期間の関係

○ 落葉樹全体 ● 常緑樹全体

各点は、落葉樹ごと、常緑樹ごとの各年・全種の平均値。

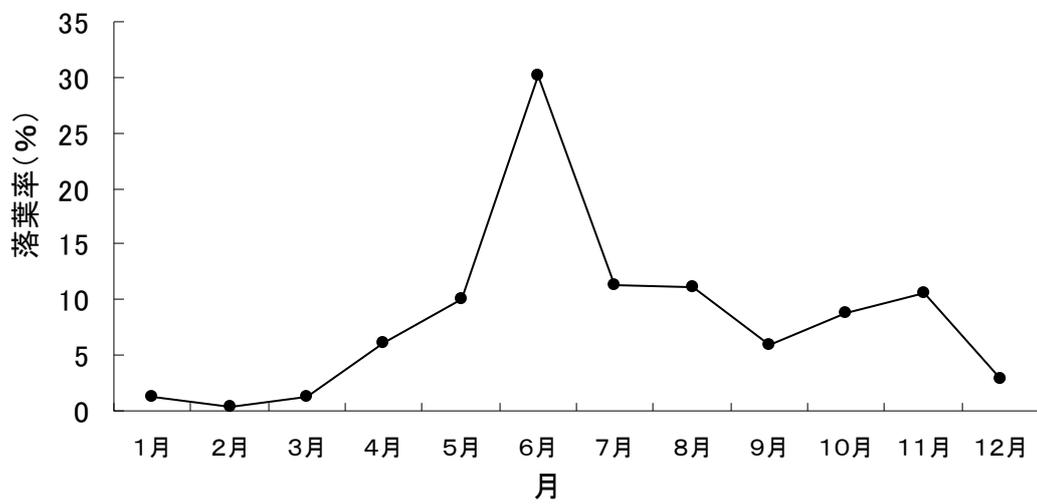


図4 常緑樹の月別落葉率(樹種を通した平均)

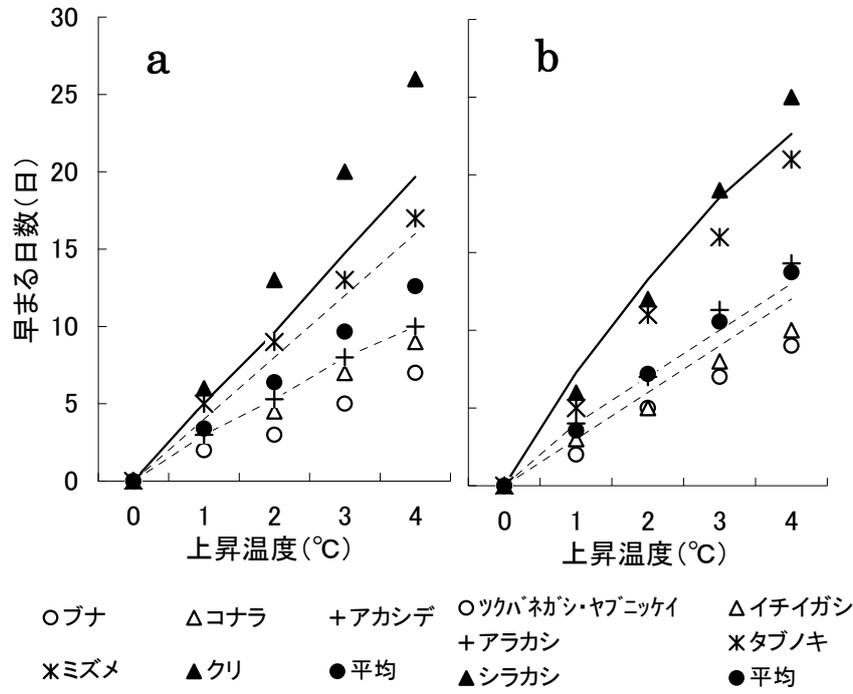


図5 日平均気温が一律1～4℃上昇した場合の開芽初期到達日の変動予測
 a は落葉樹、b は常緑樹。破線はその他の樹種が入る範囲、実線は、同一日平均気温到達日へ移動する場合を示す。

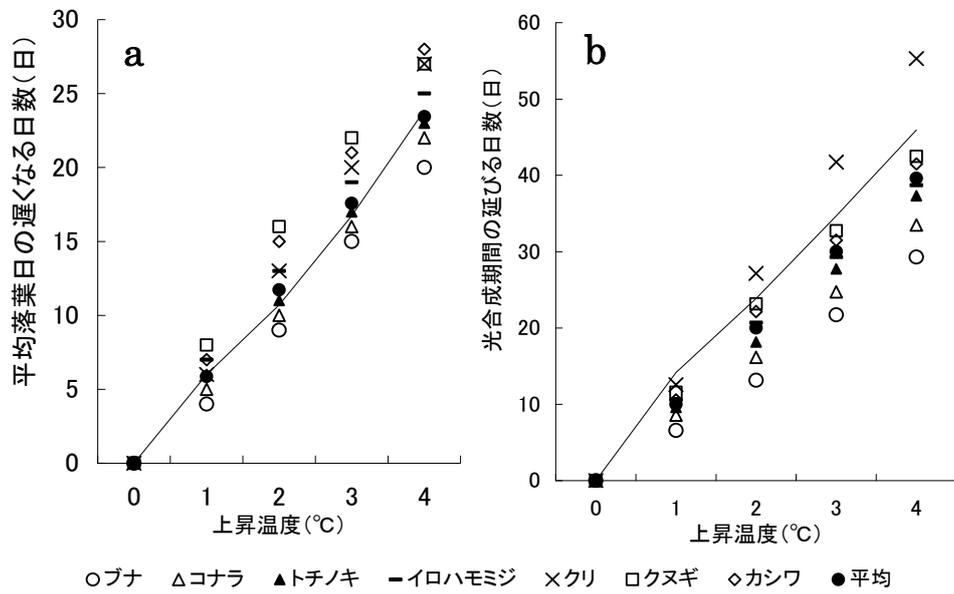


図6 日平均気温が一律1～4℃上昇した場合の平均落葉日と光合成期間の変動予測

a は平均落葉日、**b** は光合成期間。実線は、同一日平均気温到達日へ移動する場合を示す。