

コナラ *Quercus serrata* Thunb. の開芽過程

大野啓一

千葉県立中央博物館
〒280 千葉市青葉町955-2

要旨 1988年4月および1989年3月～4月に千葉市内においてコナラ (*Quercus serrata* Thunb.) の開芽過程を新シュートの伸長量の測定と標本採取により調べ、気温との関係について検討した。1989年には開芽は3月14日に始まり、4月3日頃に新葉が開き始め、4月26日に完了した。1988年の開芽はこれより7～9日遅れていた。新シュートの伸長量はS字型曲線を描く経時変化を示した。伸長速度は最高気温と正の相関が認められ、20°C前後の高い最高気温の到来が開芽を促進していたため、コナラの開芽は気温の高さに反応して生じていると考えた。コナラの開芽はまた、最低気温が2°C以下には下がらなくなった頃に生じており、晩霜害の危険を回避しているとも考えられた。

キーワード：コナラ、開芽、伸長、気温、晩霜害。

夏緑広葉樹はふつう春に冬芽から新たなシュートを展開する。樹木の開芽時期については中山・功力(1940)、Bell and Johnson (1975)、中越 (1980) など既に多数の研究例があり、開芽しつつあるシュートの長さを経時的に測定した例も丸山(1978, 1979)、布谷(1982)などがある。また、Taylor(1974)、佐々木(1983)では開芽に要する積算温度も算出されている。これら既往の研究の多くでは、多種の開芽時期やシュートの伸長が記載され、あるいは樹種間の開芽時期や伸長期間の違いについて論考されているが、それらの樹種の開芽時期が環境との関わりの上でどのようにして決ってきているのかについてはほとんど検討されていない。開芽時期の意義づけは、積算温度・平均気温等との対応づけによってではなく、晩霜害等の植物の生存に直接影響する環境要因との関連においてなされる必要があると思われるが、このような視点からの研究例はCannell and Smith (1986) や林 (1988) などがあるに過ぎない。

本研究では、南関東で最も普通にみられる落葉樹種であるコナラ (*Quercus serrata* Thunb. ブナ科) について、まずその開芽過程を高頻度の観察により明かにし、あわせて、至近距離で得られた気象観測値と対応させながら、おもに晩霜害との関係から開芽時期のもつ意味を検討した。

なお、コナラの標本採取にあたって協力を惜しまれなかった本館植物科の腰野文男氏に深く感謝申し上げる。

調査地と方法

千葉市青葉町の千葉県立中央博物館に隣接した舟田池北側の南向き斜面を調査地とした。ここには、

高さ10～15mのイヌシデ・コナラ・クヌギ・エノキなどからなる雑木林が広がっている。この雑木林の林縁に生育する樹高約10m、DBH 26.5cmのコナラを調査木として選び、1988年4月中下旬および1989年3月初旬～4月下旬、原則として1～3日ごとに、調査木の1.5～2mの高さにある枝の開芽中のシュートを標本として採集した。また、1989年3月末から4月末にかけて、ほぼ毎日、標本を採集した枝と同じ大枝の約1.6mの高さにある比較的勢いのよい頂生枝の頂芽について、開芽しつつあるシュート(葉と主軸、以下同義)の長さを測定した。シュート長は芽鱗(痕)の下端から最上位の葉の先端までの長さとし、芽鱗(痕)の下端から主軸の先端までの主軸長および葉長も測定した。開芽の状態についてもあわせて記載した。なお、本研究で開芽とは、冬芽がゆるみはじめてから、新葉の展開・主軸の伸長を経て、新葉がほぼ成葉の大きさに達するまでの一連の発育を指すこととする。

一方、気温については、測定樹木から約100m離れたところにある百葉箱中の気象観測装置での測定値を用いた。同装置は1989年3月23日より毎正時の気温を計測している。

また、日最低気温について調査地と約3km離れた千葉測候所と調査地との関係を求め、この関係と過去20年間の千葉測候所における3月、4月の日最低気温の記録から、コナラの開芽期における降霜の危険性を日別に算出した。

調査地と約3km離れた千葉測候所での観測値(銚子地方気象台、1988, 1989)により調査年の気象を概観すると、1988年と1989年はともに記録的な暖冬で、1月の月平均気温は両年続けて累年の最高値を更新

した。1988年の3月、4月の月平均気温はほぼ平年なみ（それぞれ平年より0.2°C, 0.4°C高い）であったが、1989年の3月、4月の月平均気温はそれぞれ平年より1.3°C, 1.7°C高かった。

結 果

1. 外部形態からみたコナラの開芽過程

1988年および1989年のコナラの開芽過程のうち、代表的な段階を Fig.1に示した。1988年に初回の採集を行った4月12日には、新葉はすでに芽鱗を越えて伸び、その先が開き始めていた。4月14日には新葉は元まで開き、15日にはやや垂下した姿勢をとった。4月15日から21日にかけて葉面積を拡大するとともに主軸を伸長させた。その後も新葉は葉面積を拡大し、4月27日には成葉と見かけ上かわらない大きさに達した。

1989年の開芽過程をみると、3月11日以前の冬芽は固く閉じていたが3月14日には芽鱗がゆるみはじめていた。そして、3月24日には芽鱗がほぐれ始め3月31日には新葉が芽鱗を越えて伸びてきた。4月2日～4日に新しい葉の先が開き始め、4月6日午後新葉は元まで開いて葉面をほぼ露出させた。新葉は銀色の毛を被ったまま4月9日までやや垂下し

た状態をとる。4月11日ごろには新葉は面積を拡大し、冬芽の芽鱗や新葉の毛は脱落していた。4月18日ごろに新葉は外見上ほぼ成葉とかわらない大きさの若葉になった。

両年の開芽過程を比較すると、1988年4月12日の状態は、1989年4月2日と4月4日との間の状態であり、1988年4月15日は1989年4月6日と、1988年4月18日は1989年4月11日と、1988年4月25日は1989年4月18日と、それぞれ開芽中のシュートの状態は類似していた(Fig.1)。すなわち、1989年は1988年よりも7日～9日開芽が早かった。

2. シュートの伸長過程

シュート長は3月28日から4月28日までに計34回測定した。測定を始めた3月28日は芽鱗がほぐれてその間から銀白色の毛におおわれた新葉が垣間みえるという状態であった。このとき冬芽は1.8cmの長さを持ち、閉じた状態の冬芽の長さが5～6mmであることからすると、冬芽がかなり伸び始めた状態からの測定ということになる。

シュート長と主軸長、葉長の経時的な変化を Fig.2に、各測定インターバル間の伸長速度と日最高・日最低気温とを Fig.3にそれぞれ示した。伸長曲線は

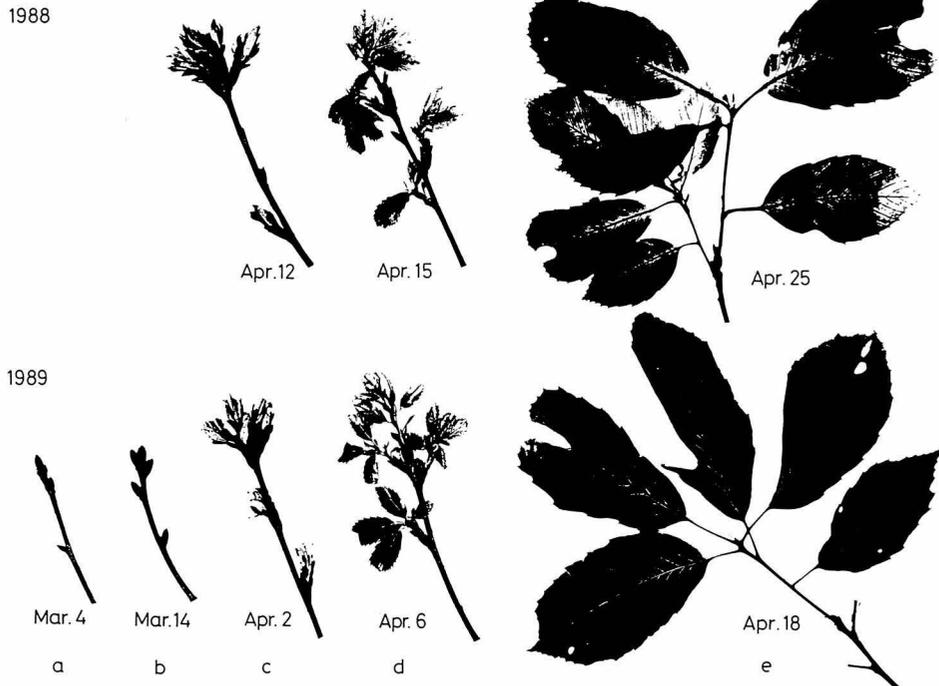


Fig. 1. Budburst processes of *Q. serrata*. a: closed bud, b: bud swelling, c: new leaves unfolding, d: immature shoot, e: almost mature shoot.

コナラ *Quercus serrata* の開芽過程

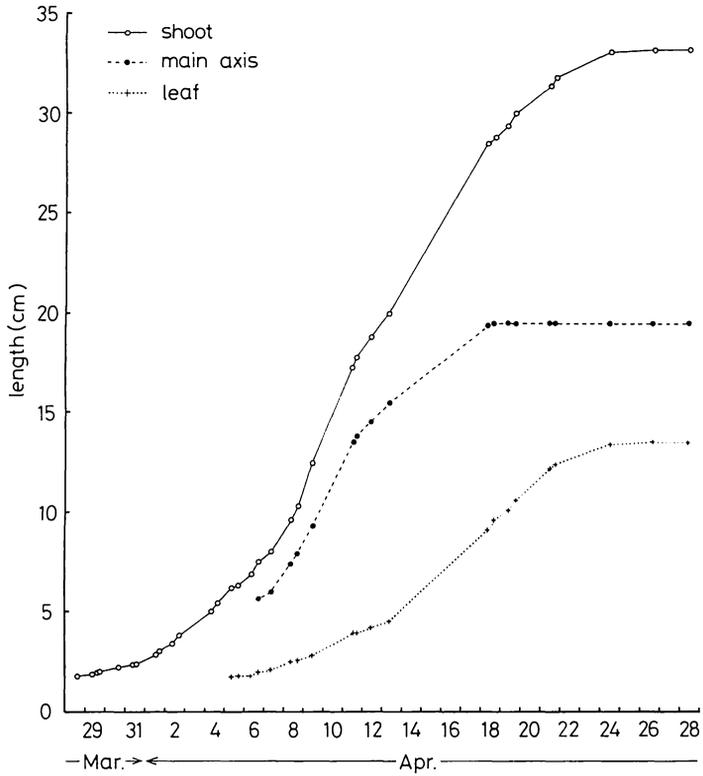


Fig. 2. Elongation course of new shoot of *Q. serrata*.

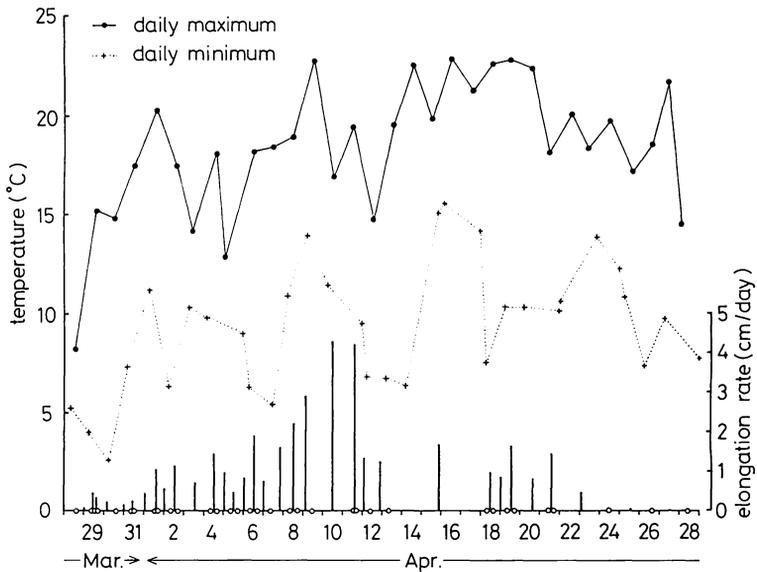


Fig. 3. Daily minimum and daily maximum temperature, and elongation rate of the new shoot of *Q. serrata*. Open circles on abscissa denote the time of measurement.

典型的なS字形を描き、3月末から4月6日頃まで比較的ゆるやかな伸長、4月18日まで急激な伸長、4月24日までゆるやかな伸長を行い、4月26日にシュート長33.2cm、主軸長19.5cmに達してほぼ伸長を停止し、合計9枚の普通葉を開いた。1989年12月に測定したところ、シュート長32.6cm、主軸長19.5cm(うち冬芽0.5cm)、葉痕を含め9枚の葉を認めたので、4月26日で当年生のシュートの伸長と当年葉の開葉は共にすべて完了していたことになる。

一方、伸長速度はこのような伸長過程に対応して、Fig. 3に示すように4月9日～11日をピークとしたひと山型の推移を示した。4月11日の13時40分～16時30分の2時間50分には4.2cm/日の最大の伸長速度を示し、シュートはこの4月9日～11日の2日間に4.8cm伸びた。

シュートの伸びを主軸と葉とに分けてみると、主軸は4月18日には伸長を止めたのに対し、新葉の伸長停止はこれよりやや遅れ4月24日頃であった(Fig. 2)。伸長速度をみると、主軸が高い伸長速度を示した時期は4月7日～12日で、伸長速度は最大約2cm/日(4月11日)示した。これに対し、新葉が高い伸長速度を示す時期は主軸より約1週間遅れ、4月14日～21日であり、伸長速度は最大1.6cm/日(4月18日)であった。

前述の葉の状態の経時変化と併せみるならば、コナラの開芽は、未熟な葉面を展開してから主軸を伸ばし、続いて葉面を拡大するという過程をとるようである。またコナラは、その主軸の伸長完了には3月14日から4月18日までの35日間を要し、開芽全体では3月14日から4月26日までの43日間を要していた。

3. シュート伸長の昼夜の比較

9時30分、13時30分、17時の3回の計測を行った3月29日について時間帯別の伸長速度(Fig. 3)をみると、9時30分～13時30分、13時30分～17時、28日15時01分～9時30分の順で前者ほど大きかった。

また、夕刻(16～18時)から午前(9時頃)と、午前から夕刻との2つの時間帯における伸長速度の比較が可能な4月2日、4月4日～7日、18日～20日についてみると、4月5日の午前～夕刻の伸長が小さい以外は、すべて午前～夕刻の伸長速度が夕刻～午前の伸長速度を上回っていた(Fig. 3)。4月5日は、日中に気温が下がり最高気温は夜中に記録された寒い一日であったため、日中の伸長速度が小さかったものと考えられる。

以上のことから、夜間よりも日中にシュートは伸び、開芽が進むと考えられる。

4. 気温と伸長速度

開芽過程における平均気温(日平均気温の平均値)は、新葉が開き始めるまでの3月23日～4月2日が10.1°C、新葉が展開し主軸が伸長する4月3日～17日が14.2°C、開芽が終了に近づく4月18日～25日が15.5°Cであった。また、調査期間中における日最高気温の最大値と日最低気温の最小値はそれぞれ22.8°C(4月16日)と2.6°C(3月30日)であった。

気温の測定が開始された3月23日から、新シュートの伸長量の計測を終了した4月28日までの37日のうち、4月5日と4月28日の2日間を除く35日は日最高気温は日中に記録され、うち25日は12時～15時の間に記録された。また、日最低気温はすべて夜間または早朝に記録された。したがって、新シュートの伸長が夜間より日中に大きいという前述の結果は、そのまま高い気温下で新シュートの伸長が進むということに言い替えることができる。とくに、日中に気温が低下していった4月5日の日中の伸長量が小さかったことは、昼夜の伸長の差が日照の有無よりも気温の高低に起因することを示唆する。

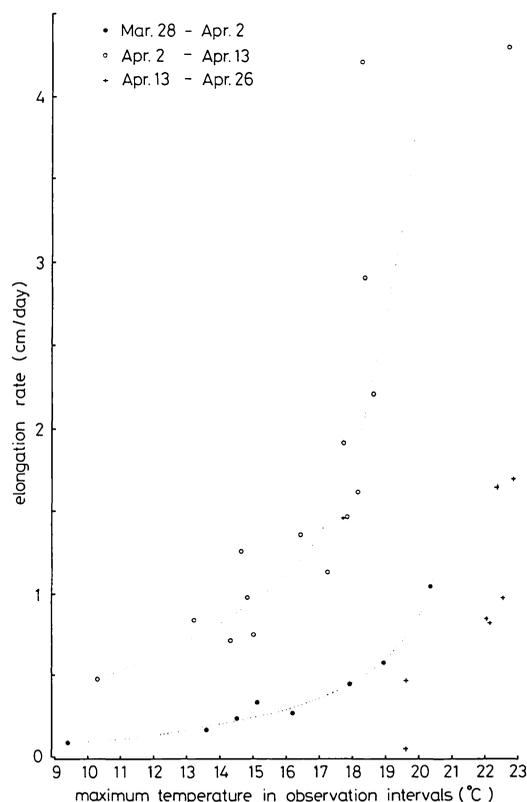


Fig. 4. Relationship between the maximum temperature in observation intervals and the elongation rate of the new shoot of *Q. serrata*.

気温と伸長速度との関係を直接にみるために、伸長速度とその測定インターバルにおける最高気温との関係を Fig.4に表した。全体的にみると両者の間には弱い正の相関しか認められなかった。しかし、前述の外部形態による開芽過程との対応関係から、調査期間を3月28日～4月2日午前（冬芽が膨らみ新葉が開き始めるまでの時期）、4月2日午後～13日（新葉が開き始めてから主軸や新葉が盛んに伸長する時期）、4月13日～26日（主軸の伸長がほぼ完了した時期）の三つの期間（以下、便宜上初期、中期、後期と呼ぶ）に分けて相関をみると、図に示すように初期と中期では最高気温と伸長速度との間にそれぞれ高い正の相関が認められた。また、これら二つの時期では、中期のほうが前期よりも同一の気温における伸長速度は大きく、また気温の上昇に対する伸長速度の増加も著しかった。すなわち、開芽の段階ごとに気温に対する反応の程度は異なっているものの、新シュートの伸長は高い気温によって促進されていた。

高い最高気温は、これらの開芽の段階の進展や伸長速度の加速にも作用しているように考えられる。すなわち、Fig.3をみると、4月1日以前は伸長速度が0.5cm/日以下であったが、同日、それまでで最も高い最高気温（20.3℃）が記録された後には1cm/日を上回る伸長速度を示すようになり、初期から中期への開芽の段階の進展に対応していた。また、4月8日にそれまでで2番目に高い最高気温（18.6℃）が記録された後に、2cm/日以上伸長速度が記録されるようになり、最大の伸長速度（4.3cm/日）もその日までで最も最高気温の高い（22.7℃）4月9日を含む測定インターバルで記録された。

5. 開芽時期における晩霜害の危険性

千葉における遅霜の記録をみると平年は3月20日、最晩は4月4日である（気象庁、1982）。しかし、千葉測候所と本調査地とは約3km離れており、この日付けを本調査地にそのままあてはめることはできない。そこで、両地点の日最低気温間の関係と千葉測候所での観測記録から本調査地での遅霜の状態を推定した。1989年3月24日～4月30日における両地点の日最低気温の間の直線回帰式を求めたところ、 $t = 0.960T - 1.063$ ($r = 0.920$ $p < 0.001$ ただし t : 調査地の日最低気温, T : 千葉測候所の日最低気温) が得られた。この式と千葉測候所における3月、4月の日最低気温の記録（銚子地方気象台、1970—1989）により、降霜の危険があるとされる2℃以下の低温（Cannell and Smith, 1986）が生じる確率を日別に算出すると、Fig.5のとおりとなった。すなわち、3月15日以前は2℃以下に冷え込む確率は50%以上であるが、3月末から4月初頭にはこの確率が

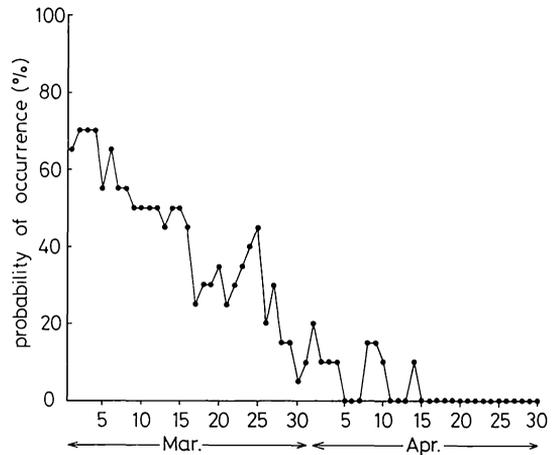


Fig. 5. Probability of occurrence of the day on which the daily minimum temperature descends below 2°C in the area studied, estimated from the past 20 years of records on the Chiba meteorological station.

10～20%に下がり、4月10日以降は2℃以下への冷え込みからはほぼ解放されているとみることができる。

考 察

1. 開芽と気温の高さ

本研究のコナラの開芽過程の観察から、新シュートの伸長速度の大小は、そのシュートが開芽のどの段階にあるかにより大きく影響されるものの、開芽の各段階では、最高気温が高いほど伸長速度は大きいことがわかった。また、20℃前後の高い最高気温は開芽を促進する上で大きな役割を果たしているらしいことが明らかになった。このことから、コナラの開芽は気温の高さに反応して生じていると考えられる。

樹木の新シュートの伸長過程と気温との関係についてはこれまでほとんど検討がなされていないが、植物の生育や発育と気温との関連は非常に古くから経験的に知られており、数多くの研究もなされてきた。すなわち、農作物などについて、ある生育段階（新葉の開き始めや開花、結実）への到達日は、その日までのある閾値以上の気温の積算値と比較的よく対応することが知られ、よりよい対応を求めてさまざまな積算温度が工夫されてきた（Wang, 1964）。野生植物の開芽や開花の年変動と、気温の年変動との相関を報じた研究も少なくなく、Lindsey and Newman (1956) や Taylor (1974)、佐々木 (1983) は、この相関に基づき開花や開芽に要する積算温度を算出している。中山・功力 (1940) は、樹木の開芽の年偏差は最低気温よりも平均気温や最高気温との間に高い相関を認めた。また、永田・万木 (1982)

および Cannell and Smith (1983) は、冬期の低温によって休眠解除が規定され開花や開芽に要する積算温度が変わることを論じている。

積算温度は、閾値以上の気温を積算した値であり、気温の低さではなく高さを代表した値と考えられる。そして、開芽や開花の時期の予測の上での積算温度の有効性を認めている研究が数多くあることは、開芽や開花には温度の高さが重要であることを示している。

本研究は、ある生育段階への到達とその日までの気温の履歴との関係を論じた既往の研究例とは異なり、生長の過程と気温との関連についてみたものであるが、開芽の進展に気温の高さが重要であるという結果はこれらの研究例と一致するものである。

しかしながら、開芽が積算温度などで指標される気温の高さに反応して生じているとしても、暖かさや積算温度自体にどのような生物学的な意義があり、開芽時期を規定する作用をもっているのかについてはこれまで十分には検討されていない。

2. 開芽と気温の低さ

植物の開芽時期を考える上で気温の低さもまた重要であると考えられる。とくに、休眠状態では高い耐凍性を示す樹種でも、春には -2°C ~ -3°C 程度までしか耐えない (Sakai and Larcher, 1987)。また、コナラに近縁なクヌギやミズナラを含め、多くの樹種では霜に対する新葉の耐性が低いことが観察されており (林, 1988)、昼夜の寒暖の差が大きい春先の開芽の時期には、晩霜害の危険が伴っていると考えられる。晩霜害は特定のシュートや特定の個体にだけおよぶのではなく、個体や個体群全体に及ぶため、とくに、コナラのような開芽の際に当年葉を一斉に開いてしまう樹種にとっては、早すぎる開芽は晩霜害をうける可能性を高め、個体の枯死や個体群の衰退をも引き起こしかねない。林 (1988) は、ブナとミズナラの苗を移植実験により遅霜にさらし、すでに葉を展開していたブナは枯死したのに対してまだ葉を展開していなかったミズナラは晩霜害を受けなかったことから、開芽時期と遅霜との関係が種の分布をも決める上でも重要であることを述べた。また、Cannell and Smith (1986) は、新葉を展開し始める前が温暖であるからといって必ずしも展開後もそうであるとは限らない点を指摘し、温暖な冬~春は所定の積算温度に早く達するために開芽時期は早まるが、晩霜害の危険も高まると論じた。開芽時期の検討に際しては、どのような気温の高さ (積算温度) に反応するのかわけだけではなく、その気温の高さが生じる時と同時期に、どの程度の気温の低さ (最低気温) を伴っているかを併せて考慮する必要がある。

コナラの開芽時期における過去の最低気温を検討

したところ、4月10日以降は 2°C 以下への冷え込みからはほぼ解放されていることがわかった。また、調査を行った1989年についてみれば、芽鱗がほぐれはじめた3月24日以降の日最低気温の最低値は 2.6°C であった。一方、コナラは、3月、4月の月平均気温がほぼ平年なみであった1988年には4月12日から14日に、記録的な暖冬で3月の月平均気温も平年より 1.3°C 高かった1989年には4月2日~4日に、それぞれ新葉が開き始めた。これらのことから、調査木としたコナラはその新葉を開いた後には晩霜害や凍害を引き起こすような低温にはあっていないといえる。調査地のコナラ個体群の開芽時期には最大5日程度しか個体差は認められず、調査個体はそのうち早めに開芽していたので、調査地付近のコナラは遅霜等の冷え込みによる害を受けなくなった頃に、新葉を開いているとみることができるといえる。林 (1988) はクヌギ・ミズナラは耐霜性に乏しいとしているが、両種はコナラと近縁であり、コナラと共存した場合にほぼ同時期に開芽している (大野, 未発表資料) ので、コナラの新葉も耐霜性は低いと考えられる。とすれば、コナラの開芽時期はその低い耐霜性と合理的に対応しているといえる。

以上のことから、コナラの開芽は、気温の高さにより生じてはいても、それはまた、晩霜害の危険度の減少に対応していると考えられる。コナラが開芽の際に反応している暖かさを、積算温度のような具体的な数値として表すことは、本研究のような短期の調査からはできない。しかし、コナラが開芽する気温の高さは、その地域で晩霜害が生じる低い気温を伴わないことを指標しているものと推定される。コナラの開芽時期は、積算温度で表されるような気温の高さに規定されているとしても、それはまた晩霜害など樹木の生活や生存に大きな作用を及ぼす要因との関連のなかで決定されてきたものであると考えられる。

今後、多くの地域においていろいろな樹種の開芽時期を把握し、その時期の気温の低さ (晩霜害等の可能性) との関係性を明かにしていくなかで、このような考え方の可否が検討されなければならない。

文 献

- Bell, D.T. and F.L. Johnson. 1975. Phenological patterns in the trees of the streamside forest. Bull. Torrey Bot. Club 102(2): 187-193.
- Cannell, G.R. and R.I. Smith. 1983. Thermal time, chill day and prediction of budburst in *Picea Sitchensis*. J. Appl. Ecol. 20: 951-963.
- Cannell, G.R. and R.I. Smith. 1986. Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. J. Appl. Ecol. 23: 177-191.

- 銚子地方気象台. 1970-1989. 千葉県気象月報.
 林一六. 1988. 冷温帯構成樹の開葉と落葉. 日本の生物
 2(5): 48-52.
 気象庁. 1982. 日本気候表 その2 地点別月別平年値
 (1951-1980). 302 pp. 日本気象協会.
 Lindsey, A.A. and J.E. Newman. 1956. Use of official
 weather data in spring time-temperature analysis
 of an Indiana phenological record. *Ecology* 37(4):
 812-823.
 丸山幸平. 1978. ブナ天然林—とくに低木層および林床—
 を構成する主要木本 植物の伸長パターンと生物季節
 について. 新潟大演習林報告 11: 1-30.
 丸山幸平. 1979. 高木層の主要樹種間および階層間のフェ
 ノロジーの比較. 新潟大演習林報告 12: 19-41.
 永田洋・万木豊. 1982. 生物季節に関する研究 (I) なぜ
 サクラは春に咲くか. 森林文化研究 3(1): 77-93.
 中越信和. 1980. 比婆山における森林植物の植物季節学的
 研究. ヒコビア 8(3-4): 399-415.
 中山正章・功力六郎. 1940. 樹木の開芽期・開花期・紅葉
 及び落葉現象と気象因子との関係に就て. 演習林 1:29
 -81.
 布谷知夫. 1982. 長居植物園における樹木の伸長パターン.
 大阪市立自然史博物館研究報告. 36: 31-42.
 Sakai, A. and W. Larcher. 1987. Frost survival of
 plants. 321 pp. Springer-Verlag, Berlin.
 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.
 Taylor, F.G. Jr. 1974. Phenodynamics of production in
 a mesic deciduous forest. In Lieth, H. (ed.),
 Phenology and seasonality modeling, pp.237-254.
 Chapman & Hall, London, Springer-Verlag, Berlin.

- Wang, J.Y. 1964. A critique of the heat unit approach
 to plant response studies. *Ecology* 41(4): 785-790.

Observation on the budburst processes of *Quercus serrata* Thunb.

Keiichi Oono

Natural History Museum and Institute, Chiba
 955-2 Aoba-cho, Chiba 280, Japan

Budburst processes of *Quercus serrata* Thunb. were studied by observation and measurement of elongation of new shoots at Funadaike in Chiba in 1988 and 1989, and were related with the air temperature measured at nearby screen. In 1989, budburst began on March 14, new leaves were unfolded on April 5, and elongation of new shoot had completed by April 26. In 1988, new leaves were unfolded 7-9 days later than in 1989. Time course of shoot elongation depicts a typical sigmoid curve. The elongation rate was positively correlated to the maximum temperature of the observation intervals, and the occurrence of high maximum temperature about 20°C particularly promoted the elongation. Therefore, budburst of *Q. serrata* was considered to advance in response to the warmth. The timing of budburst of *Q. serrata* corresponds to the time when the daily minimum temperature scarcely descends below 2°C, suggesting that the budburst of *Q. serrata* may be scheduled to avoid frost damage.