

令和 6 年 6 月 12 日現在

機関番号：82101

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2023

課題番号：20K15559

研究課題名（和文）大気CO₂濃度が菌根菌との相互作用を通して光合成機能と樹木群集構造に及ぼす影響研究課題名（英文）Effect of CO₂ fertilization on photosynthetic function and forest structure through interactions with mycorrhizal fungi

研究代表者

赤路 康朗（Akaji, Yasuaki）

国立研究開発法人国立環境研究所・生物多様性領域・主任研究員

研究者番号：50810256

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：高CO₂環境では最大カルボキシル化速度の低下に起因する光合成のダウンレギュレーションが発生することが知られている。本研究では光合成ダウンレギュレーションが発生しやすい条件を明らかにするため、我が国の冷温帯林主要構成樹種であるブナを対象に栽培実験を実施した。結果として、高CO₂濃度環境では、実生の外生菌根形成率と最大電子伝達速度(J_{max})：最大カルボキシル化速度(V_{cmax})比(J_{max}/V_{cmax})の間に正の相関関係がみられた。このことから、高CO₂環境下で実生の菌根形成率が高いとカルボキシル化反応への資源分配が低下し、光合成のダウンレギュレーションが発生しやすくなることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では高CO₂環境における光合成能力の低下（すなわち、光合成のダウンレギュレーション）が外生菌根の形成率といった地下部の形質と関連があることを示している。この結果は今後の植物の光合成能の変化を予測するモデルの発展に寄与する可能性がある。さらに、ブナの成長や光合成能力は他種成木土壌（イタヤカエデ等の林冠木近傍から採取した土壌）よりも同種成木土壌（ブナ林冠木近傍から採取した土壌）で生育させた場合に低く、この傾向は生育する大気CO₂濃度で変化しなかったという本研究の結果は、今後のブナの更新パターンやブナ林の構造を予測するのに役立つと考えられる。

研究成果の概要（英文）：Photosynthetic capacity is known to be often down-regulated when plants are exposed to high CO₂ concentration for a certain period of time. To elucidate the mechanism, this study conducted a pot experiment for *Fagus crenata*, which is a dominant species in cool-temperate forests in Japan. The seedlings at the high CO₂ concentration (700 ppm) exhibited lower J_{max} (maximum electron transport rate) and V_{cmax} (maximum carboxylation rate) than those at control. Only at the high CO₂ environment, moreover, J_{max}:V_{cmax} ratio was positively correlated to the percentage of ectomycorrhiza formation. This result implies that the seedlings at the high CO₂ allocated lower resource (nitrogen) to rubisco, resulting in an increase in the intensity of the down-regulation of photosynthesis.

研究分野：森林生態学

キーワード：植物-土壌フィードバック 光合成 菌根菌 ブナ 冷温帯 気候変動

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

産業革命以降、大気中の CO₂ 濃度は増加し続けており、今後もこの増加は続くと考えられている。植物は CO₂ を基質として光合成することから、大気 CO₂ 濃度の増加は植物の光合成速度を向上させることが期待される。しかし、この正の効果は一時的で、しばらくすると光合成能力が低下する光合成のダウンレギュレーションと呼ばれる現象が少なからず報告されている (Ainsworth and Rogers 2007)。近年、FACE (Free-Air CO₂ enrichment) 等の大規模実験データをまとめた報告において、外生菌根菌という土壤中の窒素獲得能力が高い菌類と共生する植物は、光合成のダウンレギュレーションが比較的軽度であることが示された (Terrer *et al.* 2018)。これは、高 CO₂ 環境で植物が外生菌根菌から多くの窒素を受け取ることで、高い水準で炭素と窒素のバランスを維持できるからであると予想されている。一方、高 CO₂ 環境下では菌根菌の存在量も増加することが報告されていることから、植物と外生菌根菌の共生関係は CO₂ 濃度増加によって強くなる可能性があるといえる。しかし、CO₂ 施肥が菌根を介して光合成能にどのような影響を及ぼすのかについて理解するための詳細な実験データが不足している。

他方で、樹木と菌根菌の共生関係は森林の樹木多様性を維持する上で非常に重要な相互作用であることが実証されてきている。そのため、CO₂ 濃度増加によって樹木と菌根菌の共生関係が変化すると、森林の樹木多様性も変化することが十分に予想される。しかし、菌根菌との共生、光合成機能維持、樹木成長変化、および樹木多様性を結びつけて CO₂ 濃度増加影響を検証した研究はなく、大気 CO₂ 濃度の増加が森林の樹木多様性をどのように変化させるのかについて解明されていない。

2. 研究の目的

我が国の冷温帯にはブナ (*Fagus crenata*) が優占するブナ林が分布する。今後の気温や降水量の変動によってブナ林の分布は縮小することが予想されているが、大気 CO₂ 濃度の増加がブナの生育に及ぼす影響についても詳細に理解しておく必要がある。そこで本研究では、ブナを対象として栽培実験を行い、大気 CO₂ 濃度の増加が菌根菌との共生関係を介して光合成機能に及ぼす影響を解明することを目的とし、植物 土壌フィードバックの観点からブナ林の樹木多様性に及ぼす影響について予測することも試みた。

3. 研究の方法

(1) 野外における試料収集と栽培実験系の構築

令和 3 年に白山国立公園内の刈込池近辺のブナ林 (福井県) において栽培実験のための土壌を採取した。本林分の林冠はブナに加えてイタヤカエデやトチノキ等によって構成されている。イタヤカエデとトチノキの根には外生菌根菌は優占せず、これらの樹種の根にはアーバスキュラー菌根菌という菌類が主に感染する。外生菌根菌と同様にアーバスキュラー菌根菌は植物と相利共生関係を結ぶ菌類であるが、土壤中の窒素獲得能力は外生菌根菌より劣ると考えられている。本研究では菌類組成の違いを考慮して、ブナ林冠木近傍、イタヤカエデ林冠木近傍、およびトチノキ林冠木近傍からそれぞれ深さ 20 cm までの表層土壌を採取した (3 樹種×4 林冠木の合計 12 地点)。令和 3 年は上記林分内のブナが凶作だったため、近隣のブナ (福井県モツカ平) から種子を採取した。採取した種子と土壌は栽培実験に使用するまで冷蔵で保存した。

令和 4 年にブナの実生を発芽させ、採取した土壌を詰めたプラスチックポット (164 mL) に健全個体を 1 個体ずつ移植した。環境制御キャビネット内の大気 CO₂ 濃度を 420 ppm (対象区) および 700 ppm (高 CO₂ 区) に設定し、合計 42 個体 (2 大気 CO₂ 濃度×3 土壌タイプ×7 反復) のブナ実生を 1 日 1 回の水やりの下で生育させた。チャンパー内の気温は令和 4 年 8 月まで 20°C/17°C (日中/夜間・湿度 70%) に設定し自然光条件下で、令和 4 年 8 月から令和 5 年 1 月まで 5°C (湿度 90%) に設定し暗黒下で生育させた。この低温の期間に一年目の本葉は全て落葉した。令和 5 年 1 月から、20°C/17°C まで気温を徐々に上げ、新たに展葉した葉について下記の光合成計測を実施した。

(2) 光合成、外生菌根形成率、および形態の計測

令和 5 年に各 CO₂ 濃度に順化したブナの葉を対象に、LI-6800 (LI-COR 社) を用いて葉内 CO₂ 濃度-光合成曲線 (A-C_i 曲線) を作成した。リーフチャンパー内の環境は葉温 25 °C、光合成光子束密度 1000 μmol m⁻² s⁻¹、および相対湿度 70% に固定し、CO₂ 濃度を 50 ppm から 1600 ppm までの範囲で変化させながら光合成速度を記録した。得られた A-C_i 曲線を基に、ソフトウェア R パッケージ plantecophys を用いて最大カルボキシル化速度 (V_{cmx}) と最大電子伝達速度 (J_{max}) を推定した。その後、実生の根がちぎれないようにポットから掘り出し、顕微鏡観察により外生菌根形成率を算出した (1 個体あたり 600 根端を観察した) 加えて根系解析システム WinRHIZO (Regent 社) を用いて総根端数を算出し、総根端数と菌根形成率から菌根数と非菌根数を推定した。また、二年目の葉の開葉時期から植物解体時までの 61 日間の 1 日あたりの直径成長速度を算出し、実生の成長速度の指標とした。

(3) 土壌の炭素、窒素、および有機物含有量の計測

栽培した土壌を 2 mm の篩に通し、炭素と窒素含有量を元素分析計 (Thermo Fisher 社) により測定した。

(4) 統計解析

CO₂ 濃度、土壌タイプ、およびそれらの交互作用が実生の光合成パラメータや形態および土壌環境に及ぼす影響を二元配置分散分析、二変数間の関係性を単回帰分析によって解析した。P 値が 0.05 を下回る場合に統計的に有意であるとみなした。

4. 研究成果

(1) 生残

およそ 1 年間の栽培期間において 42 個体全てのブナ実生が生残した。野外 (自然条件下) においては、発芽したブナの若齢実生は高い割合で枯死することが知られている。したがって、本研究の栽培実験環境 (光・気温・土壌水分等) はブナ実生にとって好適であったと考えられた。下記では、光合成、成長、土壌環境の処理差についての結果を記す。

(2) 光合成と成長

生育二年目の葉について光合成パラメータを取得したところ、高 CO₂ 区の実生は対象区の実生に比べて V_{cmax} と J_{max} が有意に減少しており (図 1)、これまでの先行研究 (例えば Ainsworth and Rogers 2007) で報告されているように CO₂ 施肥によって光合成のダウンレギュレーションが発生したと考えられた。高 CO₂ 区では光合成能力が低下しているものの、生育 CO₂ 濃度における純光合成速度に有意差はなく、むしろ葉内 CO₂ 濃度の増加によって高 CO₂ 区の方が光合成速度の平均値は高い傾向がみられた。生育土壌タイプ間でも光合成能力に有意差がみられ、同種成木土壌 (ブナ林冠木近傍土壌) で生育させたブナ実生は比較的低い V_{cmax} と J_{max} を示していた (図 1)。

次に、資源分配の指標である $J_{max}:V_{cmax}$ 比を算出したところ、高 CO₂ 区の実生は高い $J_{max}:V_{cmax}$ 比を示した (図 1)。これらの結果から、CO₂ 施肥によってルビスコ反応への資源分配が特に低下することが示唆された。また、同種成木土壌上に生育する実生は単位面積あたりの光合成速度が比較的低く葉面積も同程度であったことから、生育期間中の炭素固定量は比較的低かったことが考えられた。

生育二年目の直径成長速度の平均値は対象区で $7.8 \pm 2.5 \mu\text{m day}^{-1}$ 、高 CO₂ 区で $9.7 \pm 2.3 \mu\text{m day}^{-1}$ であり、高 CO₂ 区の実生は対象区に比べて肥大成長が有意に速かった ($P < 0.01$)。土壌タイプ間にも有意差があり ($P < 0.01$)、それぞれの直径成長速度の平均値は、 $10.4 \pm 2.0 \mu\text{m day}^{-1}$ (イタヤカエデ林冠木近傍土壌)、 $8.4 \pm 2.3 \mu\text{m day}^{-1}$ (トチノキ林冠木近傍土壌)、 $7.6 \pm 2.7 \mu\text{m day}^{-1}$ (ブナ林冠木近傍土壌) であった。これらの直径成長に関する結果は上記で記した純光合成速度の結果と矛盾しなかった。また、CO₂ 処理と土壌タイプの間の交互作用効果は有意ではなかった。

上記のように、同種成木土壌 (ブナ林冠木近傍土壌) において光合成能と直径成長速度が低かったことから、本林分のブナ実生は母樹から離れた場所で成長が速くなることが示唆された。同種成木土壌よりも他種成木土壌で生育が良いという結果は、負の植物 土壌フィードバックが働いていることを示唆している。そして、負の植物 土壌フィードバックが働いている場合、一種の優占を抑制し他種との共存が起こりやすくなると考えられている。今回のブナの光合成と成長のパターンは負の植物 土壌フィードバックであることと、大気 CO₂ 濃度と土壌タイプの交互作用は光合成と成長に重要でなかったことから、このフィードバックの方向性は今後の大気 CO₂ 濃度増加に関わらず維持される可能性が示唆された。ただし、今後、これらの栽培実験の結果について実際の野外の更新パターンと照合していく必要があると考えられる。加えて、本研究の結果は、外生菌根菌と共生する植物は菌根菌の正の効果により正の植物 土壌フィードバックが働く傾向があるという先行研究の結果 (Bennett et al. 2017) と反することから、どのような要因がこのフィードバックの方向性と強さを決めるのかについて今後明らかにしていく必要がある。

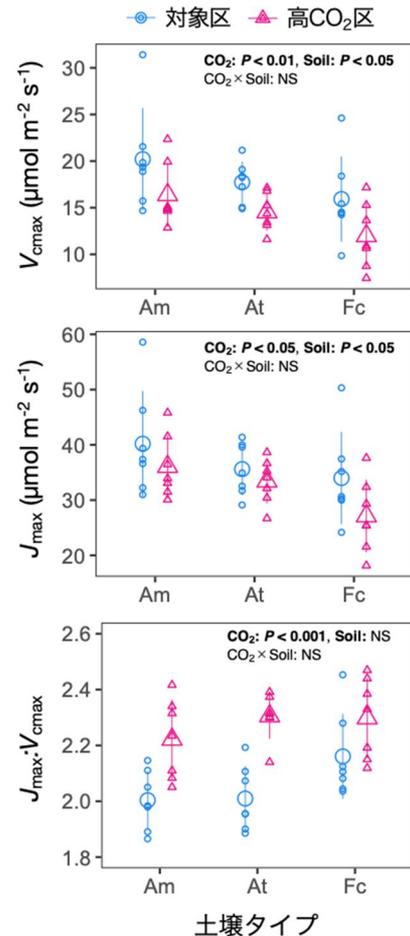


図 1. 大気 CO₂ 濃度と土壌タイプの違いがブナ実生の光合成パラメータに及ぼす影響。Am: イタヤカエデ (*Acer mono*) 林冠木近傍土壌, At: トチノキ (*Aesculus turbinata*) 林冠木近傍土壌, Fc: ブナ (*Fagus crenata*) 林冠木近傍土壌。

(3) 外生菌根形成率と光合成能の関係

実生の外生菌根形成率は土壌タイプ間で有意に異なり ($P < 0.05$), イタヤカエデ林冠木近傍土壌で生育したブナ実生は菌根形成率が低かった。大気 CO_2 濃度は菌根形成率に対して重要な変動要因ではなかったが, 高 CO_2 区では実生一単位あたりの菌根数が多い傾向がみられた (対象区の菌根数の平均値: 2861 ± 620 , 高 CO_2 区の菌根数の平均値 3358 ± 760 , $P < 0.05$). 非菌根数も高 CO_2 区の実生で多かったことから, 高 CO_2 区の実生は菌根菌を含む地下部により多くの同化産物を投資していると考えられた。

対象区と高 CO_2 区のどちらにおいても菌根形成率と V_{cmax} および J_{max} の間に有意な相関関係はみられなかった。しかし, 高 CO_2 区でのみ菌根形成率と $J_{\text{max}}:V_{\text{cmax}}$ 比の間に正の相関関係がみられたことから (図 2), 高 CO_2 環境では実生の菌根形成率が高いほどルビスコ反応への資源分配が減少することが示唆された。本研究でみられた外生菌根形成率と $J_{\text{max}}:V_{\text{cmax}}$ の正の相関関係は, 高 CO_2 環境における V_{cmax} の低下が外生菌根菌と共生する植物では比較的軽度であることを報告した先行研究の結果 (Terrer *et al.* 2018) と直感的に反する。この相違の原因として, 本研究では菌根形成率と葉の窒素濃度の間に正の相関関係がみられなかったことが一因として挙げられる。今後, どのような個体・生態系で光合成のダウンレギュレーションが発生しやすいのかについて予測するために, CO_2 施肥が菌根共生と V_{cmax} および $J_{\text{max}}:V_{\text{cmax}}$ 比の関係性に及ぼす影響についてより詳細な検証が必要である。

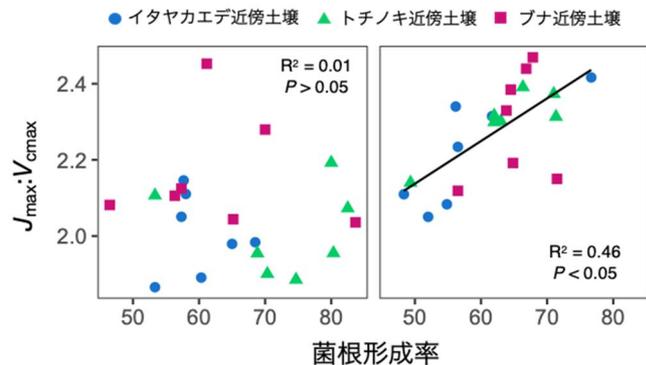


図 2. 外生菌根形成率と最大電子伝達速度: 最大カルボキシル化速度比 ($J_{\text{max}}:V_{\text{cmax}}$) の関係。左のパネルが対象区, 右のパネルが高 CO_2 区の結果。

(4) 土壌環境と菌根形成の関係

イタヤカエデ林冠木近傍土壌において実生の菌根形成率が低いのは, 土壌炭素含有量が少ないことによってケノコッカムという菌根菌の感染頻度が低いことに起因している可能性がある (図 3)。以上のことから, 土壌炭素含有量の違いといった土壌環境はその場所に生育している林冠木樹種に依存して変動しており, その不均質性が実生の菌根形成率に違いを生むことにより, 高 CO_2 環境への光合成順化能にバラツキが生じていることが示唆された。

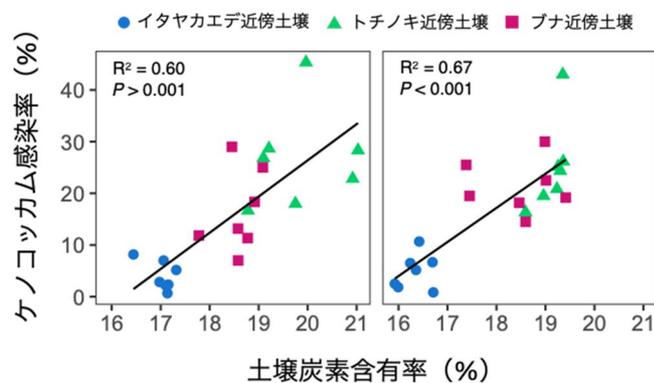


図 3. 土壌炭素含有率とケノコッカム感染率の関係。左のパネルが対象区, 右のパネルが高 CO_2 区の結果。

< 引用文献 >

- Ainsworth EA, Rogers A, The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising $[\text{CO}_2]$: mechanisms and environmental interactions, *Plant Cell Environment*, 30, 2007, 258–270
 Bennett JA *et al.*, Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics, *Science*, 355, 2017, 181–184
 Terrer C *et al.*, Ecosystem responses to elevated CO_2 governed by plant–soil interactions and the cost of nitrogen acquisition, *New Phytologist*, 217, 2018, 507–522

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 赤路康朗, 鳥丸猛, 赤田辰治
2. 発表標題 ブナ実生の光合成 温度応答特性: 実生の生育温度と母樹の標高が及ぼす影響
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 赤路康朗, 鳥丸猛, 青日菜子, 山尾幸夫, 井上智美, 谷口武士
2. 発表標題 大気二酸化炭素濃度と菌根共生がブナ実生の光合成能力に及ぼす影響
3. 学会等名 第135回日本森林学会大会
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------