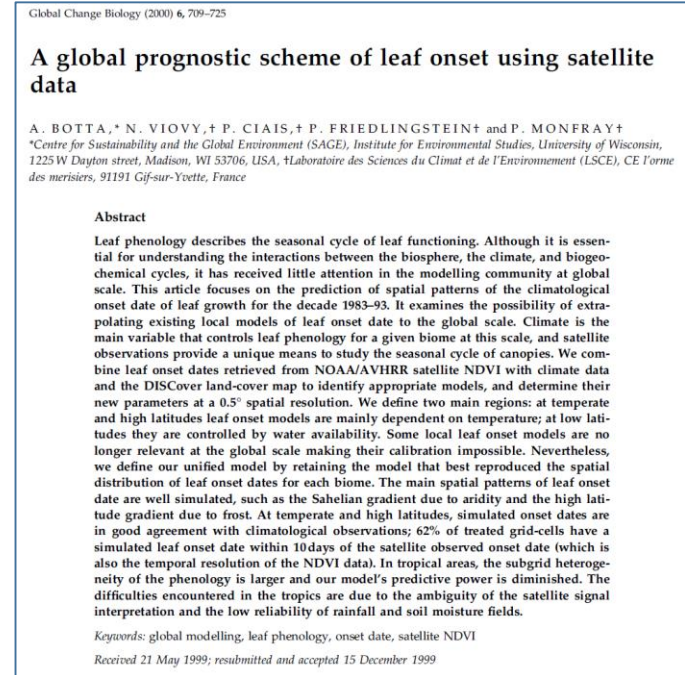
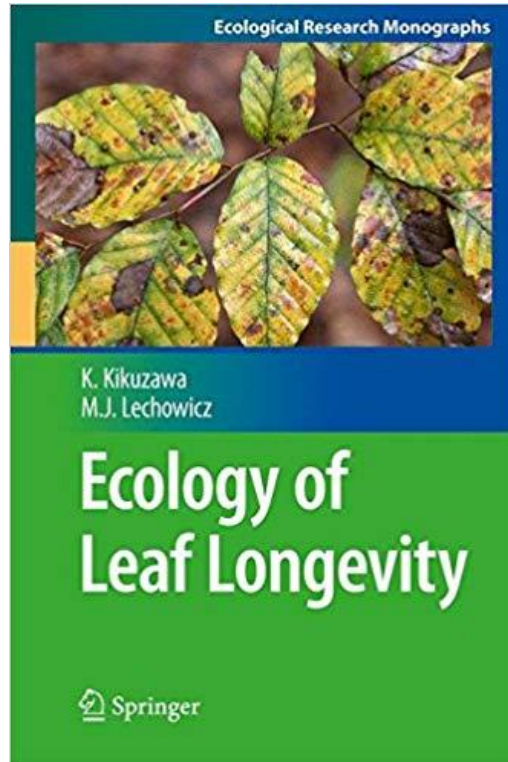


葉の寿命とフェノロジー

主な参考文献



Botta et al. (2000) GCB6

このトピックを本集中講義に含めた狙い：
「生物が絡むと話が何かとややこしくなる」という間隔を持っていたきたい

植物の戦略パラメーターとしての

葉の寿命

植物が葉を付け替える、そもそもの理由

- 葉の老化：光合成の副産物として算出される遊離基（フリーラジカル）のダメージからの回復や修理が追いつかない
- 葉の周辺の環境変化：乾燥・寒冷・被陰により、葉を維持する利益が減少

後者の「葉の周辺の環境変化」には、植物の成長に伴って新しい葉を展開されるため、既存の葉が自己被陰されてしまう、というものも含まれる。

この場合、古い葉の脱落は植物の成長プロセスに欠くことの出来ない、一種のProgrammed Deathと捉えることもできるだろう。

(例) ヒノキの枯れ上がり



写真の出典：

<http://www.ffpri-skk.affrc.go.jp/konsyu2005/konshu1210.html>

葉寿命は葉の様々な機能形質と強く相関する

Wright, I. J., *et al.* (2004)
Nature 428(6985)

縦軸,横軸,奥軸

a: A_{mass} , LMA, N_{mass}

b: LL, R_{mass} , LMA

c: N_{mass} , P_{mass} , LMA

d: A_{area} , LMA, N_{area}

A_{mass}	光飽和光合成速度
LMA	単位葉面積あたりの重量 (=1/SLA)
LL	葉寿命
R_{mass}	単位面積あたりの暗呼吸速度
N_{area}	単位面積あたりの窒素量
N_{mass}	単位重量あたりの窒素量 (= $N_{\text{area}}/\text{LMA}$)

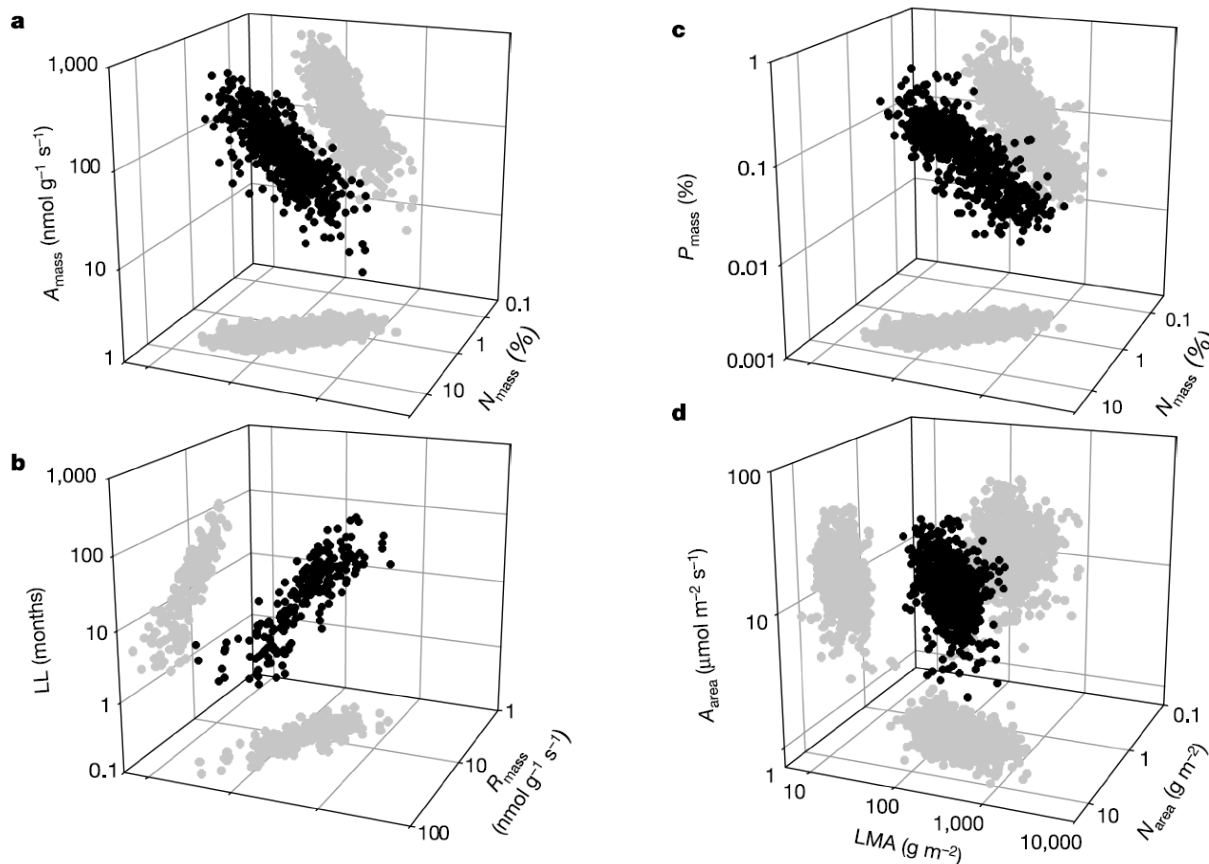
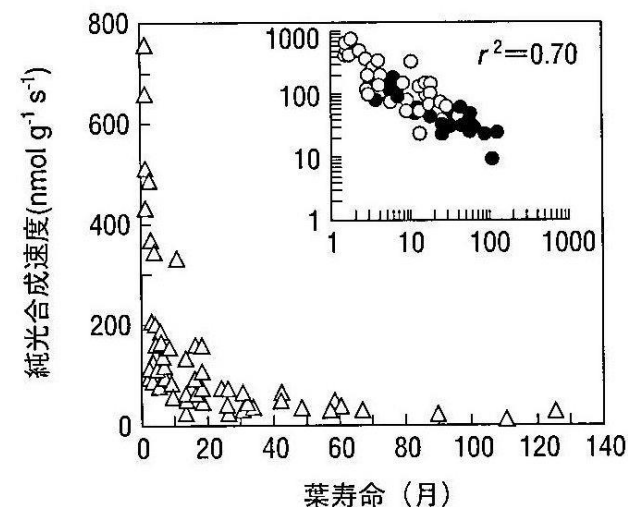


Figure 2 Three-way trait relationships among the six leaf traits with reference to LMA, one of the key traits in the leaf economics spectrum. The direction of the data cloud in three-dimensional space can be ascertained from the shadows projected on the floor and walls of the three-dimensional space. Sample sizes for three-way relationships are necessarily a subset of those for each of the bivariate relationships. **a**, A_{mass} , LMA and N_{mass} ; 706 species. **b**, LL, R_{mass} and LMA; 217 species. **c**, N_{mass} , P_{mass} and LMA; 733 species. **d**, A_{area} , LMA and N_{area} ; 706 species.



葉寿命と光合成速度の間の負の相関関係 (Reich *et al.* 1992)

右上の挿入図は両軸を対数変換したもの。

●は針葉樹, ○は被子植物である。両者をまとめた勾配は -0.65 である。

長寿命の葉は、一般に

- 高い最大光合成速度
- 高い暗呼吸速度
- 高い窒素含量
- 低いSLA*を持つ

* Specific Leaf Area

葉の機能形質間に見られる相関と、その説明

長寿命の葉は、一般に

- 高い最大光合成速度
- 高い暗呼吸速度
- 高い窒素含量
- 低いSLAを持つ



経済合理性（選択圧）による説明：最大光合成速度の低い葉は、減価償却に時間がかかるため、葉寿命が長くなる

機能的制約による説明：SLAが低い（厚い）葉は、厚いクチクラ層や表皮細胞を伴う。この場合、葉内のガス拡散速度が低下し、また葉緑体相互の被陰関係が生じるため、最大光合成速度は低下する

補遺1

クチクラ層：葉表面のロウ物質の層であり、主に葉表面からの水分蒸発を防ぐ機能を持つが、食害回避の機能もありそう。クチクラ比（葉の厚みに対するクチクラ層の厚みの比）は、以下の例で示すようにPioneer種で低い。この傾向は、食害回避に対する最適投資率の差とみることができる。

- ・ケヤマハンノキ、ドロノキ（Pioneer種）： 2%
- ・ミズナラ、イヤタカエデ（遷移後期種）： 8%

補遺2

SLAや材密度などの生物量を用いた指標を利用する上で注意しなければならないのは、しばしば重さの単位が混在すること。乾燥重量が最も一般的なようだが、炭素重量も普通に使われるので注意が必要。1度だけ、生重量（Fresh weight）が使われている論文をPNAS誌で見たこともある。

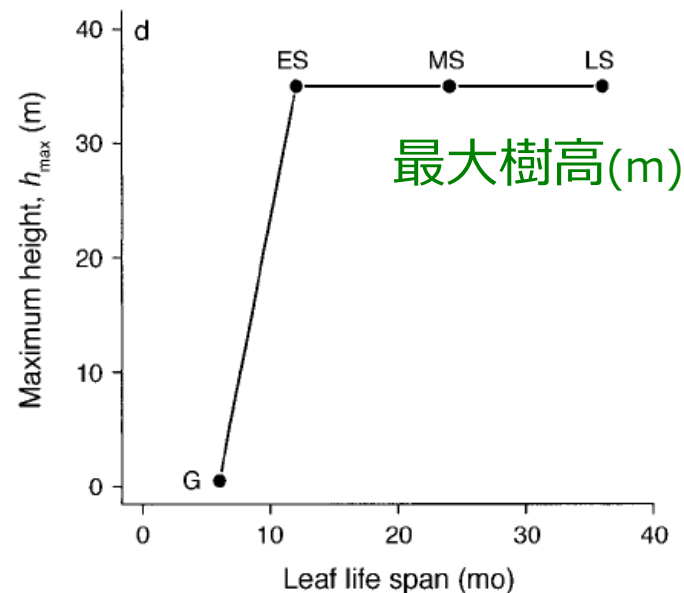
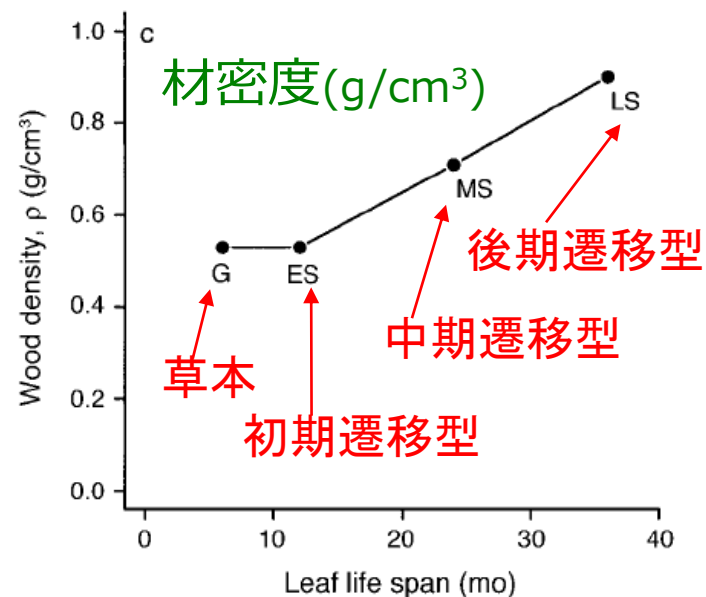
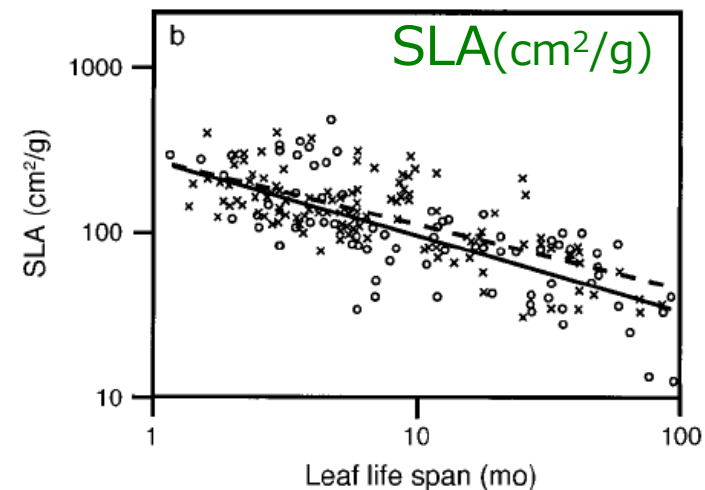
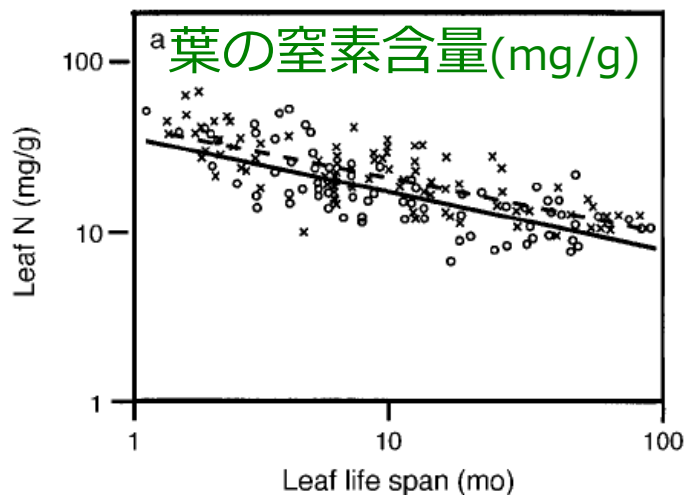
補遺3

草本のSLAは一般に高い（薄い）。これらの葉は細胞が大きく、細胞壁は薄く、素早く展葉できる構造となっている。それによって、不足する細胞強度は膨圧で保っているため、水分条件が悪くなると、すぐに萎れてしまうというリスクを持つ。

葉形質間における相関関係の植生モデルへの導入例

- 横軸は全て葉寿命
- プロットはデータ
- 線はモデルの設定

こんな感じで
ザックリと



葉寿命の差は種間・同一個体上のそれぞれで生じる

同一個体上における葉寿命の多様性の例

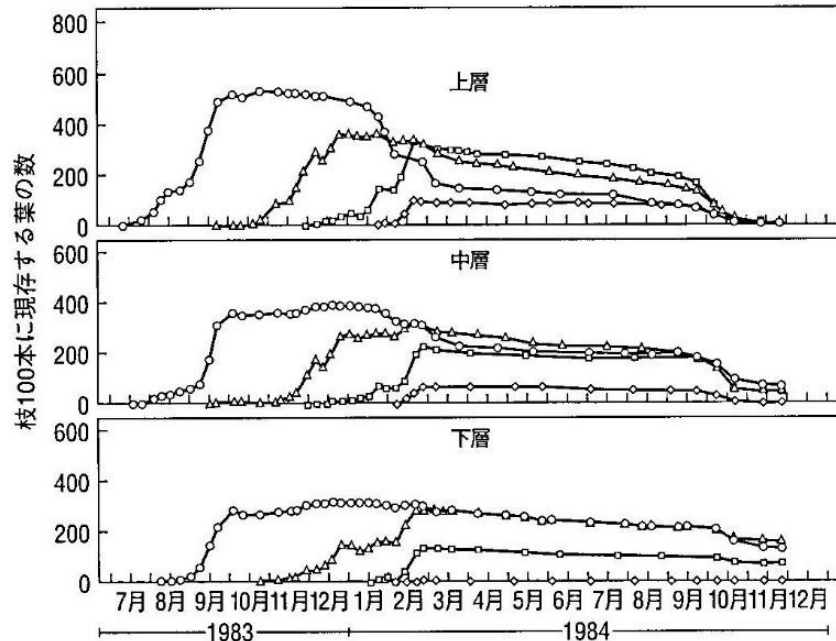


図 35 カカオの木の上層、中層、下層における葉の生存曲線 (Miyaji *et al.* 1997)

記号の違いは出現時期の異なる同齡集団を示す。上層の葉は 1984 年夏 (11 月) にはほとんど落葉してしまっているが、中層、下層ではまだ葉が残っている。

上図の例のように、**葉の寿命は明るい枝では短くなる**ことが一般的 (後に詳しく説明します)。

種間における葉寿命の多様性の例

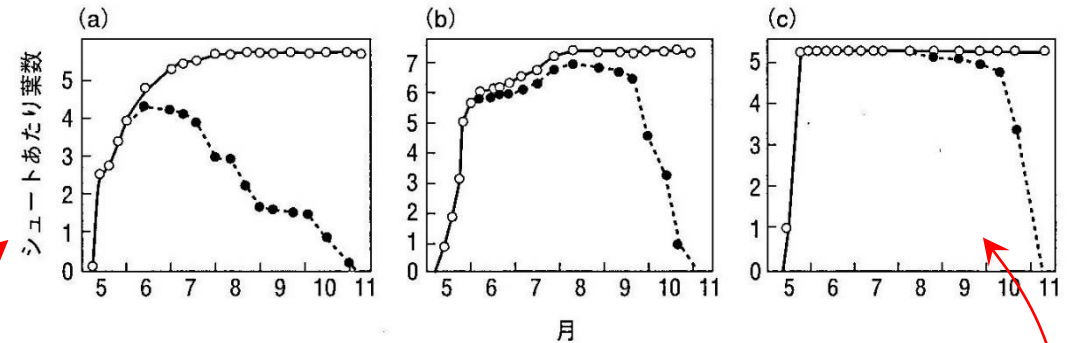


図 6 落葉広葉樹の開葉様式 (Kikuzawa 1983;1988)

縦軸はシュートあたり葉の数を、横軸は調査の時期を示している。(a) ケヤマハンノキ、(b) ホオノキ、(c) ミズナラ、○：すでに開葉した葉の積算数、●：シュートに着いている葉の数。●をつないで得られる曲線と横軸とで囲まれた面積を、○で示された最大葉数で割った値は葉の平均寿命を表す。

温帯性落葉広葉樹にみられる葉寿命と開葉様式の種間差

(a) ケヤマハンノキ (Pioneer種) 80日←生育期間に1度入れ替わっている

(c) ミズナラ (後期遷移種) 160日

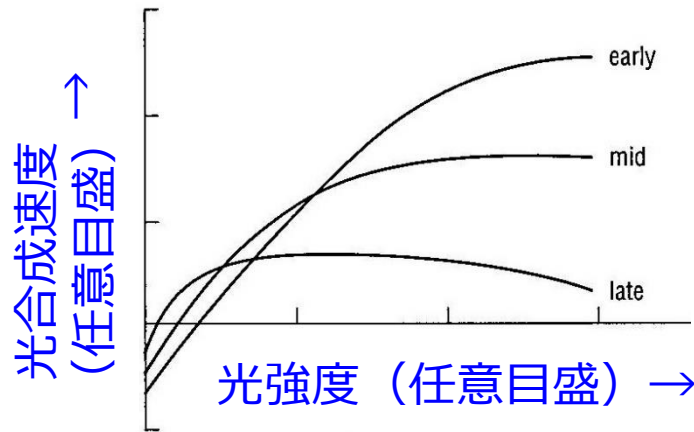
一般に**Pioneer種**は**後期遷移種**よりも**葉寿命が短い** (後で詳しく説明します)

ここからしばらく、葉寿命多様性に見られる様々なパターンを取りあげ、その説明を試みる

葉寿命に影響する要素 1：遷移段階

Pioneer種は後期遷移種に比べ、光飽和光合成速度が高く葉寿命は短いことが多い

光-光合成曲線の模式図 (Bazzaz 1979)



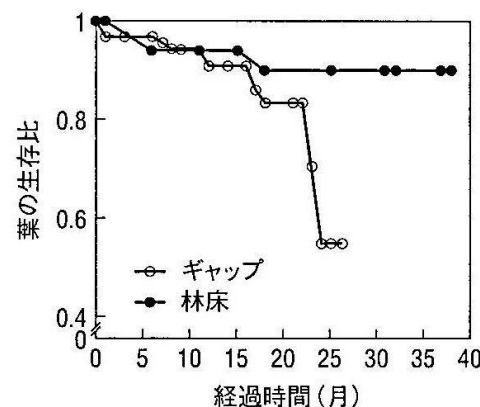
遷移初期に出現する種は強光利用型であり
遷移後期の種は弱光利用型である（遷移中期に出現する種は、それらの中間型）。

このパターンには以下の説明が与えられている（多分全て正解）

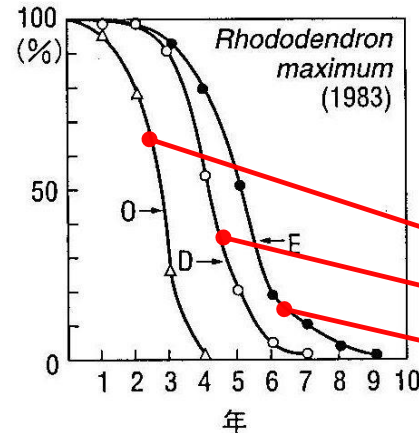
- Pioneer種は、明るい場所に生育するために、光合成に伴って生じるフリーラジカルが多く、葉が老化しやすいから（機能制約に基づく説明）。
- 明るい場所で一気に高さ成長で勝ち残るのがPioneer種の基本戦略であるので、最大光合成速度を高く設定することが必要がある（経済合理的・選択圧に基づく説明）。
- シュートの急速な成長に伴い生じる自己被陰を避けるためには、速いペースで葉を落とす必要がある（樹形アーキテクチャーにおける機能制約的な説明）。

葉寿命に影響する要素 2 : 明るさ

森林内に生育する植物（特に林床性の植物）では、ギャップや開放地のような明るい環境に生育する植物種よりも、葉寿命が長い。このパターンは、表現型可塑性としても生じる。つまり、同じ種が明るさの異なる場所に生育する場合は、明るい場所で葉寿命が短くなる傾向がある。



【例1】
Elateriospermum tapos
(熱帯の遷移後期樹種) の
ギャップと林床における葉
の生存曲線
(Osada et al. 2003)



【例2】
シャクナゲの葉の生存曲線
(Nilsen 1987)
林冠ギャップ下
落葉広葉樹林の林床
常緑樹林の林床

このような調整は、個体単位では無く、自立的な物質のやりとりとなっている単位（小個体なら個体全体、大個体なら枝など）で生じる。

したがって、大木では、暗い場所の枝についての葉ほど寿命が長くなるというパターンが広く観察される。

葉寿命に影響する要素3：アーキテクチャ



オオバヤシャブシ
(カバノキ科ハンノキ属)

順次開葉を行う。葉寿命は短く50～90日、光飽和光合成速度が高い。シュートは垂直上方に急速に成長する。そのためシュート上方から見ると常に新しい葉(高い光合成能力を持つ)を有している。

写真の出典:
hanapapa.world.coocan.jp

自己被陰を避けつつ、シュートを鉛直方向に急速に成長させる生活史を有する植物では、高い光飽和光合成速度と短い葉寿命をセットで持つことが有利

その一方で、傾いたシュートを有する植物種では、一斉開葉で葉寿命は長い方が有利



オオアマドコロ
(ユリ科多年草)

落葉広葉樹の林床に生育する。5月中旬に一斉展葉、8月に落葉(@北海道)。

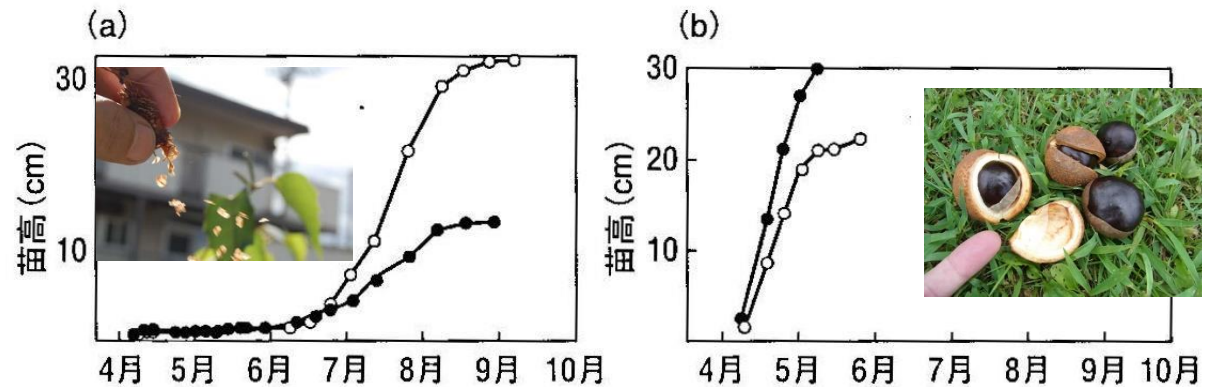
写真の出典: green-netbox.com

葉寿命に影響する要素4：種子のサイズ

種子サイズには極めて大きな種間差がある
バッコヤナギ、シラカンバ→1mg以下
栗、トチノキ、オニグルミ→10g以上

種子サイズの小さい種は、何度も葉を付け替えながら徐々に大きな葉をつける必要がある。他方で、種子サイズの大きいものは発芽直後の葉をその秋まで持ち続けることが一般的。よって、ライフステージの初期においては、種子サイズと葉寿命との間に正の相関関係が生じる。

ところで、種子サイズの小さな植物種は、Pioneer種に多い。先述したように、Pioneer種の葉寿命は短いことが多い。ライフステージの初期においては、Pioneer種の短い葉寿命は、この機能制約により説明することも可能だろう。



種子からの稚苗の伸長(清和・菊沢1989)

(a)シラカンバ、種子サイズ小、(b)トチノキ、種子サイズ大

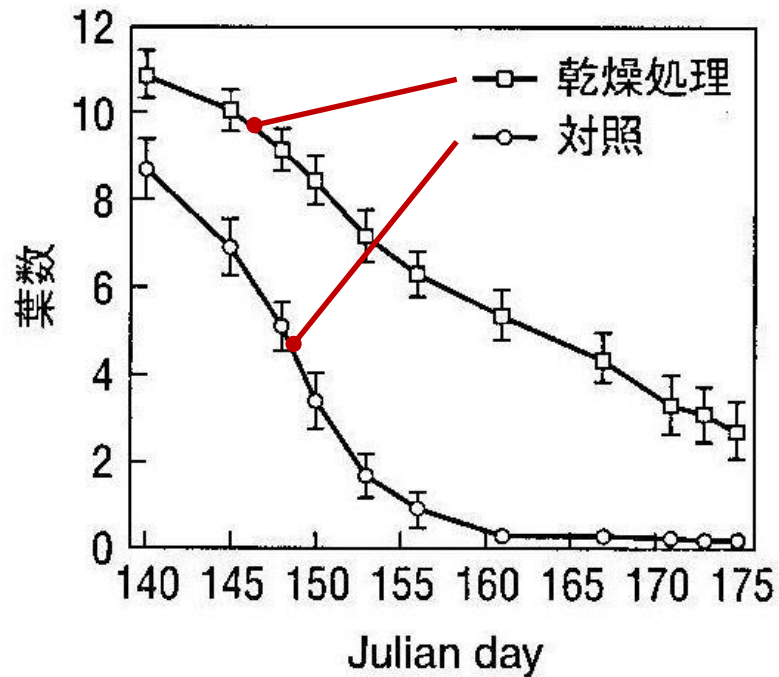
○:開放下における成長

●:被陰下における成長

当年生未生の初期伸長は種子中の貯蔵養分に全面的に依存しているため、初期伸長パターンにも種子サイズに対応した種間差が存在する。

葉寿命に影響する要素 5 : 乾燥

乾燥が葉寿命に及ぼす影響例



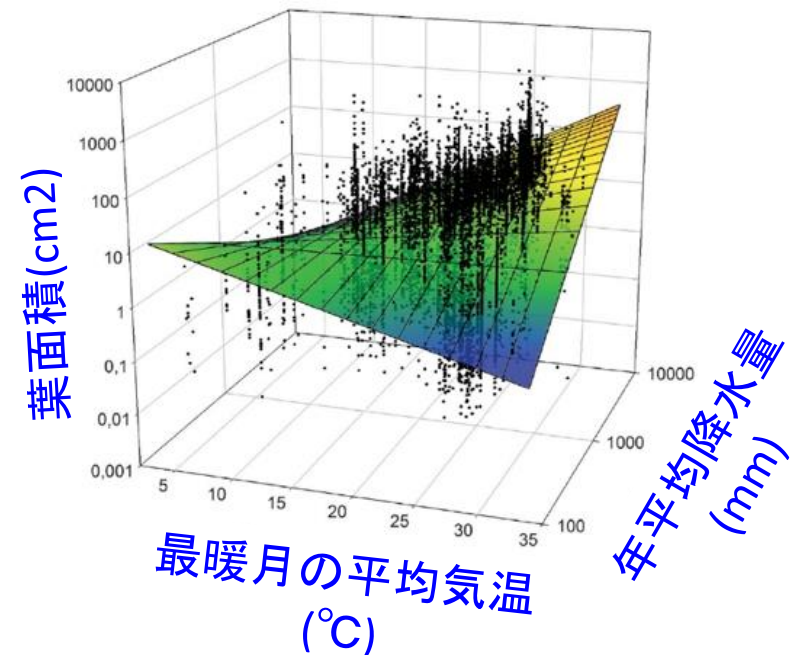
Casper et al. (2011)

砂漠の植物 *Cryptantha flavel* に対する乾燥処理の影響。乾燥処置下では、葉の寿命が延びている。

乾燥条件下では、一般に葉の寿命は延びる。これは光合成速度が低下した際に、葉寿命が長くなるという、一般に観察される傾向とconsistentである。

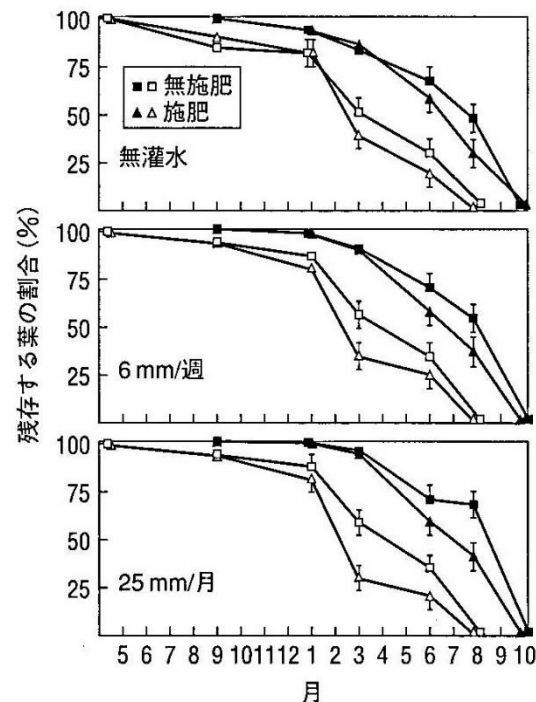
また乾燥時には、SLAの低下、気孔コンダクタンス低下（クチクラ層の発達に伴う）、光飽和光合成速度低下、個葉面積の低下などの一連の葉の機能形質変化が生じる。

乾燥に伴う個葉面積の低下



Write et al. (2017)

葉寿命に影響する要素 6 : 栄養塩



その例。砂漠の常緑植物の葉生存に対する施肥と灌水の効果。施肥によって葉寿命は短くなり、その効果は灌水も同時に行うと、より著しくなる。

図 37 砂漠の常緑植物の葉生存に対する施肥と灌水の効果 (Lajtha & Whitford 1989)
■と□は無施肥を▲と△は施肥を表す。上図は無灌水処理、中図は週 6 mm、下図は月 25 mm の灌水処理。白抜きは春に出現した葉、黒塗りは秋に出現した葉を示す。

施肥によって葉寿命が短縮したという多くの報告がある。栄養塩類が不足すると光合成速度が低くなり、その低い光合成速度を補償するために葉寿命を長くする必要があるから、と直感的には理解可能。

実際に、葉の窒素含量と葉寿命は正に相関（先述）

また、温帯では、水分や栄養塩類の貧弱な場所には常緑樹の分布が見られる場合が多い。

真逆のパターンとして、栄養塩類の供給を一時的に停止した場合に葉を切り落としてしまうという事例もある。これは、古い葉から栄養塩を回収して、それを生産性の高い若い葉に転流するという適応？

関連トピック1: 葉の光飽和光合成速度の時間変化

光飽和光合成速度の季節変化の例

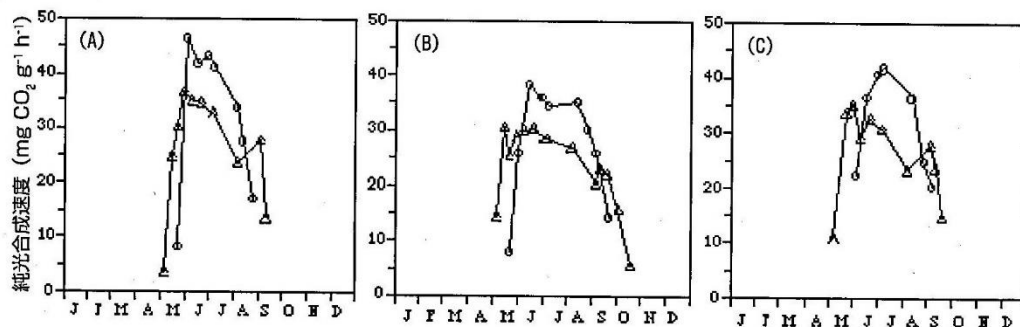


図 2.1.4 クリ (A)・コナラ (B)・ヤマウルシ (C) の光合成速度の季節変化
2000 年に測定。
○: 冷温帯 (京都府芦生), △: 暖温帯 (大津市上田上)。

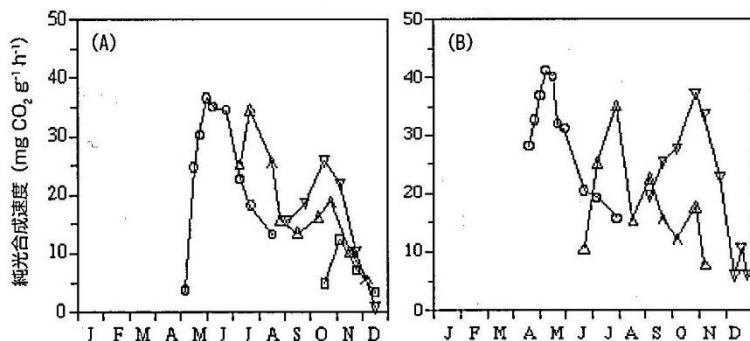


図 2.1.6 順次開葉型落葉広葉樹の純光合成速度の季節変化
大津市上田上で 2000 年に測定。
(A) クリ: ○: 第 1 葉, △: 第 15 葉, ▽: 第 30 葉, □: 第 45 葉。
(B) オオバヤシャブシ: ○: 第 1 葉, △: 第 10 葉, ▽: 第 20 葉。

葉の飽和光合成速度は、展葉開始から、しばらくして最大値に達する（成長）。これは葉の内部の充実に時間が必要なため。その後に、徐々に低下する（老化）。

葉の老化は、以下の両者が組み合わさって生じる

(1) 純粹な老化。光合成に伴って生じるフリーラジカルの処理が追いつかなくなるなど。

(2) 新しい葉の生産に必要な窒素の引き抜き。

窒素の引き抜きは落葉前のごく短期間に行われる事が多いが、その一方で、光合成速度は時間と共に一貫して低下する。すなわち、窒素利用効率は時間と共に減少する（葉寿命の短いものほど葉の老化が早いために、その減少速度が大きい）。

関連トピック2：落葉と栄養塩類の転流

落葉前に、葉に含まれている窒素が回収される。
その回収率は5割程度が一般的だが、大きな種間差がある。

このように回収率は植物の系統に強く影響されるが、
その一方で、落葉時の栄養塩類のシンクの大きさも影響する。
例えば落葉と結実の時期が重なると再吸収能力が高まる。

例えば、窒素制限の著しいシベリアに優占するカラマツでは77%、ハンノキ（窒素固定細菌を根に共生させている）では低く、グルチノーザハンノキでは16%



口絵8 秋になっても紅葉しないまま、やがて緑の葉を落とすケヤマハンノキ（5章）
撮影地：福島県七ヶ岳山麓、写真提供：前野正樹

写真の出典：
「植物が地球をかえた！」
化学同人

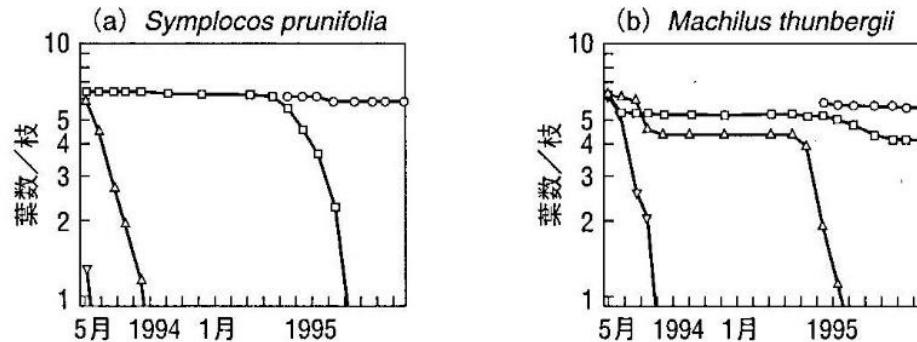


図9 クロバイ (a) とタブ (b) の葉群の生存曲線 (Nitta & Ohsawa 1997)

縦軸は葉数/枝，横軸は時間。○は1995年に開葉した葉，□は1994年に開葉した葉，△は1993年に開葉した葉，▽は1992年に開葉した葉。

【例】常緑性植物で観察された落葉と開葉の同調

常緑樹における葉の入れ替わりの2パターン@清澄山の温帯常緑広葉樹林

(a) クロバイ(葉寿命約1年): 春に開葉、翌年の春～夏に脱落、この年に開葉した葉と入れ替わる

(b) タブノキ(葉寿命2年): 春に開葉、2年後の同時期に開葉、よって新旧の葉を同時に持つ

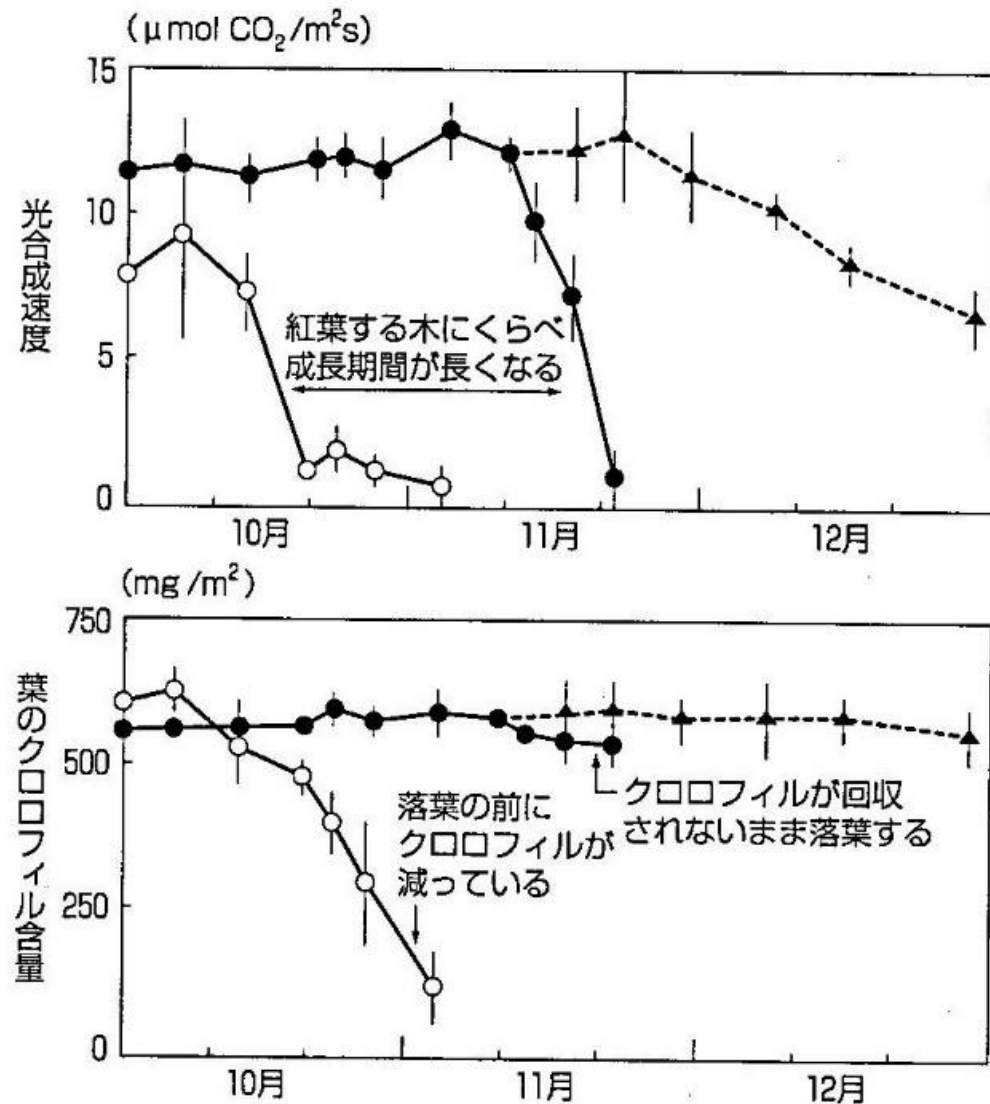


図5-2 秋のヤシャブシの光合成

紅葉する落葉樹であるクワの木との比較。温室にヤシャブシを入れると光合成が続くことから、ヤシャブシは体が凍らないかぎり葉を保ち続けることがわかる。Tateno, 2003, *Oecologia* より改変。

窒素固定植物に見られるトレードオフは、落葉を遅らせて光合成を延長するかわり、窒素を回収できないというものである。

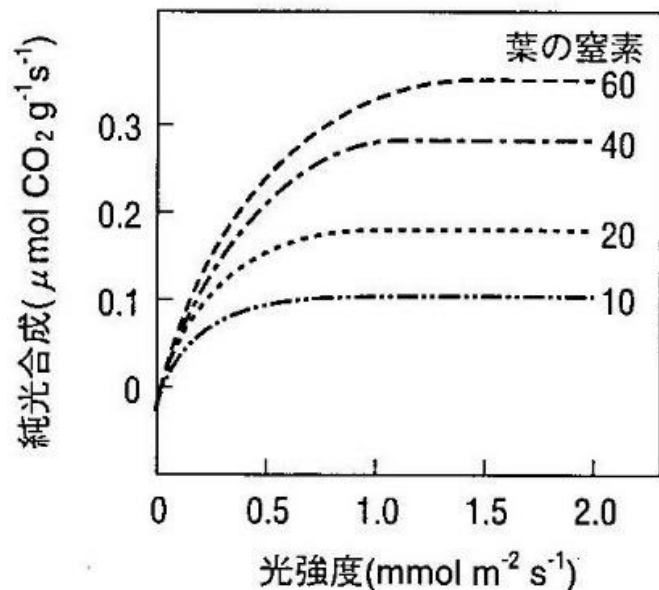
また、窒素固定できるために、裸地があればいち早く入り込んで繁殖しやすい反面、窒素固定にかかるコストのために、他の植物との競争になったときには負けてしまう、という生き方である。

文章と図の出典:

館野正樹著、光と水のジレンマに生きる、「植物が地球をかえた！」5章、化学同人

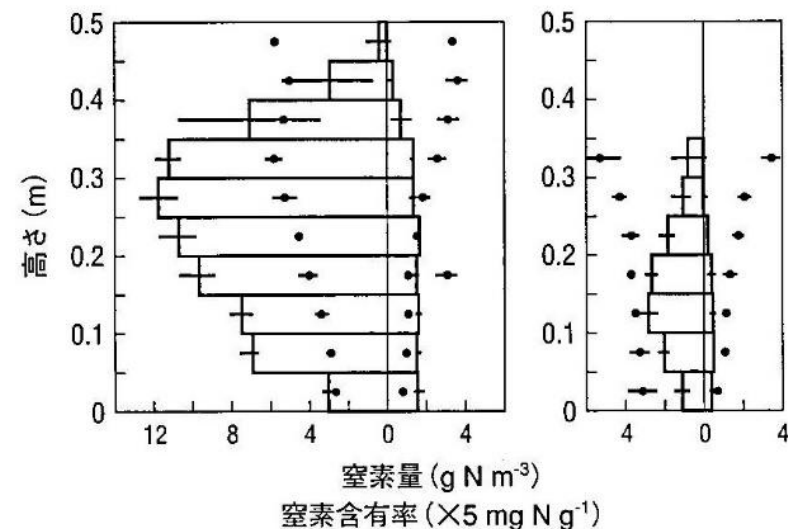
関連トピック3：窒素の最適配分

以下のように、葉の窒素含量と最大光合成速度との間には、正の相関がある。よって、個体内でより明るい部位の葉により多くの窒素を持たせることが、個体全体の窒素利用効率を高めることになる



窒素含有量の関数としての光飽和光合成速度 (Field 1983)。 *Lepechinia calycina* (落葉性の灌木) における測定例。

実際に、群落密度が高いほど、単位面積あたり窒素含有量は、群落の深さに対して急速に低下していく



Lysmachia vulgaris 群落における高さ別の窒素量および含有量の分布 (Hirose et al. 1988)。

(左) 密生した群落、(右) 疎開した群落。各図の左は葉、右は茎。●は窒素含有率。

常緑性と落葉性

常緑性と落葉性の定義

1年のうちの毎年ほぼ決まったある程度の期間（光合成の不適期間）に着葉がない事を落葉性と定義。「ある程度の期間」について厳密な定義は無いが、普通は一ヶ月以上。

光合成の不適期間： 熱帯の乾期、および温帯・亜寒帯の冬

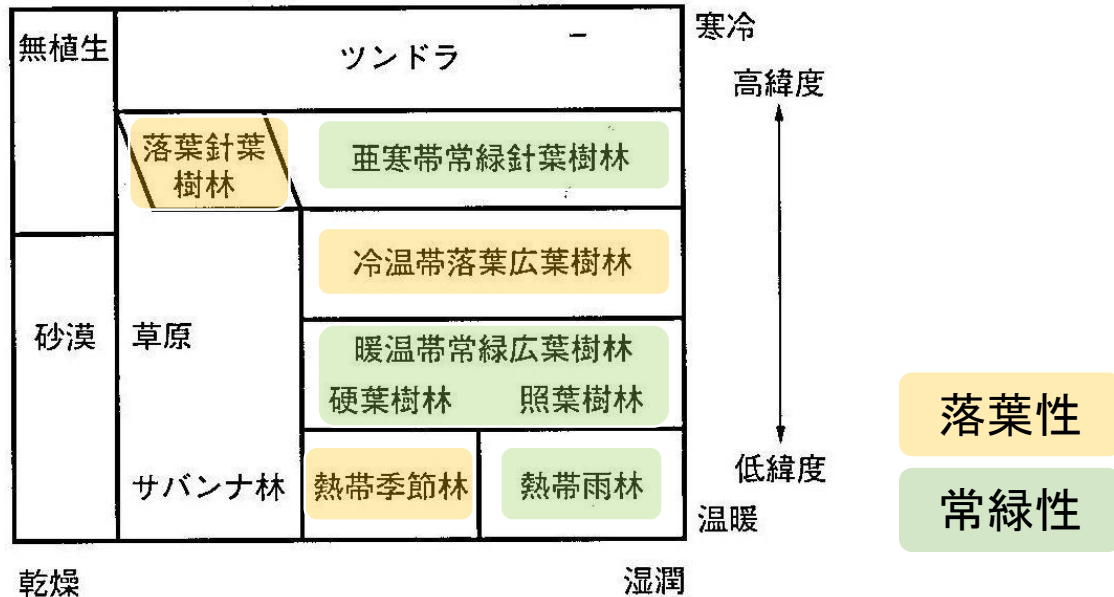
ここで乾期とは、50mm/月ないし25mm/月以下の期間が3ヶ月以上続くこと。この間に年間の10%以下の降水量しか降らないことが普通。

広く利用されている植物にとっての冬の定義とは、日平均気温が5℃以下となる期間。この間は常緑樹であっても殆ど光合成できない。ので、植物が、年間どのくらいの生産活動を行う事ができるかの指標であるGDD (Growth Degree Days)*の計算には、Base temperatureとして、5℃が最も良く用いられる。

- 元々は吉良竜夫が提唱した温量指(示)数 (WI; Warmth Index)が根源。
- WIでは、月平均気温が5℃以上と夏月を取りあげ、5℃を上回る数値を年間積算したもの。

常緑性と落葉性の地理分布

温度と乾燥の軸に対するバイオームの全球分布



地球規模において常緑性は低緯度と高緯度に出現する2山分布となっている。日本列島についても、雨量指数に沿った2山分布となっている。

常緑針葉樹が高緯度帯で優占することに対する説明としては、針葉樹の仮導管は直径が狭く、凍結時に**エンボリズム (embolism)**が生じにくいというものがある。

狭い仮導管は、水の最大輸送量に制約をもたらす。また、針葉の大きな気孔抵抗はガス交換の妨げとなる。これらより、**暖かい環境下での光合成能力においては、針葉樹は広葉樹よりも劣ることが多い。**

また、針葉樹は一般的に雪が樹冠に積もりにくい樹形を持つことも、高緯度帯に針葉樹林が優占する理由として挙げられている。

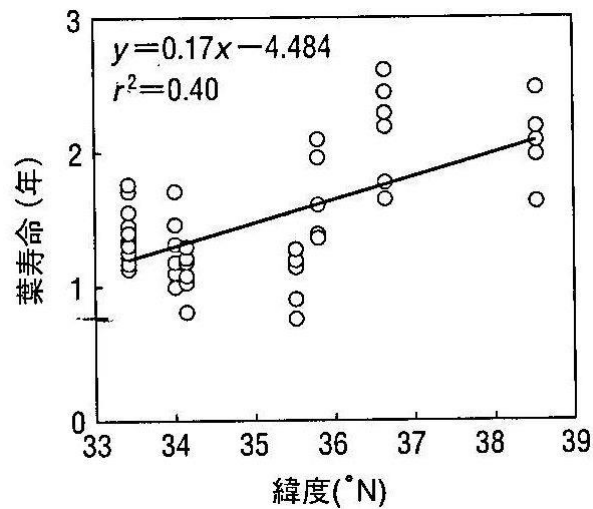
なお、常緑性・落葉性について、高い可塑性を持つ種もある。アカメガシワ・ハゼノキ・ハンノキは、本州では落葉性だが沖縄では常緑性である。

成長期間と葉寿命との相関関係

成長期間と葉寿命との相関関係は、常緑性の場合は負、落葉性の場合は正、であることが多い

常緑性：好適期間の短さを葉寿命を長くすることで補っている
落葉性：好適期間と葉寿命が一致する事が多い（成長期間中の始めに一斉展葉、終わりに一斉落葉されるパターン）

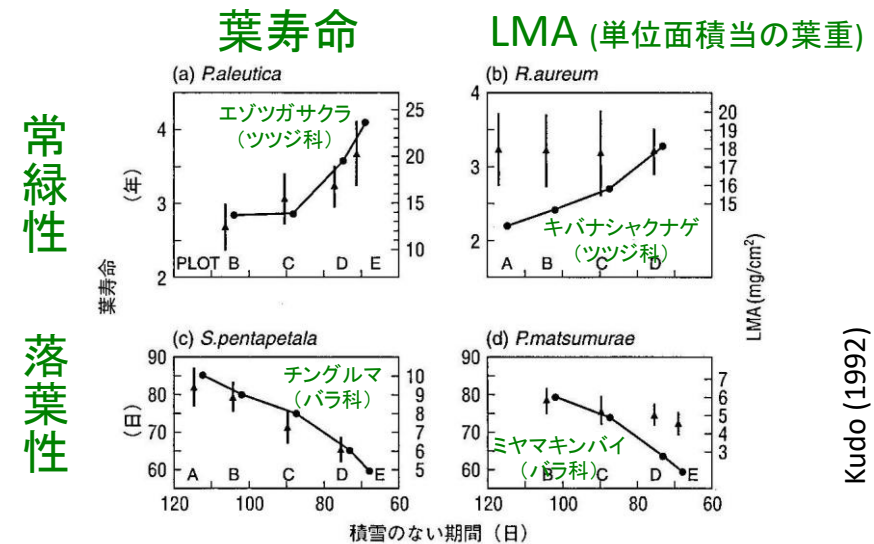
【例】チュウゴクマツの葉寿命と緯度との関係



Xia (2013)

針葉樹は、このパターンに良く当てはまる。標高に対しても同じ傾向を示す。このような葉寿命の差は、遺伝形質ではなく、気候順化として生じているという報告あり。

【例】大雪山の雪田地帯における観察例



Kudo (1992)

積雪期間の長さに応じて光合成の好適期間は年間60～120日と大きくばらつくが、この期間と葉寿命・LMAの反応が、常緑性と落葉性の樹種間で真逆となっている。

葉寿命の理論

Williams et al. (1989)の葉寿命モデル

$$L = k \times \frac{C}{a}$$

この分数は「葉の生産コストを回収するのに必要な日数」に相当

L : 葉寿命
 C : 葉の生産コスト
 a : 1日の光合成量
 k : 係数

最も単純なモデル

葉の光合成速度低下を考慮したモデル

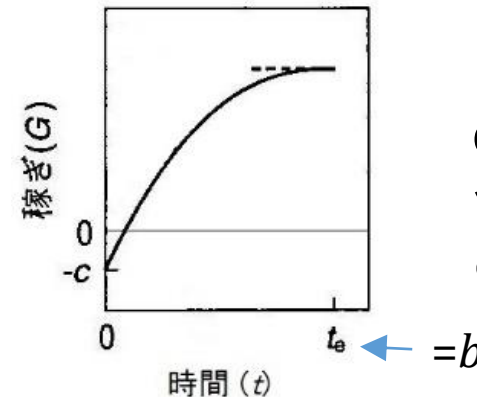
Kikuzawa (1991)の葉寿命モデル

$$P(t) = a(1 - t/b)$$

$$G(t) = \int_0^t P(t) - C$$

$P(t)$: 葉の稼ぎ@時間 t
 $G(t)$: 葉の稼ぎの積算
 a : 光合成速度@時間0
 b : 係数
 C : 葉の生産コスト

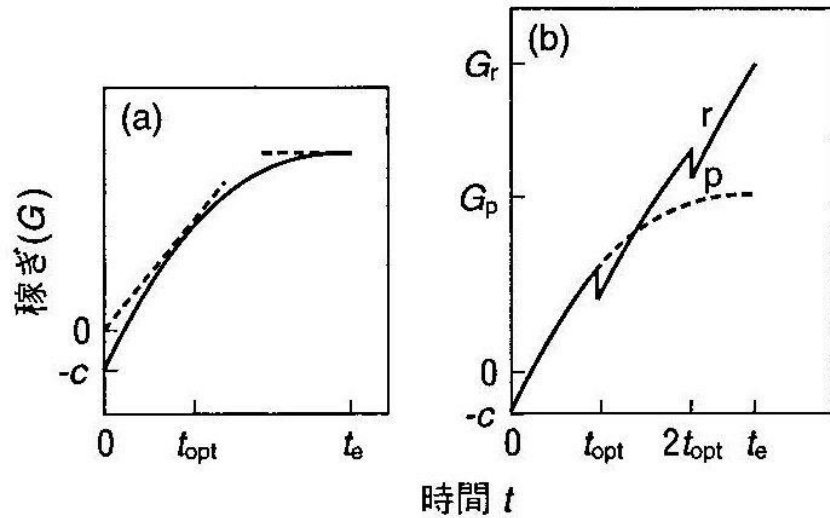
※ここで「葉の稼ぎ」とは純光合成速度のこと



$G(t)$ が最大となる葉寿命 t_e まで葉を維持するのが最適解となる

実際には、葉をつけるスペース、栄養塩類などに制約があるため、 t_e の手前で葉を入れ替えることが、個体全体の稼ぎの積算を高める状況が多いだろう

葉寿命の理論(続き)



個体が1枚しか葉を着けられないとき、個体の稼ぎを最大にする付け替え時期は、原点からの直線が曲線と接する時点(t_{opt})である。

右図は、付け替えた方(r)が、付け替えない(p)より、トータルの稼ぎが大きくなる事を示す。

Kikuzawa (1991)より

葉をつけるスペースや栄養塩類などに制約が無く、古い葉を持ち続けても、新しい葉のパフォーマンスに影響を与えないような状況下では、Life Timeの稼ぎ $G(t)$ を最大にするタイミング t_e で葉を入れ替えることが、最適解

植物個体が1度に1枚の葉のみ着けることができるという状況下では、時間あたりの稼ぎ $G(t)/t$ を最大にするタイミング t_{opt} で葉を入れ替えることが、最適解

実際の最適葉寿命は、樹形アーキテクチャや環境要因に応じて、 $t_e \sim t_{opt}$ 間のどこかに生じるだろう

高校数学の復習も兼ねた実習: t_{opt} を導出せよ

実習: t_{opt} を導出せよ

解答例

$$\frac{G(t)}{t} = \frac{\int_0^t a \left(1 - \frac{t}{b}\right) dt - C}{t} = a - \frac{a}{2b}t - \frac{C}{t}$$

時間0~t平均の単位時間あたり稼ぎ

この式を最大にする t 値を算出するため、右辺を t で微分すると

$$-\frac{a}{2b} + Ct^{-2}$$

この式が0となる t 値を算出すると

$$t_{opt} = \sqrt{2bc/a}$$

フェノロジー制御

フェノロジー（生物季節）：

気温や日照時間などの季節変化に応じた生物の反応。植物のフェノロジーは、展葉・落葉・発芽・花芽形成などに見られる。本講義では、展葉についてのフェノロジーについて解説する。

フェノロジー制御のシグナルとしての低温

植物がある成長フェーズの完了に要する時間には、温度依存性がある。例えば、気温が高いと麦の充実にかかる期間は短くなる。

低温は、このような生理的制約条件としてだけでなく、シグナルとして機能することで植物の成長に影響を及ぼす。実際に、高緯度帯の多くの植物種は、春先の成長の再開に際して、低温を経験する必要がある。

なお、成長全般についての低温シグナリングを**低温要求性 (Chilling requirement)**、花芽形成に
関しての低温シグナリングを特に**春化 (vernalisation)**と呼ぶ。

この低温要求性と、その後の高温条件とは、一般に負に相関している。すなわち、低温要求性が弱い種では、より高温を経験することが、休眠打破に必要であることが多い。

春穀物 (Spring cereal)

繁殖期に入る際の低温要求性が非常に低いか、無い。春先に種子を撒いて、同年に収穫がある。



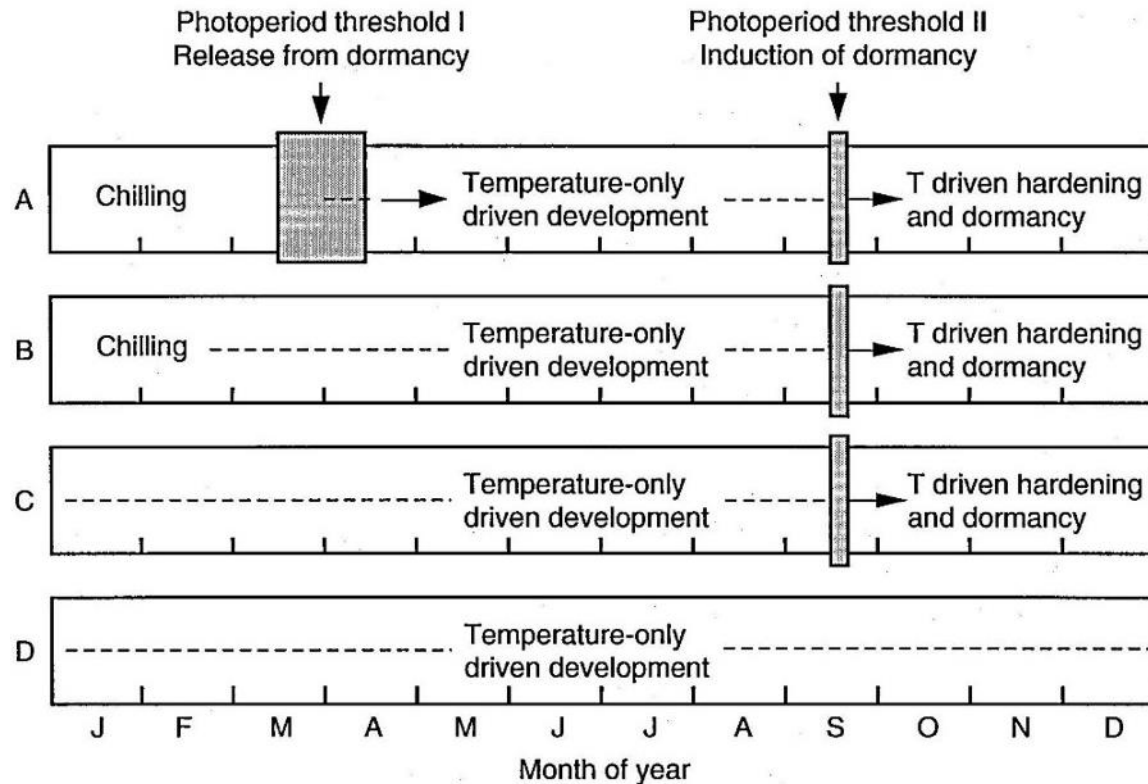
↑6月終わりにスイスで撮影した麦。
左右とも冬期に十分な低温を経験していない。
左のGreina種では栄養繁殖段階に留まっているが、右のFiorina種（低温要求性が低い）では、実をつけている。

図の出典: Morison & Morecroft [eds] "Plant Growth and Climate Change"

光周性 (Photoperiodism)

熱帯以外のエリアに分布する長寿命の植物種では、**光周性 (Photoperiodism)** を第二段階の制御機構として持つことで、温度条件のみからの間違っただ判断を下さないための安全装置としている。また光周性は、繁殖時期の同調に用いられる場合もある。光周性は緯度とともに強くなる傾向がある。

温度・光周性の組み合わせによる発達制御パターン



図の出典: Morison & Morecroft [eds] "Plant Growth and Climate Change"

右図のように様々なパターンが存在することで、温暖化時の植物のフェノロジー反応の予測は複雑になる。更にややこしいのは、光周性と温度要求性の関係は固定されておらず、ある程度の代替性があること。例えば、**高温条件は光周性よりも優位に働くこともあるし、逆に長日条件は低温条件よりも優位に働くこともある。**

冬期のある地域では、休眠期に入る制御は、萌芽条件よりも、より強く光周性の影響を受ける。ただし、紅葉については、夜の低温条件の影響を強く受ける。

光周性による成長制御の例

緯度または高度の異なる4つの地域からヨーロッパトウヒの苗を集め、21℃のグロースチェンバーで異なる日長下で生育させたときの頂芽形成の限界日長。

- 21時間、北緯64度から採集した苗。
- 18時間、北緯58.5度から採集した苗
- 16時間、北緯47度、標高1400～1500mから採集した苗
- 15時間、北緯47度、標高525mから採集した苗



高緯度、高標高ほど、早い季節に成長を止める。
(なお北緯64度の日長21時間は7月中旬に相当する)

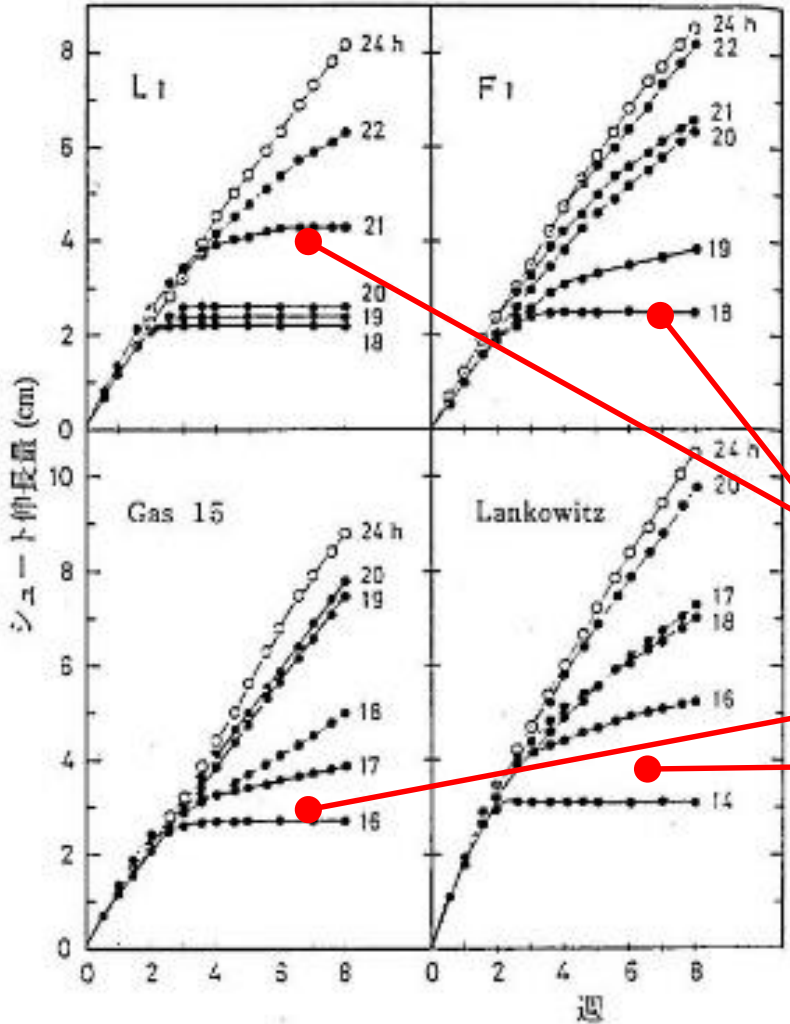
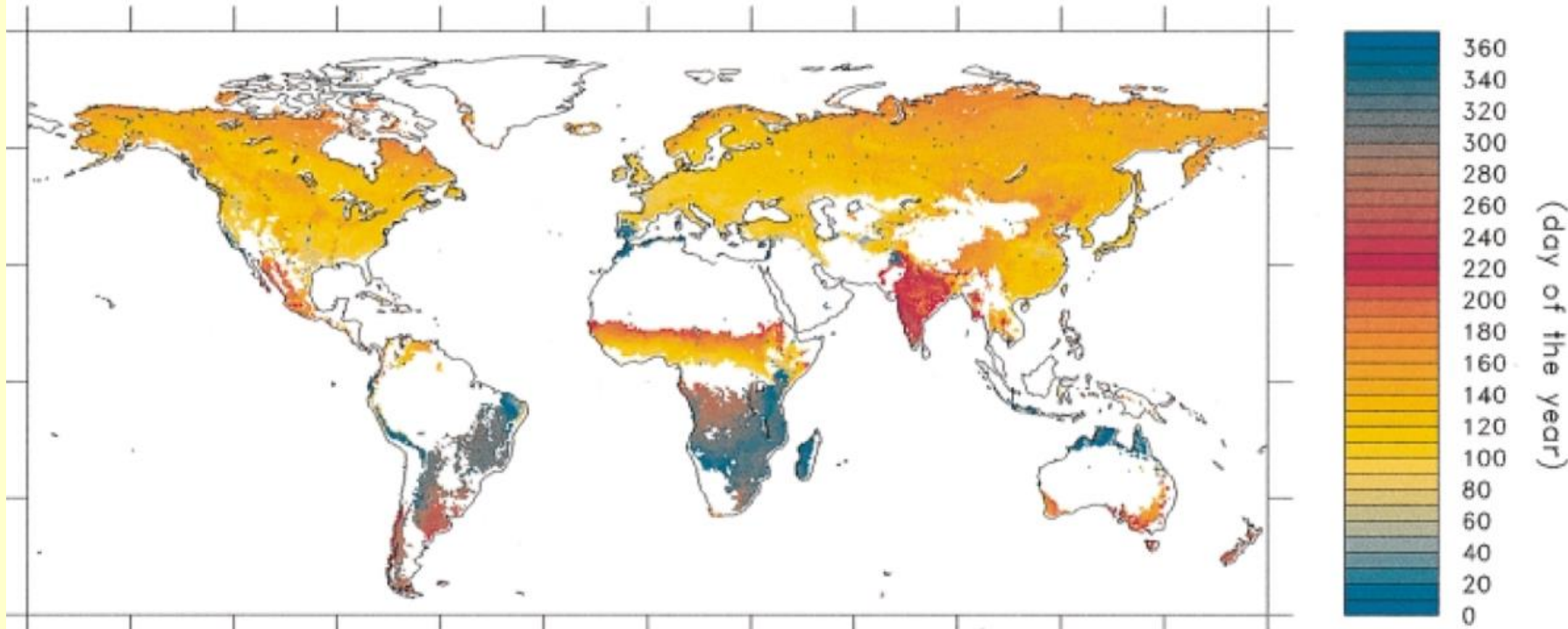


図 14.6 異なる緯度に自生するヨーロッパトウヒ (*Picea abies*) の成長停止の限界日長 (Heide 1974)
実生苗を 21℃ の人工気象室で異なる日長で生育させたときの限界日長。L1: 64 度, 0~100m (ノルウェー); F1: 58 度 30 分, 0~100m (ノルウェー); Gas 15: 47 度, 1400~1500m (オーストリア); ランコヴィッチ: 47 度, 525m (オーストリア)。

全球スケールのフェノロジー研究

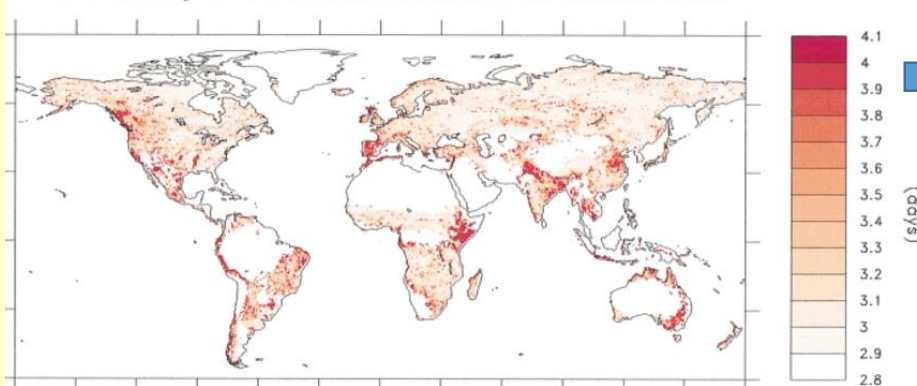
NDVI (Normalized Difference Vegetation Index; 正規化植生指数)で推定した展葉開始日



同様の手法による落葉日の推定は難しいとの事。

落葉前の紅葉や褐変の度合いにおける種多様性が大きいし、コナラのように枯葉をいつまでも持ち続ける樹種もあるため。

Uncertainty of onset date retrieved from satellite NDVI



上記分布図の信頼性

Botta et al. (2000) GCB 6

Sub-continentalスケールならば可能かも（既に研究があるかも）。

Biomeごとにベストモデルを選択した

Model 1: 亜寒帯Biomeと寒帯Biomeに適用

直前2ヶ月間において日平均気温が -5°C を超えた日数が閾値 A を上回る日（土壌融解日の目安）にonset

Model 2a: 温帯Biomeと亜寒帯Biomeに適用

GDD（Growing Degree Days; 閾値 B を超えた日平均気温の冬期からの積算値）が閾値 C を超えた日にonset

光周性を考慮

Model 2b: 温帯Biomeと亜寒帯Biomeに適用

2aモデルの拡張版。日長と共に閾値 C が下がる。

低温要求性を考慮

Model 3: 温帯Biomeと亜寒帯Biomeに適用

2aモデルの拡張版。閾値 C が NCD_{nov} （日平均気温が閾値 D より低かった日数。11月1日から数える）と共に下がる。

Model 4a: 熱帯Biomeに適用

土壌含水率が閾値 E を超えた日にOnset

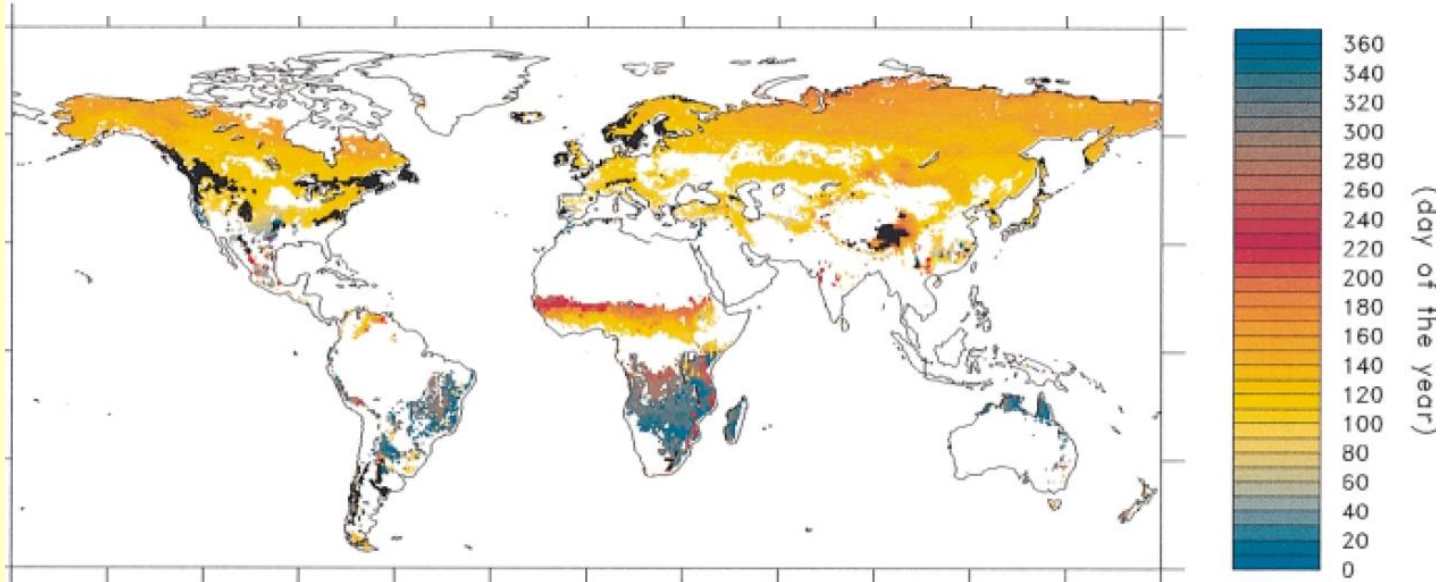
Model 4b: 熱帯Biomeに適用

土壌含水率が閾値 E を超えた日から、 F 日間、土壌含水率が上昇した日が下降した日を上回っていればonset

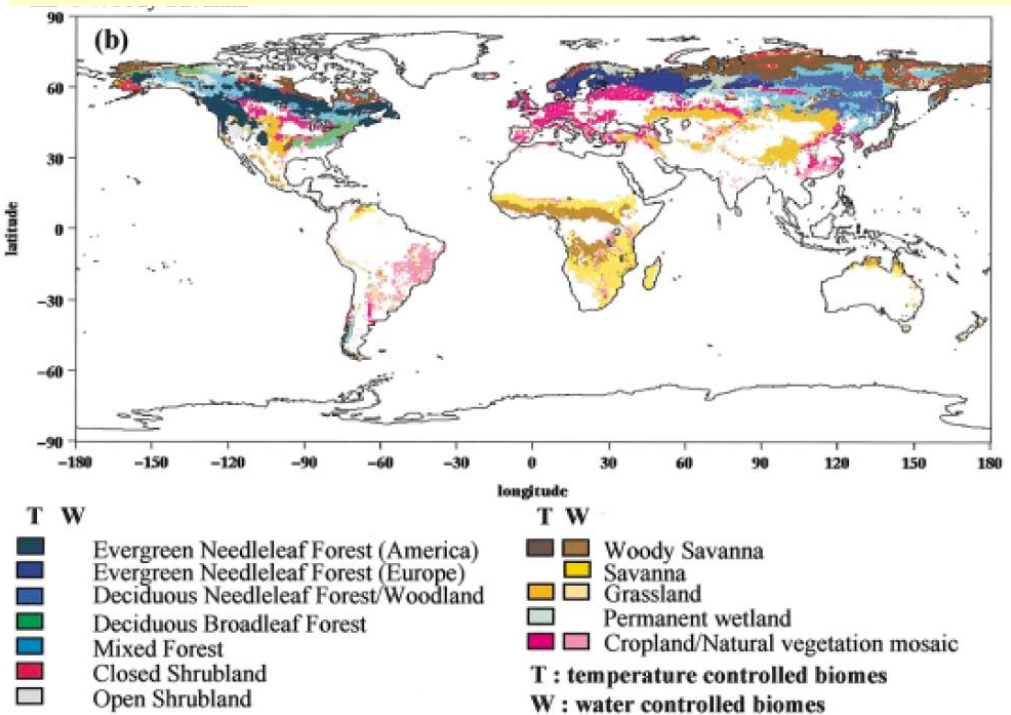
例えば温帯に属するBiomeの場合には、Model 2a, 2b, 3を適用して、最も説明力の高いモデルを選択した

フェノロジーモデルには(1)資源の最適化に基づくもの、(2)気候要素から経験的に導くもの、の2つに分類可能だが、ここで採用したのは後者のアプローチ

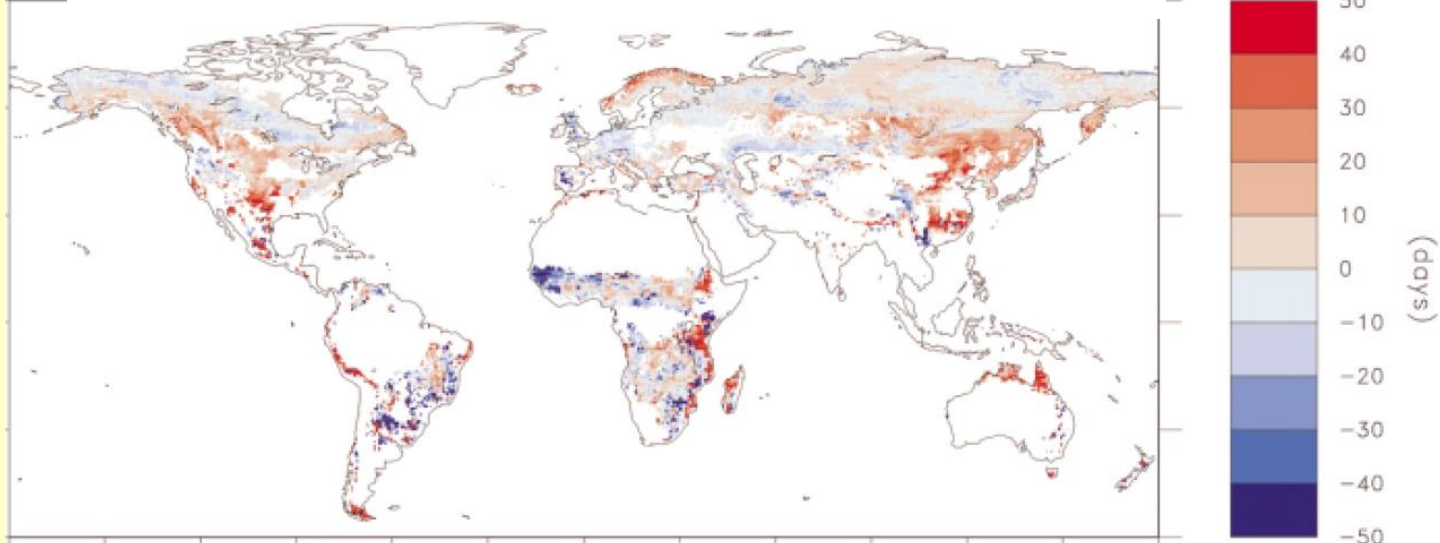
生成した一連のモデルで計算した展葉日



Biomeごとにパラメーター推定とモデル選択を行った



観測した展葉日と計算した展葉日の差



乾燥によるフェノロジー制御を受けるBiomeでは、極端に一致度の悪い地域が散見される。