

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 20 日現在

機関番号：10101

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2009～2013

課題番号：21114008

研究課題名(和文)開放系大気CO<sub>2</sub>増加環境での樹木等の光合成と木部生産機能のパラメータ化

研究課題名(英文)Parameterization of photosynthesis and xylem formation of woody plants grown under FACE

研究代表者

小池 孝良(Koike, Takayoshi)

北海道大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：10270919

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 91,400,000円、(間接経費) 27,420,000円

研究成果の概要(和文)：開放系大気CO<sub>2</sub>増加(FACE)施設にて対照区(大気条件, 約390 ppm)と高CO<sub>2</sub>区(500 ppm, 2040年頃を想定)を各3反復設け, 2010年から4年間, 日中にCO<sub>2</sub>付加を行った。4生育期間の葉面積指数(LAI)の変化を調べた。調査した全種で, 光合成の負の制御が見られた。カバノキ属3種のCO<sub>2</sub>付加によるLAIの増加率は成長初期で高く, 経年によってLAIの増加により低下した。しかし, 変化のパターンは樹種によって異なり, 将来, 種間の競争に変化が生じ生態系の種構成にも影響することが予測された。

研究成果の概要(英文)：We used 3 sets of Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE) ring of ambient (about 390 ppm) and elevated CO<sub>2</sub> (500 ppm predicted in 2040 by IPCC), respectively. We planted 3 kinds of birch, 3 kinds of larches (*Larix gmelinii* x *kaempferi*; its parents), oak (*Quercus mongolica* var. *crispula*) and beech (*Fagus crenata*). We fumigated CO<sub>2</sub> on these species for 4 years during growing season and monitored leaf area index (LAI: leaf area per ground area: m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>) of 3 kinds of birch (*Betula ermanii*, *B. maximowicziana*, *B. platyphylla* var. *japonica*) stands. There was photosynthetic down-regulation in all species. Increase of LAI and stem mass of 3 birch stands had been increased until canopy closure. Increase pattern of LAI was different among species, which may bring different stand structure in the future elevated CO<sub>2</sub> world..

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：開放系大気CO<sub>2</sub>増加 FACE 落葉樹 光合成 葉面積指数 LAI カンバ類 褐色森林土 被食防衛

## 1. 研究開始当初の背景

(1)産業革命以降の化石燃料消費と森林破壊により大気 CO<sub>2</sub> 濃度が激増している。気候変動に関する政府間パネル(IPCC)は、CO<sub>2</sub> 排出削減対策の効果も考慮しても、今世紀末の大気 CO<sub>2</sub> 濃度は現在の 2 倍以上になる可能性が高いと予測している (IPCC 2007)。

(2)植物は CO<sub>2</sub> 吸収者であり、特に木本植物の樹木は、幹をはじめ巨大な CO<sub>2</sub> 蓄積器官を持つ。このため生態系における炭素・窒素循環の主役である。大気 CO<sub>2</sub> 濃度の上昇は、植物の CO<sub>2</sub> 吸収量に大きな影響をおよぼす。一方、植物による正味の CO<sub>2</sub> 吸収は、大気 CO<sub>2</sub> 濃度の上昇を緩和する。したがって、地球環境変化の的確な予測や対策のためには、まず、劇変する地球環境下における植物の高 CO<sub>2</sub> 応答を理解し、CO<sub>2</sub> 吸収量を正確に推定しなければならない。

(3)十分な環境管理のもとで得られる成果は、モデル実験として優れている。しかし、森林をはじめ多くの植物生産は自然環境下で営まれるため、実験室の成果の適用には自ずから限界がある。後述するが、植物群集の成長や生産力を予測する指標である葉面積指数 (LAI: 単位面積当たりの葉面積) の変化は、日陰や乾燥といった無機的な環境だけではなく病虫害によっても大きく変化する。森林での物質生産は、当然、野外で行われるから変動環境の影響を加味した予測データを取り込まなくてはならない。多くの制御環境での研究からは、一定期間、高 CO<sub>2</sub> 環境で植物を育成すると光合成や成長が停滞する例 (負の制御) がある。

## 2. 研究の目的

(1)本課題は「植物生態学・分子生理学コンソーシアムによる陸上植物の高 CO<sub>2</sub> 応答の包括的解明」のコンソーシアムの中で、主に光合成・呼吸と気孔コンダクタンスに関する生理生態レベルの野外モデル研究を遂行する。樹木 FACE (開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加) 実験を担い、生理生態レベルの野外研究を実施する。

(2)アジアで唯一の、樹木を対象にした FACE と、育種材料を植栽した天塩研究林の「森林 CO<sub>2</sub> 固定機能の改良」フィールドを用いて、窒素負荷が樹木個体群に及ぼす PEPPs (phenotypic ecophysiological parameters: 生理生態学でよく用いられる表現型パラメータ: 気孔コンダクタンス、光合成速度、呼吸速度、C/N バランス、物質分配 (地上部/地下部、葉/茎、分枝) 成長など) の高 CO<sub>2</sub> 応答を解析する。複合影響を定量し、CO<sub>2</sub> 環境 光合成機能 シンク制御の関連の統一理解をめざす。

(3)個葉・個体・群集レベルのスケールリングを C/N バランスの観点から評価するために、葉

の生物季節の変化を追跡し、光合成生産に直結する葉面積指数 (LAI: Leaf Area Index) と LAI に影響する虫害のセンサスを行う。さらに、高 CO<sub>2</sub> でのシンク・ソース機能を評価するため、萌芽更新した個体の調査も行う。

(4)光合成機能の高 CO<sub>2</sub> への順化 (携帯型光合成蒸散測定装置; LiCor 6400)、およびその限界と閾値とを解明し、植物の階層構造の安定性をもたらす光量子収率と C3 植物に顕著な呼吸系の変化を定量化し、Oikawa の数理モデルで指摘された階層性崩壊の危険性を実験から解明する。これらのパラメータを数理モデルへ提供すると同時に分子生理系と連携して C/N バランスから高 CO<sub>2</sub> 環境への樹木の環境応答現象の普遍化に迫る。

(5) 高 CO<sub>2</sub> を介して生じる水分通道機能の変化の実態を解明し、その結果生じる光合成シンク部位としての木部の構造と機能の変化を定量する。特に樹木には大別して針葉樹では仮道管、広葉樹では散孔材と環孔材の 3 種類があるが、その構造変化を通じて CO<sub>2</sub> 貯留場の特性を解剖学的に解明する。

## 3. 研究の方法

(1)北海道大学北方フィールド圏フィールド科学センター札幌研究林実験苗畑 (N43°07、E 141°38、15 m a.s.l.) に 2003 年に設置された開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加 (FACE: Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment) 施設を用いて行った。第二期として 2009 年に改修を行い、2010 年 5 月末にダケカンバ、ウダイカンバ、シラカンバの 2 年生苗を個体サイズを揃えて褐色森林土に植栽間隔 50~55cm で植栽した。第一期では、これにケヤマハンノキ、ハリギリ、ミズナラ、イタヤカエデを用いた。CO<sub>2</sub> 処理として対照区 (CO<sub>2</sub> 無付加, 約 380~395 ppm) と高 CO<sub>2</sub> 区 (500 ppm, 2040 年頃を想定) をそれぞれ 3 サイト設けた。

(2) LAI は同一樹種の群落を対象とし、林冠の閉鎖前の 2010 年は個葉の面積と葉数から LAI を算出し、林冠閉鎖後の 2011 年からは、プラントキャノピーアナライザー (LAI-200, LAI-2200, LiCor 社) により約 3 週毎に測定をおこなった。また、LAI の CO<sub>2</sub> 付加による増加率 (高 CO<sub>2</sub> 区 の LAI / 対照区 の LAI) を算出した。

(3) 虫害センサスは目視と写真で記録し、食害面積を推定するために、シュート単位で (総食害面積 / 総葉面積) × 100 を食害率 (%) とした。測定は 6~8 月の月末に行い、それぞれをその月の食害率とした。被食防衛物質の定量は定法に従って行った。

(4) 光合成蒸散機能は、足場を利用して測定を行い、高 CO<sub>2</sub> への順化能力を携帯型光合成蒸散測定装置 (LiCor 6400) を用いて行っ

た。測定後、葉の NC を NC-900(Sumica)で分析した。木部の解剖学的解析はサンプルを採取後、FAA に保存し、その後、マイクロームによって切片を作成し画像解析を行った。

(5)閉鎖式チェンバー(各 FACE リング毎に  $n=4$ )とガスクロマトグラフを用いてメタン発生量を測定した。なお、統計解析は分散分析(Nested-ANOVA)を用い、固定効果を  $\text{CO}_2$  処理、変量因子をサイトとした。 $p < 0.05$  で有意差有りとした。

#### 4. 研究成果

(1)  $\text{CO}_2$  付加 2 年目までは FACE 区での LAI ( $\text{m}^2/\text{m}^2$ ) は土壌にかかわらず対照区の 1.3 ~ 1.5 倍で推移した。落葉樹林の LAI は、強光利用種では約 3、弱光利用種で約 5 とされる。ダケカンバでは  $\text{CO}_2$  付加により 1 年目(2010 年)および 2 年目(2011 年)の年平均で、LAI の増加が見られた(図-1, 2)。しかしながら、 $\text{CO}_2$  付加 2 年目以降、高  $\text{CO}_2$  により LAI の季節変化に大きな違いはなく、3~4 年目は LAI の明らかな増加は見られなかった。

ウダイカンバでは 1 年目においては  $\text{CO}_2$  付加による LAI の増加は見られなかった。翌年の  $\text{CO}_2$  付加 2 年目の夏(8 月)には  $\text{CO}_2$  付加により LAI が増加したが、3~4 年目の  $\text{CO}_2$  付加の影響は見られなかった。シラカンバでは 1 年目に  $\text{CO}_2$  付加により LAI が大きく増加した ( $p=0.12$ )。また、2 年目、3 年目の初夏(7 月)に高  $\text{CO}_2$  区で LAI が増加し、LAI の年平均も  $\text{CO}_2$  付加により増加した。しかし、LAI が大きくなるにつれて  $\text{CO}_2$  付加による LAI の増加

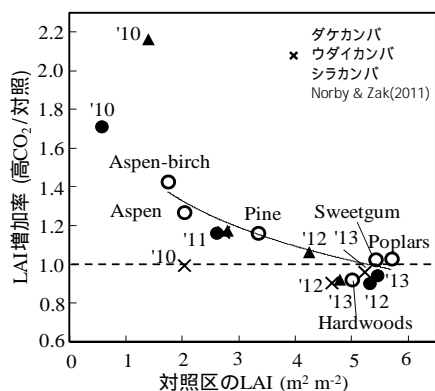


図-1. FACE の LAI の増加率

Norby & Zak, 2011: Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst., 42:181-203 に追加、図中の数字は北大 FACE での測定年次を示す。

率は低下した。 $\text{CO}_2$  付加 4 年目である 2013 年には 3 樹種すべてで  $\text{CO}_2$  付加による LAI の増加は見られなくなった。樹種によらず、各成長期の  $\text{CO}_2$  付加による LAI の増加率は対照区の LAI が小さいときは  $\text{CO}_2$  付加により増加し、LAI が大きくなるにつれて増加率は小さくなる傾向を示した(図-1)。

(2) 昆虫の幼虫は高  $\text{CO}_2$  環境であっても一定量の窒素を摂取して成長し続ける。一般に、FACE 区では光合成の基質である  $\text{CO}_2$  が十分あるので、気孔が閉じ気味になり、酵素の量も少なくともすむことから、窒素や水利用率が上昇する。事実、FACE 区のケヤマハノキ以外の樹種では、窒素濃度の低い葉が生産されていた。貧栄養の火山灰土壌に生育するケヤマハノキの共生菌(フランキア属)の窒素固定活性が増加したため、葉の窒素濃度が高まった。従って高い窒素を含む落葉の速やかな分解によって周囲のシラカンバへの窒素が供給され、虫害が広がったとも考えられる。富栄養(=褐色森林土)環境では、フランキア属菌類の活性が低下した。

次に病害に注目した。ミズナラに典型的に見られる病害である「うどんこ病」に注目すると、萌芽枝ではこの病気に罹る割合が FACE では低下した。これは、高  $\text{CO}_2$  環境では光合成産物が増加し、このために抗菌作用のある物質ができたためだと考えている。

(3)光合成はソース・シンクのバランスでも影響を受ける。そこで、根の抑制が無い FACE で 2 生育期間育成したウダイカンバとシラカンバとケヤマハノキの  $\text{CO}_2$  に対する光合成速度を調べたところ、「負の制御」がカンバ類では見られた。しかし、ケヤマハノキではその傾向は見られなかった。これは高  $\text{CO}_2$  では宿主の光合成活性が上昇し、根の共生菌類であるフランキア属菌類のシンクとしての働きが高まり、窒素固定が進み葉の窒素濃度が高まったと考えられる。

(4)高  $\text{CO}_2$  条件では、気孔が閉じ気味になるため個葉の蒸散は抑制され、水利用率が上がる。従って、水分通道組織に影響が出る。すなわち水流はパイプ直径の 4 乗に比例する(Hagen-Poiseuille の法則)ので、道管直径が減少するか、あるいは道管数が減ると考えた。そこで、細い道管が木部内部に散らばる散孔材(強光利用:ウダイカンバ、弱光利用:イタヤカエデ)と太い道管が年輪に沿って分布する環孔材(中間:ハリギリ、弱光利用:ミズナラ)を調べた。予想では散孔材では道管数が減少し、環孔材の道管直径が減少すると想定した。詳細な解剖学的研究からは、ハリギリの幹の木部以外では FACE と対照での明瞭な差は見られなかった。ハリギリでは太い道管の頻度が予想に反して増加した。この理由はわからないが、可能性として本種のみ長い葉柄を備えた大きな葉をもつため、葉の面積が FACE で大きくなっていったことから道管直径が増加したと思われる。

一方、事前に調査した散孔材シラカンバの葉柄と当年生枝では、FACE では道管の本数減少と直径の減少が確認された。しかし、幹の木部では、この傾向は見られなかった。この理由として、個葉とシュート(枝+葉)では、予想通り蒸散の抑制に伴う変化が見られ

たが、FACE の高 CO<sub>2</sub> 環境下では、個葉・当年枝での蒸散が抑制されても、シュートが増え、蒸散面である葉が増加し、幹はシュートの集合体なので、道管の数と構造には FACE と対照区の差が見られなかった。この増加するシュートの影響は幹の構造だけではなく、森林の群落構造にも影響を与える。

(5) 上層木の枝葉の繁茂のために林床へ届く光が減少し、更新した稚樹が利用できる光が減少することが熱帯林でのデータを用いたシミュレーションからも予測された。大気 CO<sub>2</sub> 濃度が 550 ppm を越えると立木密度にもよるが、林床の相対照度が 5% 以下に達するので、更新稚樹の生存は困難になる。生化学モデルでは、高 CO<sub>2</sub> では稚樹の光補償点は暗い方へ移動することが予測された。また、研究結果は断片的であるが、FACE で生育した多くの落葉広葉樹では、わずかに光量子収率の増加することが確認された。これは弱光の利用能力が上がることを意味する。従って、光を集め、運ぶ働きをする葉のクロロフィルの機能に注目する必要がある。クロロフィルは植物体内の窒素の量に影響を受けるので、この点を、今後さらに検討する必要がある。落葉広葉樹の葉では、一般にクロロフィル含量が不足気味であり、これは窒素の影響を受けるので、増加し続ける窒素沈着の効果も検討せねばならない。

(6) 質量ベースで CO<sub>2</sub> の約 25 倍の温室効果を持つガスであるメタン (CH<sub>4</sub>) が高 FACE で増加した。メタンは酸素が無いか乏しい嫌気性条件で活動するメタン酸化菌が生産する。このため沼地、水田や湿原などがメタンの主な発生源である。これまでの調査からは、森林の林床にはリター (落葉落枝) が積もっていて、好気的環境のためメタンの吸収源と考えられている。本 FACE 実験からは、高 CO<sub>2</sub> (500 ppm) に設定された 2040 年頃の林床におけるメタンの吸収量は、対照区 (380 ~ 390 ppm) の半分程度になることが解った。さらに、土壌は不均質でもあることから、FACE 内部の土壌のところどころにメタンを放出している場所がみられた。

これらの理由として、高 CO<sub>2</sub> では植物は葉面の気孔を閉じ気味にする (閉じた気孔の割合が大きい) ため、上述のように樹木からの蒸散が減る。また、上層木の葉が繁茂するため林床へ届く光量も減るため地面からの蒸発も減少しリターは湿気を帯びたままになる。これらのため林床が嫌気条件になるため、メタンの吸収源から放出源へ転じると予測された。これらのことから、今後 CO<sub>2</sub> 濃度が上昇し続けると強力な温室効果ガスであるメタンの森林からの放出量が増加すると考えられる。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に

は下線)

(雑誌論文) (計 8 件)

Watanabe, M., Kitaoka, S., Eguchi, N., Watanabe, Y., Satomura, T., Takagi, K., Satoh, F. and Koike, T. (in press) Photosynthetic traits and growth of *Quercus mongolica* var. *crispula* sprouts attacked by powdery mildew under free air CO<sub>2</sub> enrichment. European Journal of Forest Research. DOI:10.1007/s10342-013-0744 -8 (査読有)

Watanabe, M., Mao, Q., Novriyanti, E., Kita, K., Takagi, K., Satoh, F. and Koike, T. (2013) Elevated CO<sub>2</sub> enhances the growth of hybrid larch F<sub>1</sub> (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) seedlings and changes its biomass allocation. Trees 27: 1647-1655, DOI:10.1007/s00468-013-0912 (査読有)

Komatsu, M., Tobita, H., Watanabe, M., Yazaki, K., Koike, T. and Kitao, M. (2013) Photosynthetic down-regulation in leaves of the Japanese white birch grown under elevated CO<sub>2</sub> concentration does not change their temperature- dependent susceptibility to photoinhibition. Physiologia Plantarum, 147: 159-168. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2012.01651.x, (査読有)

Novriyanti, E., Watanabe, M., Kitao, M., Utsugi, H., Uemura, A. and Koike, T. (2012) High nitrogen and elevated [CO<sub>2</sub>] effects on the growth, defense and photosynthetic performance of two eucalypt species. Environmental Pollution, 170: 124-130. DOI: 10.1016/j.envpol.2012.06.011, (査読有)

Kitao, M., Tobita, H., Utsugi, H., Komatsu, M., Kitaoka, S., Maruyama, Y. and Koike, T. (2012) Photosynthetic traits around budbreak in pre-existing needles of Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) seedlings grown under elevated CO<sub>2</sub> concentration assessed by chlorophyll fluorescence measurements. Tree Physiology. 32: 998-1007. doi: 10.1093/treephys/tps048 (査読有)

Kim, Y.S., Watanabe, M., Imori, M., Sasa, K., Takagi, K., Hatano, R. and Koike, T. (2011) Reduced atmospheric CH<sub>4</sub> consumption by two forest soils under elevated CO<sub>2</sub> concentration in a FACE system in northern Japan. Journal of Japan Society for Atmospheric Environment, 46 : 30-35. No DOI (査読有)

Watanabe, M., Watanabe, Y., Kitaoka, S., Utsugi, H., Kita, K. and Koike, T. (2011) Growth and photosynthetic traits of hybrid larch F<sub>1</sub> (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) under elevated CO<sub>2</sub> concentration with low nutrient availability. Tree

Physiology 31: 965-975. DOI: 10.1093/treephys/tpr059 ( 査読有 )  
Watanabe, Y., Satomura, T., Sasa, K., Funada, R. and Koike, T. (2010) Differential anatomical responses to elevated CO<sub>2</sub> in saplings of four hardwood species. Plant & Cell Environment33: 1101 – 1111. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02132.x ( 査読有 )

〔学会発表〕(計 9 件)

Mao, QZ., Watanabe, M., Hoshika, Y., Kita, K. and Koike, T. Photo-synthetic responses of three kinds of larch seedlings raised under FACE. “Vegetation Response to Climate Change and Air Pollution – Unifying Evidence and Research across Northern and Southern Hemisphere Jointly organized by: IUFRO Research Group 7\*01\*00. Bahia, Brazil, September 1-6 2013.

渡辺 誠, 原 悠子, 伊藤寛剛, 高木健太郎, 佐藤冬樹, 小池孝良 (2013) 高 CO<sub>2</sub> 環境で生育したカバノキ属 3 種の葉群光合成. 第 60 回日本生態学会大会, 2013 年 3 月 5-9 日, 静岡市.

Ito, Watanabe, M., Takagi, K., Sato, F. and Koike, T. (2012) Photosynthetic traits of 3 birch species grown under elevated CO<sub>2</sub> with FACE system in northern Japan. The 5th EAFES (East Asian Federation of Ecological Societies) International Congress, 17-21 March 2012, Otsu, Shiga, Japan.

Mao, QZ., Watanabe, M., Hoshika, Y., Kita, K., Sato, F. and Koike, T. (2012) Down-regulation and Growth of 3 kinds of larch grown under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment. World Crop FACE Workshop 2012, 9-12 July 2012, Tsukuba Japan.

Hara, Y., Mao, QZ., Watanabe, M., Wang, X., Hoshika, Y., Sato, F. and Koike, T. (2012) Seasonal change of LAI and shoot growth in 3 kinds of birch grown under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment. World Crop FACE Workshop, 9-12 July 2012, Tsukuba Japan.

Watanabe, M., Takagi, K., Sato, F. and Koike, T. (2012) Photosynthetic traits of 3 kinds of birch under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment. World Crop FACE Workshop, 9-12 July 2012, Tsukuba Japan.

渡辺 誠, 高木健太郎, 佐藤冬樹, 小池孝良 (2012) FACE (Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment) による高 CO<sub>2</sub> 環境で育成したカバノキ属 3 種の光合成特性. 第 53 回大気環境学会年会, 2012 年 9 月 12-14 日, 神奈川県横浜市.

原 悠子, 伊藤寛剛, 渡辺 誠, 毛 巧芝, 高木健太郎, 佐藤冬樹, 小池孝良 (2012) 開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加 (FACE) 施設で育成したカンバ類 3 種のシュートと LAI の動態. 第 61 回北方森林学会大会, 2012 年 11

月 13 日, 札幌市

H., Nakaji, T., Wang, XN., Watanabe, M. and Koike, T. (2011) Growth and development of birch (*Betula* sp.) roots grown under elevated CO<sub>2</sub> in FACE. The JSRR's 20th Anniversary Symposium - The Latest Frontiers of Root Research in Asia, 6 Nov., 2011, Bunkyo, Tokyo.

〔図書〕(計 4 件)

小池孝良・中村卓司 (2013) 温暖化環境が農作物への影響、日本農業気象学会北海道支部会編、北海道の気象と農業、北海道新聞社出版局、333-337.

小池孝良 (2012) CO<sub>2</sub> を蓄える 木材を生産する、北方森林学会編、北海道の森林、北海道新聞社出版局、110-114.

Koike, T. (2012) Silviculture and Forest Ecology in changing environment. In: Hashidoko, Y. *et al.* eds., Agricultural Science for Human Sustainability, Kaiseisha. pp.121 -122.

小池孝良 (2012) 光合成による物質生産と転流、鈴木正彦編著、園芸学の基礎、農文協、東京、119-134.

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.agr.hokudai.ac.jp/fres/silv/index.php?%BF%B9%CE%D3%C0%B8%CD%FD%C0%B8%C2%D6>

6 . 研究組織

(1) 研究代表者

小池 孝良 (KOIKE, Takayoshi)

北海道大学・大学院農学研究院・教授

研究者番号：10270919

(2) 研究分担者

佐藤 冬樹 (SATO, Fuyuki)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授

研究者番号：20187230

(3) 連携研究者

高木 健太郎 (TAKAGI, Kentaro)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授

研究者番号：20322844

船田 良 (FUNADA, Ryo)

東京農工大学・大学院農学研究院・教授

研究者番号：20192734