

論 文

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

藤本 征司^{*1}

藤本征司：広葉樹 29 種の 10 年間の開芽フェノロジー観測に基づく開芽日予測法の検討 日林誌 89:253~261, 2007
 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 種の開芽フェノロジーの観察を 10 年間行い、有効積算温量法と温度変換日数法を用いた、開芽日予測法の検討を試みた。どちらの予測法でも、起算日を 2 月 15 日に設定した場合に、推定誤差が最も小さくなる樹種や個体が多かった。有効積算温量法の場合は、推定誤差を最小にする限界温度は、およそ $-7.5 \sim -2.5^\circ\text{C}$ で、温度変換日数法の推定誤差を最小にする Ea (温度特性値) は、およそ 10~15 と算定された。どちらの予測法でも、推定誤差が最小となる積算温量 (または温度変換日数) と起算日の組み合わせを用いることで、ある程度まで精度の高い開芽日予測が可能になると考えられる。議論では、二つの予測法の利点や問題点について言及した。
 キーワード：温度変換日数、開芽日予測法、推定誤差、積算温量

Fujimoto, S.: Analysis of Prediction Methods for Budburst Days Based on the Phenological Observation in 29 Broad-leaved Tree Species for 10 Years. J. Jpn. For. Soc. 89: 253~261, 2007 Budburst phenology was observed in 29 broad-leaved tree species for 10 years at the Kamiatago Field of Shizuoka University, Japan, located in the warm temperate zone. Prediction methods for budburst days were developed using CT (Cumulative Temperature) and DTS (the number of Days Transformed to Standard temperature) models. In both models, the frequency distribution of starting days of accumulation minimizing the prediction error indicated the lowest value in the case of 45 days from January 1. In the CT model, the threshold temperature values minimizing the standard error were approximately from -7.5 to -2.5°C , while in the DTS model, the Ea values (temperature characteristic) minimizing the error were approximately between 10 and 15. Thus, these parameter sets consisted of starting days and threshold temperatures (or DTS) minimizing the prediction errors which enable the realization of adequate methods to predict budburst days. In discussion, applicability and problems in the two models were mainly discussed.

Key words: prediction error, prediction methods for budburst days, the number of days transformed to standard temperature, thermal time

I. はじめに

フェノロジーとは、生物が季節の推移に応じて示す、生活の種々相 (菊澤, 1999) であり、気象の変化にともなう動植物がほぼ 1 年周期で示す形態や生態の変化 (青野, 1993) であるといえる。フェノロジーの諸様相を知ること、環境変動に対する生物種の応答パターン (適応戦略) の理解が深まり、その生物種の生育適期の判定や生態制御が容易となる。また、近年では、地球温暖化などの地球環境変動がもたらす生物相への影響予測への応用にも期待が高まっている。そのため、これまで、さまざまな生物種について、多くのフェノロジー研究が行われ (Schwartz, 2003), 地球環境の変動予測への応用も試みられている (青野, 1993; Kai *et al.*, 1993; Houghton *et al.*, 1996)。

森林樹木についても、その環境に対する応答パターンの理解や生態制御を目的として、これまでに、さまざまなフェノロジー観測が進められ (Kikuzawa, 1983; 菊澤, 1986; 藤本ら, 1995; 戸田ら, 1998; 藤原・斎藤, 2005 など)、近年では、フェノロジー過程の記録のみならず、気温との関連を解析目的とする研究事例も増加している。

本研究では、樹木フェノロジーの内、その最も重要な時期の一つである開芽期のフェノロジーを取り上げた。開芽フェノロジーについても、これまでにさまざまな知見が得られている。すなわち、Kai *et al.* (1993), 木村ら (1994), 澤田ら (1999) などは、開芽時期と開芽期の平均気温との間に高い相関関係が認められることを明らかにし、佐々木 (1983), 木村ら (1994), 木佐貫 (1997), 澤田ら (1999) などは、開芽時期と積算温量の高相関があることを明らかにしている。しかし、今後、信頼性の高い開芽日予測法を開発していくためには、開芽時期と気温の相関関係ではなく、因果関係に基づく予測法の検討が必要となるなど、残された課題も少なくない。その最も単純なモデルである有効積算温量による予測法に関しても、限界温度 (臨界点) と有効温量の起算日の値の調整が十分に検討されていない状況にある。限界温度については、吉良 (1949) が温量指数 (暖かさの指数) の限界温度として採用した 5°C を使う事例が多いが (木村ら, 1995; 木佐貫, 1997; 澤田ら, 1999 など)、 5°C に固定する根拠は必ずしも明確ではない。菊澤 (1999) が指摘しているように、樹種によって限界温度が異なる可能性も高い。有効温量の起算日についても同様で、

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: fujimoto@agr.shizuoka.ac.jp

¹ 静岡大学農学部 (422-8529 静岡市駿河区大谷 836)

Faculty of Agriculture, Shizuoka University, 836 Ohya, Suruga-ku, Shizuoka 422-8529, Japan.
 (2006 年 10 月 12 日受付; 2007 年 3 月 28 日受理)

これまでのところ、統一的な基準は得られていない。すなわち、限界温度ならびに起算日は、ともにいずれの樹種や地域にも当てはまる定数というよりも、ケースごとに分析した上で、値を調整すべきパラメータといえる（青野, 1993）。しかし、現在のところ、これらの値の調整を基にした予測法の検討はなされていない。また、日本において、これまで最も長期間かつ広域に渡って観測されてきたソメイヨシノの開花期については、有効積算温量にかわる指標として、温度変換日数が導入され、精度の高い開花予測法が開発されているが（小元・青野, 1989；青野, 1993）、この方法を園芸樹木の開花へ適用した例はあるものの（青野・小元, 1992）、森林樹木の開芽フェノロジーに適用した事例は、現在のところみあたらない。

そこで、本報告では、広葉樹の開芽フェノロジーの10年間の観測結果を用い、有効積算温量法や温度変換日数法による開芽日予測の方法やその有効性・適用可能性について検討することにした。

II. 観測地、観測材料および方法

開芽フェノロジーの観測は、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（静岡県浜松市）の森林ステーション内見本林で行った。観測地は、北緯34度55分、東経137度45分、標高430mの暖温帯に位置し、年平均気温および年平均降水量は、過去30年間の平均で、それぞれ、14.4℃および2,300mmである。フェノロジーの観測対象は、見本林に植栽されている広葉樹29種38個体（ブナ、アカシデ、イロハモミジ、アラカシ、ウバメガシ、シラカシ、アカガシ、シロブカガシ、スダジイが各2個体、コナラ、ミズナラ、カシワ、アベマキ、クヌギ、クリ、ミズメ、ホオノキ、コブシ、ケヤキ、コハクウンボク、イチイガシ、ツクバネガシ、ウラジロガシ、マテバシイ、ツブラジイ、ユズリハ、ヤブニッケイ、タブノキ、トチノキが各1個体。常緑樹14種、落葉樹15種）である。観察木の平均胸高直径は9.71cmで、最大17.5cm、最小3.5cmである（2005年4月現在）。また、その観測期間は、1996年から2005年の10年間である（ただし、ミズメには2年間、ウラジロガシとマテバシイにはそれぞれ1年間の欠測がある）。観測の客観性を高めるために、1993年より予備調査（藤本ら, 1995；藤本, 1997）を行い、枝条レベルと個体レベルの開芽度合いの判定基準を、倉橋・梶（1994）を参考にして、表-1のように定めた。1996年からの本調査では、この判定基準に従って、調査日ごと・個体ごとに、樹冠全体を対象にして、開芽が予想される枝条の総数に対する各開芽度に達した枝条数の割合を、5~10%単位で記録した。観測は、およそ、3~7日間隔で行い、開芽が急速に進行する4月上旬から5月中旬にかけては週2回調査した。調査終了後、各樹種の開芽初期到達日、盛期到達日、晩期到達日を算定し、見本林に隣接する気象観測施設（標高430m、気象観測地点から観察木までの距離は20~45m）で得られた気温データを用いて、気温と開芽

表-1. 開芽度合いの判定基準

枝条レベル	枝条の状態
開芽度1	芽がふくらみ、芽鱗の下部が伸長成長して、色の薄くなり始めた状態
開芽度2	芽が開き始めた状態（普通葉の一部が少しでも見え始めた状態）
開芽度3	葉（順次開葉型では春葉のみを対象とする）は群状をなしている*が、芽が完全に開き始めた状態。葉長の測定がほぼ可能になった葉が現れ始めた状態
開芽度3.5	1枚でも、開出葉が認められ始めた状態
開芽度4	8割以上の葉は、まだその葉身が完全には開いていないが、葉の8割以上が開出した状態
開芽度4.5	芽鱗（托葉。順次開葉型の場合は、春葉の托葉のみを対象）は2割以上残存しているが、8割以上の葉の葉身が完全に開いた状態になった状態
開芽度5	残存する芽鱗（托葉を含む）が2割未満となった状態
個体レベル	樹冠の状態
初期	開芽度3以上を示す枝条が全体の2割以上になった状態
盛期	開芽度4以上を示す枝条が全体の半分以上になった状態
晩期	開芽度4.5以上を示す枝条が全体の8割以上になった状態

*群状をなすとは、どの葉も他の葉や母軸から遊離していない状態、すなわち、開出していない状態をさす。

フェノロジーとの関係性を分析した。なお、本研究では、分析は、樹種ごとにまとめて行うことにし、2個体調査した樹種については、2個体の開芽日の平均値を樹種が示した開芽日とみなして解析した。したがって、全樹種の平均値も、落葉樹、常緑樹ごとの平均値も、個体ごとの値の平均値ではなく、樹種ごとの値の平均値で示した。

本報告では、検討対象として、二つの開芽予測法を取り上げたが、そのうち、有効積算温量による予測法（有効積算温量法と呼ぶ）とは、有効積算温量（ f_i ）、限界温度（ s ）、起算日（ t_0 ）の三つのパラメータからなる下記の推定式（1）によって、 x_t （ t 日目の日平均気温、本報告では、日最高気温と日最低気温の平均値）の経時的変動に伴い、フェノロジー現象が起こる日（ y 、1月1日からの経過日数）がどう変化するかを予測する方法であり、三つのパラメータの値が適切であるほど、推定の精度が高まる（Chuine *et al.*, 2003）。

$$\sum_{t=t_0}^y T(x_t) = f_i$$

$$T(x_t) = 0 \quad x_t \leq s \text{ の場合} \quad (1)$$

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

本報告では、有効積算温量（ f_i ）は、各年（ i 年）の起算日から実際の開芽日（ y_a ）までの積算温量（ f_{i_a} ）の平均値（10年間の平均値）で代替できるとみなして、まず、全樹種の平均値と樹種ごとに、限界温度と起算日の組み合わせごとの有効積算温量（ f_i ）を下式（2）で定めた。

$$f_i = \sum_{t=1}^{10} \frac{1}{10} \{ \sum_{t=t_0}^{y_a} T_i(x_{it}) \} / 10 \quad (2)$$

ここで、 x_{it} および T_i は、それぞれ、 i 年目の t 日目の日平均気温と i 年目の t 日目の積算温量である。（1）式より、各年の開芽予想日（ y ）を算定し、その値と実際の開芽日との推定誤差が最小となる限界温度と起算日の組み合わせを求めた。分析に際し、10年間を通した平均誤差については、開

芽予想日と実際の開芽日の平均二乗誤差の平方根(RMSE)で評価した(青野, 1993)。

もう一つの予測法である温度変換日数法とは、有効積算温量による方法の $T(x_t)$ と有効積算温量 (f_1) を、それぞれ、温度変換日数 ($D(x_t)$) と有効積算温度変換日数 (f_2) に換えて用いる推定法で、下式 (3)~(4) で記述できる。

$$\sum_{t=t_0}^y D(x_t) = f_2 \quad (3)$$

$$D(x_t) = \text{EXP}\{Ea \cdot (x_t - T_s)\} / (R \cdot x_t \cdot T_s) \quad (4)$$

温度変換日数 ($D(x_t)$) は、温度変化に伴って変わる、生物の側の変化量を表す指標の一つであり、時間 t (日) における変化量が、特定の標準温度下でのその何日分に相当するかを表している(金野・杉原, 1986)。 x_t は、 t 日目の日平均気温で、絶対温度換算値が用いられる。 Ea はみかけの活性化エネルギー ($\text{cal} \cdot \text{mol}^{-1}$, 温度特性値), R はモル気体定数 ($1.987 \text{ cal} \cdot \text{deg}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$) である。また、 T_s は標準温度 (K) で、変化量が最大となる温度を表すが、本解析では、青野 (1993) に従って、摂氏換算で 25°C に相当する 293.15 K を用いた。以上のように、温度変換日数法は、 T_s を定数とみなすと、 f_2 , Ea , t_0 の三つのパラメータからなる推定式となる。そのため、本解析では、この方法による場合も、有効積算温量法の f_1 に対応する f_2 の値を、各年の起算日から実際の開芽日までの積算温度変換日数の平均値で推定可能と見なして算定したのち、開芽予想日と実際の開芽日の推定誤差が最小となる Ea と起算日の組み合わせを求めた。

III. 結 果

1. 気温の変動

開芽日調査の前年の12月から6月にかけての月平均気温の10年間の推移を表-2に示した。気温の年次変動や月次変動は著しかった。春先(2月から4月)の気温は、1998, 2004, 2002年の順に高く、1996, 2000, 1997年の順に低かった。また、2000年は、前年12月と1月の月平均気温が高く、暖冬傾向を示していた。1998, 1999および2005年にもわずかながらその傾向が認められた。

2. 開芽期の年次変動

樹種別の開芽初期到達日の年次変動を図-1a, b, c, dに示した。常緑樹、落葉樹ごと一括した、開芽初期、盛期、

晩期到達日の年次変動を図-2a, b, c, dに示した。樹種により、開芽日が大幅に異なり、ブナ、コナラ、ミズメ、アカシデ、コブシでは、開芽が早かった2002年には、3月中旬に開芽初期に到達した。アカガシは樹種間で最も開芽が遅く、最も開芽が早かった1998年でも、5月12日であった。シリアカガシもきわめて遅く、2001年では、アカガシよりも開芽が遅かった。全般的に、落葉樹の方が常緑樹よりも開芽が早かった(図-2)。落葉樹のうち最も開芽が遅かった

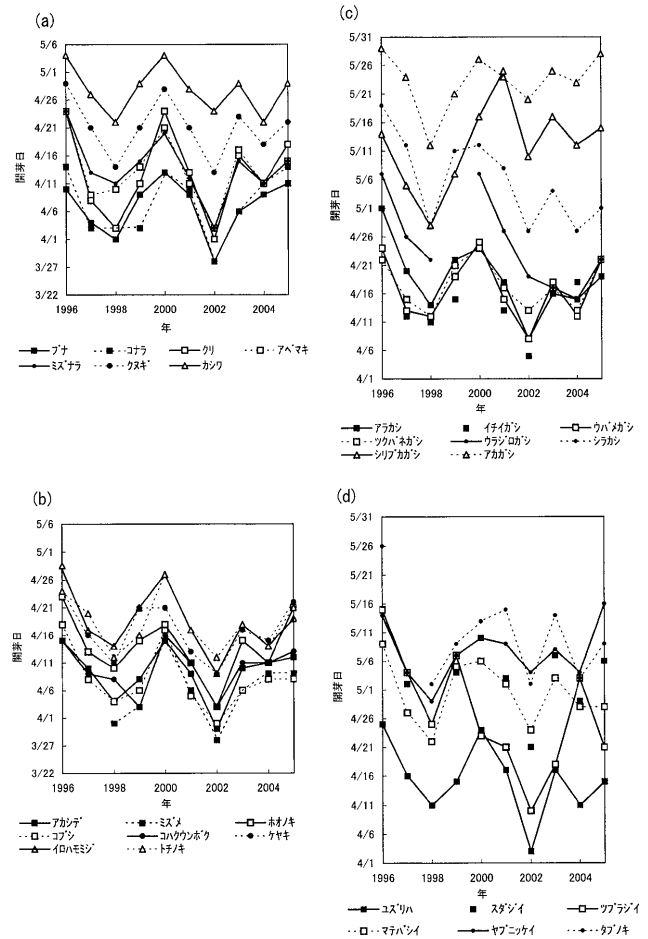


図-1. 開芽初期到達日*の年次変動

(a) と (b), 落葉樹; (c) と (d), 常緑樹。*冬芽の20%が開芽度3に到達した日。

表-2. 月平均気温 (°C, 12~6月)

年	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	平均
前年12月	2.6	4.5	6.4	4.9	5.4	5.9	2.4	3.1	3.4	5.1	4.4
1月	1.8	1.5	2.0	3.3	5.0	1.7	3.6	2.6	2.7	2.9	2.7
2月	1.3	2.2	4.2	3.4	1.7	4.0	4.6	4.5	4.7	3.1	3.4
3月	5.1	6.8	7.7	8.4	5.8	6.6	8.7	6.5	7.1	5.8	6.8
4月	8.6	11.6	17.3	11.8	11.9	12.8	13.5	12.4	13.4	12.9	12.6
5月	15.1	15.4	18.2	17.0	17.1	16.8	16.4	15.7	17.4	15.6	16.5
6月	18.7	18.8	19.5	19.7	19.4	20.6	19.2	19.9	20.6	20.6	19.7
12~1月の平均	2.2	3.0	4.2	4.1	5.2	3.8	3.0	2.8	3.0	4.0	3.5
2~4月の平均	5.0	6.9	9.8	7.8	6.5	7.8	9.0	7.8	8.4	7.2	7.6

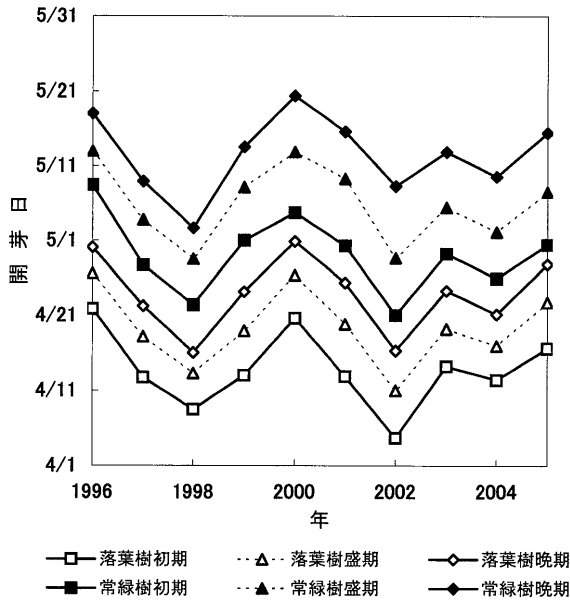


図-2. 各開芽期到達日の年次変動
落葉樹・常緑樹ごとの樹種を通した平均値。

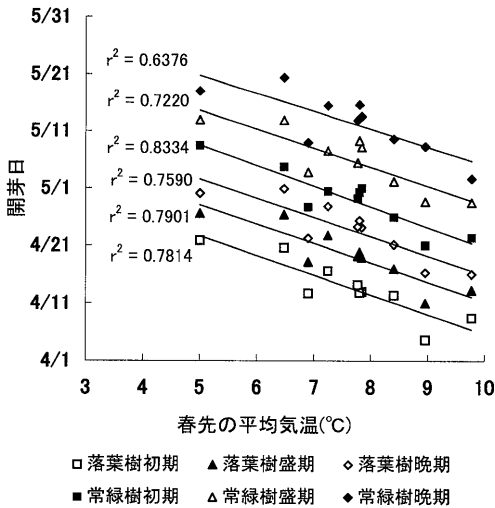


図-3. 春先(2月から4月)の平均気温と開芽日の関係
落葉樹・常緑樹ごとの樹種を通した平均値。

カシワでも、平均開芽日は4月27日で、常緑樹の平均値よりも3日早かった。開芽日は年によっても大幅に変動し、最も変動幅が大きかったシリブカガシでは、1カ月近い変動幅を示していた。年次変動は樹種により異なるが、同調する傾向も認められ、1996年と2000年で極小値、1998年と2002年で極大値を示す樹種が多かった。全般的に、常緑樹より落葉樹の方が年次変動の同調性が高かった。しかし、落葉樹と常緑樹ごとの平均値でみると、このような同調性は、常緑樹の場合でも明瞭に認められるようになり、その傾向は、盛期到達日や晩期到達日で比べた場合でも明瞭に認められた(図-2)。春先(2~4月)の平均気温と開芽日

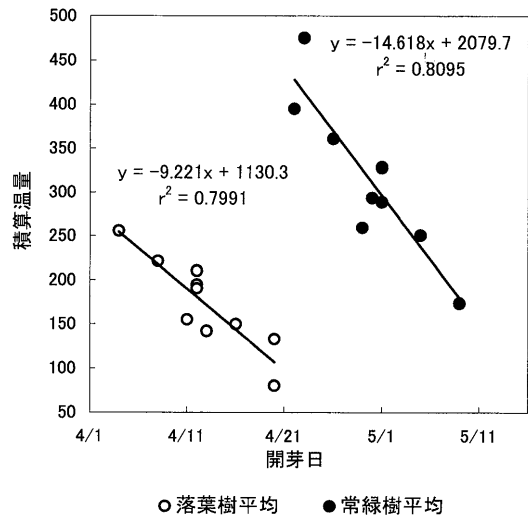


図-4. 実際の開芽日と平均開芽日までの有効積算温量の関係
限界温度5℃、起算日2月1日。

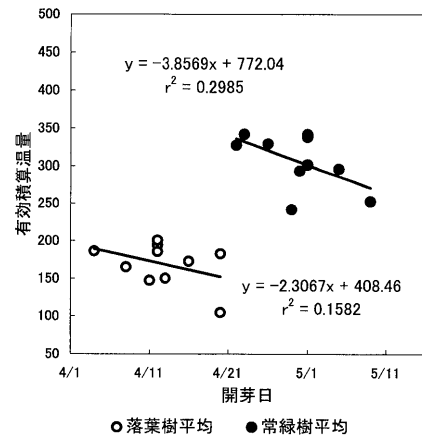


図-5. 実際の開芽日と開芽日までの有効積算温量の関係
限界温度5℃、起算日2月1日。

の関係を図-3に示した。いずれの到達日で比べた場合でも、春先の気温と開芽日の間に、ある程度まで明瞭な相関関係が認められた。しかし、決定係数は、常緑樹の初期到達日の場合を除き0.8以下で、常緑樹の晩期到達日の場合の決定係数は0.64と、必ずしも大きくなかった。

3. 開芽期予測法の検討—予備的解析

常緑樹全体と落葉樹全体の年ごとの実際の開芽日(樹種を通した平均値)と平均開芽日までの積算温量の関係を図-4に示した。これは、開芽日を開芽初期に到達した日とし、限界温度を標準的な5℃、起算日を、平年の最寒日に近い2月1日とした場合の結果である。なお、平均開芽日とは開芽日の10年間の平均値である。相関は明瞭で、開芽日が早いほど、積算温量が多い傾向が認められた。しかし、実際の開芽日と実際の開芽日までの積算温量の関係をみると、ばらつきが大きくなった(図-5)。また、相関は低いが、平均開芽日までの積算温量との比較の場合と同様に、

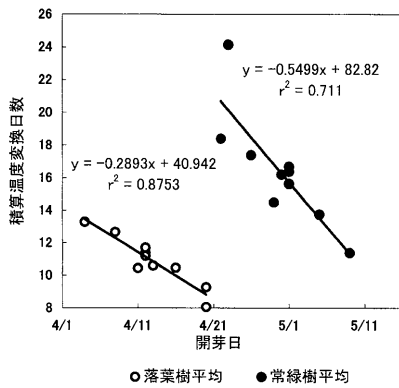


図-6. 実際の開芽日と平均開芽日までの積算温度変換日数の関係

Ea 17.5, 起算日 2月1日。

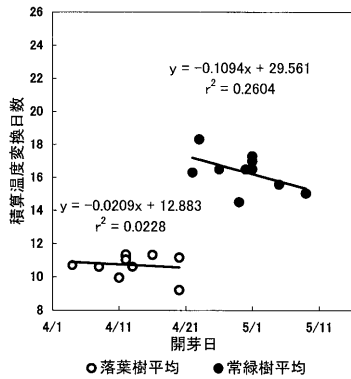


図-7. 実際の開芽日と開芽日までの積算温度変換日数の関係

Ea 17.5, 起算日 2月1日。

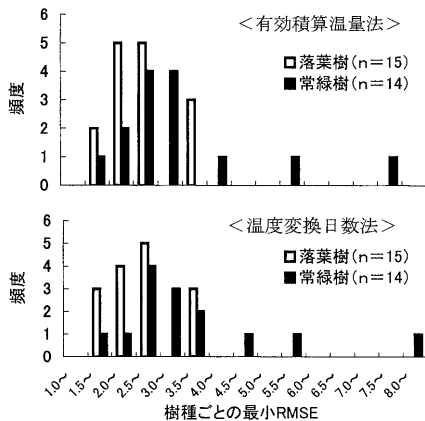


図-8. 樹種ごとの開芽日の最小 RMSE の頻度分布
RMSE は平均二乗誤差の平方根の値。

開芽が早い年ほど、開芽日までに要した積算温量が大きくなる傾向が認められた。このことは、限界温度 5℃ と起算日 2月1日の組み合わせでは、精度の高い開芽日予測はできず、また、開芽が早い年ほど、開芽予想日が実際よりもマイナス方向に、遅い年ほどプラス方向にずれるという不

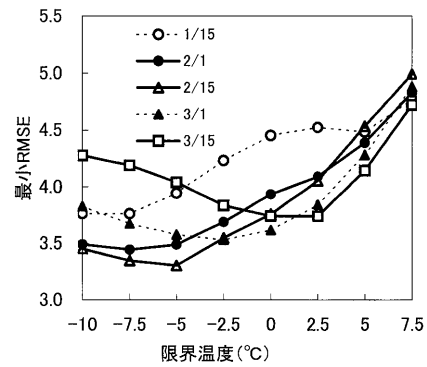


図-9. 有効積算温量法における限界温度と最小 RMSE の関係

凡例の日付は起算日、最小 RMSE は樹種を通した平均値。

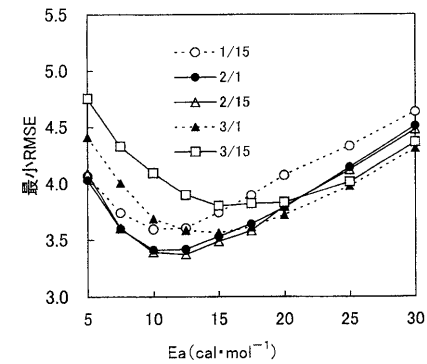


図-10. 温度変換日数法における Ea と最小 RMSE の関係

凡例の日付は起算日、最小 RMSE は樹種を通した平均値。

都合が生じることを意味している。

実際の開芽日(常緑樹、落葉樹ごとの樹種を通した平均値)と年ごとの平均開芽日までの積算温度変換日数 ($\Sigma D(t)$) の関係を図-6 に示した。ここでは、小元・青野 (1989) や青野 (1993) がソメイヨシノの開花予測に用いた値 (それぞれ 17~19 と 17) に近い 17.5 を Ea とし、起算日を、有効積算温量の場合と同様の 2月1日とした。積算温量の場合と同様に、積算温度変換日数が大きい年ほど、開芽が早くなる傾向が認められた。一方、実際の開芽日と開芽日までの温度変換日数の関係をみると、常緑樹では、有効積算温量の場合と同様に、ばらつきが大きくなり、開芽が早い年ほど、実際の開芽日までに要した日数が長くなる傾向が認められた (図-7)。落葉樹では、このような傾向は認められなかったが、ばらつきは大きかった。したがって、温度変換日数の場合でも、 Ea 17.5℃、起算日 2月1日の組み合わせでは、精度の高い開芽日予測は困難であり、 Ea と起算日をパラメータとみなして、予測にとって最適な値を算定する必要があると判断できる。

表-3. 最小 RMSE を示す限界温度または Ea と起算日の組み合わせの種数分布

a) 有効積算温量法による場合

起算日	限界温度 (°C)								合計
	-10	-7.5	-5	-2.5	0	2.5	5	7.5	
1/15				1					1
2/1				1		1	1		3
2/15	1	4	6	3	2				16
3/1	2	1	1	3					7
3/15						1	1		2
合計	3	5	7	8	2	2	2	0	29

b) 温度変換日数法による場合

起算日	Ea (cal · mol ⁻¹)									合計
	5	7.5	10	12.5	15	17.5	20	25	30	
1/15			1	2	1		1			5
2/1		1	1	2			1	1		6
2/15		2	2	2	3	1	1	1		12
3/1		1	2							3
3/15					1	1	1			3
合計	0	4	6	6	5	2	4	2	0	29

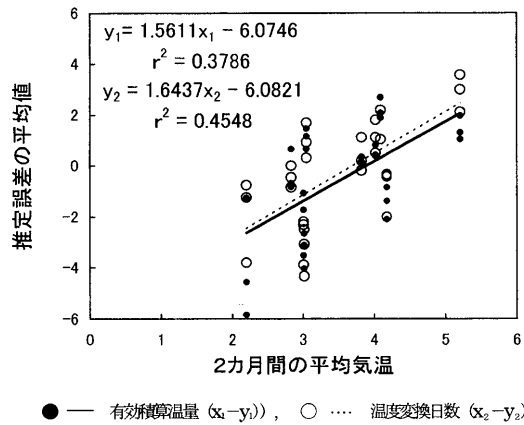


図-12. 12月から1月の2カ月間の平均気温と推定誤差の平均値の関係

推定誤差は各年の実際の開芽日の予測値からの誤差の樹種を通じた平均値を示す。

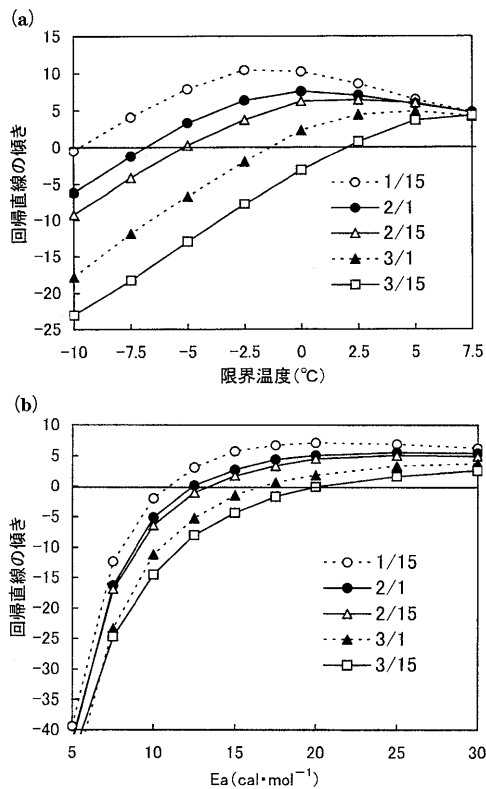


図-11. 有効積算温量法における限界温度および温度変換日数法における Ea と回帰直線の傾きの関係

(a) 有効積算温量法における限界温度と回帰直線の傾きの関係、回帰直線の対象となる x と y は実際の開芽日と積算温量、(b) 温度変換日数法における Ea と回帰直線の傾きの関係、回帰直線の対象となる x と y は実際の開芽日と積算温度変換日数。凡例の日付は起算日。

4. 開芽期予測法の検討—本解析

開芽予測にとって最適な限界温度、 Ea 値および起算日を決めるために、有効積算温量法による場合については、限界温度を -10°C 、 -7.5°C 、 -5°C 、 -2.5°C 、 0°C 、 2.5°C 、

5°C 、 7.5°C の 8 とおり、起算日を 1/15、2/1、2/15、3/1、3/15 の 5 とおり、合計 40 とおりの組み合わせについて、それぞれの、開芽予想日、開芽予想日の実際の開芽日からの推定誤差などを樹種ごとに算出した。全樹種を通じた平均値についても同様の分析を行った。温度変換日数法の場合については、 Ea を 5、7.5、10、12.5、15、17.5、20、25、30 の 9 とおり、起算日は、有効積算温量法と同様の 5 とおり、合計 45 とおりの組み合わせについて、同様の分析を行った。

樹種ごとの開芽日の最小 RMSE の頻度分布を図-8 に示した。なお、最小 RMSE とは、樹種ごとに RMSE が最も小さくなった起算日と限界温度（温度変換日数法の場合は Ea ）の組み合わせが示した RMSE 値である。有効積算温量法による場合でも、温度変換日数法による場合でも、ほとんどの樹種の最小 RMSE は 4 未満におさまリ、全樹種の最小 RMSE の平均値は、有効積算温量法の場合は 3.01、温度変換日数法の場合は 3.09 であった。また、最小 RMSE が 4 以上となった 3 樹種（シリブカガシ、ウラジロガシ、ツブラジイ）を除く 26 種の最小 RMSE の平均値は、それぞれ、2.67 と 2.73 であった。常緑樹 14 種の最小 RMSE の平均値は、有効積算温量法の場合が 3.45、温度変換日数法の場合が 3.59 であった。それに対して、落葉樹 15 種の最小 RMSE の平均値は、有効積算温量法の場合が 2.61、温度変換日数法の場合が 2.62 で、どちらの方法の場合も、落葉樹の方が常緑樹よりも小さな値を示していた。最小 RMSE を示す起算日と限界温度（または Ea ）の組み合わせの種数分布を表-3a、b に示した。有効積算温量法の場合でも、温度変換日数法の場合でも、樹種によるばらつきが大きかったが、起算日を 2月15日としたときの頻度が最も高かった。また、有効積算温量法の限界温度についてみると、 -5°C と -2.5°C の場合が頻度が高く、標準的な限界温度とされてきた 5°C で RMSE が最小となったのは 2 樹種のみであった。温度変換日数法の Ea の場合は、ばらつきが大きい、 Ea

値が12.5で最も頻度が高かった。

次に、起算日ごとの限界温度と最小RMSEの関係を図9, 10に示した。ここでは、最小RMSEは、樹種ごとのRMSE値の樹種を通した平均値である。有効積算温量法では、限界温度を -5°C 、起算日を2月15日とした組み合わせで、RMSEが最小の3.30を示した(図-9)。温度変換日数法では、 Ea を12.5、起算日を2月15日にした組み合わせで、RMSEが最小の3.37を示した(図-10)。この方法の場合は、起算日が2月1日の場合でも、ほぼ同様の結果を示していた。また、両方法とも、RMSEが最小値を示す限界温度あたりで、実際の開芽日(x)と積算温量(y)の関係を直線回帰した場合の回帰直線の傾きが最もゼロに近くなった(図-11a, b)。これは、RMSEが最小となるあたりの限界温度(または Ea)と起算日の組み合わせを用いて開芽日を予想することで、誤差の年度によるばらつきを予測法とは独立したランダムな事象とみなせるようになることを意味している。

休眠打破に最も有効に機能する期間と考えられた、前年の12月1日から1月末日までの平均気温と推定誤差の平均値(樹種ごとの実際の開芽日から予想開芽日を引いた値の樹種を通した平均値)の関係を図-12に示した。なお、ここでは、樹種ごとの解析で(表-3a, b)、RMSE値を最小にする組み合わせとなる頻度がかなり高かった、有効積算温量法の場合は、限界温度が -7.5°C 、 -5°C 、 -2.5°C 、温度変換日数法の場合は Ea が10, 12.5, 15で、ともに起算日が2月15日の組み合わせを解析対象とした。決定係数(r^2)は大きくないが、正の相関が認められた。

IV. 考 察

近年、地球温暖化などの地球環境変動への関心の高まりとともに、環境変動の樹木フェノロジーへの影響評価が試みられ始めている(Kai *et al.*, 1993; Houghton *et al.*, 1996など)。しかし、これらの評価は、おもに、気温との相関関係や、緯度、標高なども含めた複数の地理的・気象的環境因子との相関関係を基にした統計学的モデル(Chuine *et al.*, 2003)によってなされたもので、因果関係に基づかないため、その推定根拠が必ずしも明確ではないという欠点をもつ。たとえば、本解析でも認められた、平均開芽日までの積算温量と実際の開芽日の間の相関関係を基にして、開芽日予測を行うこともできる。すなわち、図-4の回帰式($y = -9.221x + 1130.3$)の x を予測すべき年や場所の平年開芽日までの積算温量、 y を予想開芽日とみなして、予想すべき年や場所の有効積算温量の値を算定して、 x に代入することで、落葉樹の開芽予測が可能となる。しかし、いくら予測が可能であっても、因果関係が不明であれば、信憑性に欠け、予測ミスを招くことも予想される。平均開芽日までの積算温量や積算温度変換日数と実際の開芽日の間に高い相関関係が認められることは、気温の年次変動によらず、ほぼ一定の積算温量(この温度定数が「有効積算温量」といえる)や積算温度変換日数に到達することが、開芽と

いう事象を引き起こす原因となっている可能性が高いことを示唆している。したがって、得られた相関関係は、即予測に用いるのではなく、このような因果関係に着目して開芽日予測法の開発を進めていくことが重要となる。

まず、今回の解析により、有効積算温量法によっても、予想開芽日と実際の開芽日の推定誤差が小さくなるように、限界温度と起算日の値を調整することで、かなりの精度で開芽日が予測できるようになることがわかった。起算日については、多くの樹種で2月15日に設定する場合に最も誤差が小さくなった。2月15日は、調査地の平年最寒日である2月1日と比較的近いことから、十分予測に使える値と判断できる。しかし、限界温度については、これまで経験的に使われてきた 5°C で推定誤差が最小となったのは2樹種のみで、 -7.5°C から -2.5°C で最小となる樹種が多かった。限界温度を 5°C に設定して、実際の開芽日までの積算温量を算定すると、その値に大きな較差が生じたとする報告事例は少なくない(木村ら, 1994; 木佐貴, 1997など)。それに対して、佐々木(1983)は、標高230mから1,100mにかけて植栽された6樹種について、限界温度を 0°C に設定して、実際の開芽日までの積算温量を比較した結果、標高によらず、積算温量が樹種ごとにほぼ一定となることを確かめている。また、開花の事例であるが、青野(1993)は、全国12地点でのソメイヨシノの開花日予測に、有効積算温量法を当てはめた場合、12地点中8地点で、誤差が最も小さくなる限界温度が 0°C 未満となることを確かめている。以上のことを考え合わせても、有効積算温量法を用いる場合には、その限界温度を 5°C よりもかなり低い値に設定する必要があると思われる。しかし、もしそうであるならば、この推定法は、温量指数などにも採用され、経験的にもよく用いられてきた、植物が生育するに際して要求する温度の臨界点が 5°C 近辺であるとする理論的根拠(吉良, 1949)をなくし、因果的推定法とはいえなくなる。日平均気温が 5°C 以下の日であっても、瞬間値としては 5°C 以上の時間帯を含んでいる。したがって、 5°C 以上の温量を時分単位で見積もることや、日最高気温と日最低気温を使って、 5°C 以上の温量を評価することで、 5°C 近辺の値で誤差が最小となる可能性も残されている。たとえば、平ら(1994)は、スギ花粉の飛散開始日の予測に際し、法橋(1972)の、日最高気温と日平均気温の双方を反映させる温量の見積もり式を採用することで、精度の高い予測結果を得ている。しかし、以上のような方法は、時分単位の短い時間間隔では、有効温量が気温の増加とともに一次関数的に増加すると仮定している一方で、日単位では、一次関数的には増加しないとみなしており、必ずしも、論理的整合性の高い方法とはいえない。すなわち、有効温量を短い間隔で積算するのであれば、むしろ、単位積算量を有効温量の微分値とみなし、有効温量の微分値がその日の有効温量自体に比例すると考えて、有効温量は、指数関数的に、またはその変形であるロジスチック式などに従って増加するとみなす考え方(Chuine *et al.*, 2003など)の方が理論的に

正しいと考えられる。温度変換日数法もまた、温度量が指数関数的に増加するものと仮定する推定法の一つである(青野, 1993)。この方法による場合は、起算日を2月1日にしても、誤差は、ほとんど2月15日の場合と変わらなかった(図-10)。一方、有効積算温量法の場合は、かなりの差が認められた(図-9)。有効積算温量法の場合は、起算日が3月1日でRMSEが最低となる樹種も少なくなかった(表-3a)。これは、温量の直線的増加を仮定すると、低温度域での温量が過大評価されるようになるため、起算日を遅い日に設定しないと、精度の高い推定結果が得られなくなるからと推察される。また、限界温度を氷点下に設定しなければ、精度の高い予測ができないのも、氷点下の気温が開芽促進に働くからではなく、温量の直線的増加を仮定するこの方法の限界を示すものではないかと考えられる。したがって、有効積算温量法は、たとえ、この方法によって精度の高い開芽日予測が可能となっても、あくまでも近似法に過ぎないものとみておく必要があると考えられる。

温度変換日数法による分析結果については、 Ea を10~15、起算日を2月15日にした場合に、推定誤差が最も小さくなった。また、起算日については、2月1日でも、同程度の誤差に収まっていた。青野(1993)は、全国38地点、25年間の気象官署発表のソメイヨシノの開花日と日平均気温のデータを利用して、温度変換日数法による開芽日予測法の分析を行い、 Ea については全国共通で 17 kcal mol^{-1} 、起算日については、関東地方以南では2月10日~2月15日に設定した場合に、誤差が最も小さくなり(RMSEの平均値で2.09)、精度の高い予測式が導けることを明らかにした。今回の結果を、以上の青野(1993)の結果などと比べながら評価すると、まず、起算日の2月15日については、青野(1993)とほぼ同程度の期日であり、有効積算温量法でも同期日であったこと、最寒日である2月1日とも、それほど離れていないことなどから、予測に充分使える値と判断できる。2月1日に設定しても、同程度の誤差しか生じなかったことも考慮にいれ、より詳細な値の調整を行っていくことが今後の課題となる。しかし、 Ea 値については、青野(1993)の結果よりも小さな値である10~15 kcal mol^{-1} あたりで推定誤差が最小となった(表-3b)。 Ea 値は、フェノロジー現象の種類(開花か開芽かなど)や種などによっても変化するパラメータなので、ソメイヨシノの開花と森林樹木の開芽で、その最適値がずれていても、何ら問題はない。しかし、推定誤差がかなり大きく、大きな誤差を示した3樹種を除く26種の最小RMSEの平均値である2.73と比べても、青野(1993)の結果より0.64程度大きかったことから考えて、最適 Ea 値については、再調整が不可欠となると考えられる。再調整の方法としては、まず、12月から1月にかけての平均気温と推定誤差の間に正の相関が認められたこと(図-12)から考えて、休眠打破に必要な低温要求量を、チルユニット(青野・小元, 1990)やchilling units (Cannell *et al.*, 1983)などを用

いて見積もり、推定法に組み込むことが考えられる。また、今回の解析は、29種38個体を対象としたものとはいえず、ただ1地点のデータの解析に過ぎず、また、観察期間も10年間に過ぎないので、データ不足は否めない。したがって、このようなデータ不足が、大きな推定誤差につながり、ひいては、 Ea の最適値をずらせてしまっている可能性も考えられる。今回の結果(表-3b, 図-10)から判断して、今後データ量を増やしても、 Ea の最適値が、7.5未満や20以上となる可能性は低い。しかし、樹種による相違も含めて、7.5~20の範囲であれば、予測に最適な Ea の値が変わることも十分考えられる。したがって、さらに観測を継続するとともに、現在データが公開されている各地のフェノロジーデータを利用するなどして、さらに多くのデータを対象とした解析を試みることも、今後の課題となると考えられる。また、樹種を絞り、1種当たりの調査個体数を増やすことも、今後の検討課題となると思われる。

本研究では、主に、開芽初期到達時点を開芽期とみなして分析したが、気温が樹木の生活に与える影響を考える場合は、開芽初期よりも、純生産量がプラスとなる展葉終了時に近い開芽晩期の方が、解析対象としてより重要となる。しかし、開芽晩期を対象に分析すると、最小RMSEが4.26と、かなり大きくなり、有効積算温量や温度変換日数による開芽予測が困難となる(藤本, 未発表)。これは、開芽晩期と気温の関係を考える場合は、春先からの気温の積算量よりも、開芽開始からの気温の積算量の方が、より重要な要因となっているためと考えられる。したがって、開芽初期から晩期にかけての気温の変化にも十分配慮して、開芽に与える気温の影響をより詳細に検討していくことも、今後の重要な課題となると考えられる。また、本研究より、常緑樹の方が落葉樹よりも開芽期が遅い樹種が多く(図-1a~dおよび図-2)、開芽日と気温との関連が不明瞭な樹種が多かった(図-8)。常緑樹は、開芽期が遅くても、また、温度に敏感に反応して開芽期を調節しなくても、古い葉で春先に光合成を行うことができる。そのため、開芽期が遅いという性質や気温との関連が不明瞭となる性質は、葉の長寿命性という常緑樹本来の性質と密接に関連した特性と考えられる。また、常緑樹には、その落葉期が冬季を越えて次年度の開芽期以降に持ち越される樹種が多い。このような性質も、古い葉をもつことと同様の役割を果たす常緑樹の特性と考えられる。すなわち、気温が樹木の光合成に与える影響や、その樹種間での相違について評価していくためには、以上のような常緑樹と落葉樹の開芽特性や落葉特性の相違、葉の寿命などにも充分配慮して、光合成期間全体についての解析を進め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. 大阪府大紀要(農学・生命科学) 45: 155-192.
 青野靖之・小元敬男(1990) チルユニットを用いた温度変換日数によるソメイヨシノの開花日の推定. 農業気象 45: 243-249.
 青野靖之・小元敬男(1992) ヤマツツジ・フジ・アジサイの開花日の

- 推定. 農業気象 47: 233-240.
- Cannell, M.G.R. and Smith, R.I. (1983) Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. J. Appl. Ecol. 20: 951-963.
- Chuine, I., Kramer, K., and Hänninen, H. (2003) Plant development models. In Phenology: An integrative environmental science. Schwartz, M.D. (eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London, 219-235.
- 藤本征司 (1997) 広葉樹のフェノロジー—静岡大学上阿多古演習林での調査結果より— (平成5~7年度文部省科学研究費補助金研究成果報告書・森林地域における酸性雨等地球環境モニタリング体制の確立, 藤原愷一郎編, 札幌). 69-77.
- 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—. 日林論 106: 371-374.
- 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.
- 法橋信彦 (1972) ツマゲロヨコバイの生活史と個体群動態に関する研究. 九州農試場報 16: 238-382.
- Houghton, J.T., Meira Filho, L.G., Callander, B.A., Harris, N., Kattenberg, A., and Maskell, K. eds. (1996) Climate Change 1995: The science of climate change. 572 pp, Cambridge Univ. Press, London.
- Kai, K., Kainuma, M., Murakoshi, N., and Omasa, K. (1993) Potential effects on the phenological observation of plants by global warming in Japan. J. Agric. Meteorol. 48: 771-774.
- Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. Can. J. Bot. 61: 2133-2139.
- 菊澤喜八郎 (1986) 北の国の雑木林. 220 pp, 蒼樹書房, 東京.
- 菊澤喜八郎 (1999) 地球変化と樹木フェノロジー. (環境変動と生物集団. 河野昭一・井村 治編, 海游舎, 東京). 36-52.
- 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—. 日林論 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—. 日林論 106: 367-370.
- 吉良竜夫 (1949) 日本の森林帯 (林業解説シリーズ17). 42 pp, 日林協, 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. (森林地域における地球環境モニタリング(IV). 全演協地球環境モニタリング研究分科会編, 札幌). 1-7.
- 金野隆光・杉原 進 (1986) 土壌生物活性への温度影響の指標化と土壌有機物分解への応用. 農環研報 1: 51-68.
- 倉橋昭夫・梶 幹男 (1994) ポプラ苗木のフェノロジー観測—東京大学北海道演習林・秩父演習林の事例—(森林地域における地球環境モニタリング(II)). 全演協地球環境モニタリング委員会編, 札幌). 1-50.
- 小元敬男・青野靖之 (1989) 速度論的手法によるソメイヨシノの開花の推定. 農業気象 45: 25-31.
- 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. 日林関東支論 50: 139-140.
- Schwartz, M.D. (2003) Phenology: An integrative environmental science. 564 pp, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London.
- 平 英彰・寺西秀豊・劔持幸子 (1994) スギ雄花の開花特性を利用したスギ花粉飛散開始日の予測について. 日林誌 76: 126-131.
- 戸田浩人・東京農工大学演習林フェノロジー観察グループ (1998) 東京農工大学演習林の樹木フェノロジー—1992~1996年の観察記録. 森林環境資源科学 36: 67-78.