

令和 6 年 6 月 24 日現在

機関番号：13601

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20H03041

研究課題名（和文）13C02パルスラベリングによる樹幹内炭素配分過程の解明と肥大成長モデルの構築

研究課題名（英文）Clarification of carbon allocation within tree stem by 13C02 pulse labeling and development of a radial growth model

研究代表者

安江 恒（Yasue, Koh）

信州大学・学術研究院農学系・准教授

研究者番号：00324236

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,600,000円

研究成果の概要（和文）：気候変動に伴う樹木の肥大成長変動の定量的予測のため、生態系炭素収支モデルに光合成産物の樹体内配分過程を組み込むための知見を得た。カラマツおよびスギに対して13C02パルスラベリングを行い、光合成産物が木部形成に利用されるまでの時間および貯蔵を含む経路に季節変動があることを明らかにした。加えて、光合成産物が幹木部に固定される割合は季節によって異なり、カラマツではよりその違いが大きかった。生態系モデル（BiomeBGC MuSo6.0.3）を利用して、スギ林における年間の幹バイオマス成長量の試算を行い、年輪データに基づいたバイオマス成長との比較を行った（ $R^2=0.42$ ）。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で得られた落葉針葉樹と常緑針葉樹における光合成産物の樹幹形成への配分に季節変動が有ることを定量的に明らかにした報告は初めてである。また、特に秋から春にかけての光合成産物が比較的長期にわたり木部形成に供給されることが木部肥大成長量に影響している可能性が示されたことから貯蔵器官（柔細胞）における貯蔵や転流機能の重要性を示唆した。さらに、これらの配分過程を定量的に炭素収支モデルに組み込む可能性を示したことで、気候変動に伴う森林の成長予測モデルの今後の高精度化への寄与が期待できる。

研究成果の概要（英文）：For quantitative prediction of tree radial growth in response to climate change, photosynthate allocation processes within tree body that will be input to an ecosystem carbon budget model were studied. The 13C02 pulse labelling to *Larix kaempferi* and *Cryptomeria japonica* revealed seasonal variation in the pathways, including time and storage, by which photosynthates are utilised to xylem development. In addition, the percentage of assimilated carbon allocated to stem xylem cell wall varied by season, with greater differences in larch. An ecosystem model (BiomeBGC MuSo6.0.3) was used to estimate annual stem biomass growth in cedar forests and compared with biomass growth based on annual ring data ($R^2 = 0.42$).

研究分野：木質科学

キーワード：炭素配分動態 肥大成長 フェノロジー 13C02ラベリング 生態系炭素収支モデル 年輪

1. 研究開始当初の背景

樹木の樹幹は炭素の主要かつ長期にわたる固定源であり、地球温暖化の防止に重要な役割を果たす。また、循環型低炭素社会の構築に欠かせない木質資源でもある。国内においては、戦後の拡大造林期に植栽された針葉樹林が伐期を迎え、「皆伐⇒植林」のサイクルへの本格移行が制度面から推進されつつある(森林・林業白書 H28 年版)。新たな植林にあたり、今後の気候変動に対応するための樹種転換も含めた計画策定が必要であり、変動気候下での樹種ごとの肥大成長量や材質変動の予測を可能とする技術開発が求められている。

2. 研究の目的

光合成産物の樹幹内配分過程を解明したうえで、生態系炭素収支モデルとの結合により、肥大成長モデルを開発し、国産主要樹種の気候変動下での肥大成長量や材密度の定量的変化予測を可能にすることを目標とする。

3. 研究の方法

(1) 光合成産物の樹体への配分の季節変動の解明

① 落葉針葉樹(カラマツ)における光合成産物の樹幹木部形成への利用の季節変動

信州大学手良沢山演習林において樹高約 4-6m のカラマツ計 15 個体を対象とし、異なる個体に対して開葉直後(4月, 5月初旬), 展葉中(5月下旬, 6月上旬), 展葉完了後(6月下旬), 木部形成が盛んな時期(7, 8月), 形成層活動終了前後(9, 10月)に供試木を一時的にビニール製チャンバーにて囲い、安定炭素同位体(^{13}C)によって標識された CO_2 を供給し、光合成によって取り込ませた(以下, $^{13}\text{CO}_2$ パルスラベリング)。翌年の成長終了後に伐採し、ラベリング当年と翌年の年輪について板目面連続切片を作成し、トルエンエタノール, α アミラーゼ, 熱水抽出処理を行った後、質量分析計にて炭素同位体比を測定した。

② 光合成産物の器官別配分の季節変動

信州大学構内演習林において樹高 4~6m のスギ 3 個体を対象とし、それぞれ 4 月, 7 月, 10 月に $^{13}\text{CO}_2$ パルスラベリングを行った。翌年の成長終了後に伐採し、幹と粗根については円盤から得た木口面薄切片をラベリング前年、当年、翌年の年輪に切り分けた。シュートについては当年、翌年の伸長分に切り分けたものをそれぞれ粉碎した。これらの試料について α -アミラーゼ、熱水、トルエン・エタノールで抽出後、質量分析計にて $\delta^{13}\text{C}$ 値の測定を行った。

各器官の年あたりの重量成長量を求めるため、葉については基部直径を説明変数とする葉量推定式に当年と前年の基部直径を代入し重量成長量を推定した。幹と粗根については樹幹解析により体積を、軟 X 線デンシトメトリーにより年輪内平均密度を測定し、乗じたものを重量成長量とした。各器官の重量成長量に $\delta^{13}\text{C}$ 値から求めた ^{13}C 存在比と樹木の炭素含有率を乗じ、自然状態で含まれる ^{13}C 量を差し引くことでラベリングによって取り込まれた ^{13}C の現存量を器官ごとに求めた。

カラマツでは、1-1) にて供試した個体のうち、4 月, 5 月, 6 月, 7 月, 9 月にラベリングを行った 5 個体を選択した。幹と粗根について、スギと同様の手法にて $\delta^{13}\text{C}$ 値の測定を行った。幹および粗根の年あたりの重量成長量もスギと同様の手法にて測定し、ラベリングによって取り込まれた ^{13}C の現存量を器官ごとに求めた。

③ 樹体内バイオマス成長の季節変動

樹体内バイオマス成長量を観測するために、樹幹においてはナイフマーキング法による肥大成長経過の観測を行った。 $^{13}\text{CO}_2$ パルスラベリングを行った個体を対象に、カラマツにおいては 2020, 2021 年の、スギにおいては 2021, 2022 年の成長期について約 2 週間おきにナイフによる傷付けを行った。伐採後に傷害部の木口面切片を作成し、傷害時の形成層位置を測定した。スギの葉について、1 個体について 3-4 つのシュートを標識し、2021, 2022 年について約 2 週間おきに望遠レンズによる写真撮影を行った。伐採後にシュートを採取し、写真と見比べることで撮影時のシュート長を測定した。

幹呼吸による CO_2 放出量を評価するため、スギ 10 個体を対象に樹幹 CO_2 放出速度と木部分化帯幅を 2021 年 5 月~2023 年 6 月の期間に観測した。

スギ、カラマツを対象に、スキヤナ法による細根成長量の季節動態観測を 2021, 2022 年度に行った。カラマツとスギ林分において、各 3 台のスキヤナボックスを設置しおおよそ 1 か月ごとの撮影を行い、その結果を WinRHIZO ソフトを用いて手動解析した。

④ 辺材における同化物の挙動

スギおよびカラマツの成木について、樹幹内半径方向における可溶性糖およびデンプン含有量について、季節変動を観察した。信州大学構内演習林に生育するカラマツを 3 個体および東京農工大学 FM 多摩丘陵に生育するスギ 3 個体を用いた。2021 年 6 月, 9 月, 11 月, 2022 年 1 月, 4 月にコアサンプルを採取し、化学固定または凍結固定を行った。化学固定試料から

40 μm 厚の柾目面切片を作製し、ヨウ素ヨウ化カリウム溶液で染色後、デンプン粒を光学顕微鏡下で観察した。凍結固定試料は辺材を均等に放射方向で 4 分割し、外側から辺材外層、辺材中央 1、辺材中央 2、辺材内層とし、心材最外層を加えた 5 種の試料について、凍結乾燥後それぞれ粉末にした。木粉試料から可溶性糖およびデンプンより分解したグルコースを抽出し、それぞれフェノール硫酸法により含有量を測定した。

辺材における非構造的炭素への配分を追跡するための手法開発を行った。 ^{13}C O₂ パルスラベリングを行った個体について、直径 4mm のコアを生立木より複数本採取した。真空凍結乾燥後に長さ 10mm に切り分け、ボールミルにて粉碎した。粉碎試料から常法にて可溶性糖を抽出し、抽出液をスズカプセルに注いだ後に乾燥秤量し、質量分析計にて同位体比を測定した。最適なカプセルの大きさや、必要な木部量について検討を行った。上記で確立した方法にて可溶性糖におけるラベリング ^{13}C の半径方向分布を測定した。

(2) 生態系モデリングによる幹肥大成長量の推定

プロセスベース森林生態系の炭素・水・窒素循環を再現可能な生態系モデル BiomeBGC MuSo (version 6.03) を利用した幹肥大成長量の推定を実施した。本モデルの生態系炭素循環は、主に光合成、炭素アロケーション、植物呼吸および微生物分解呼吸の各スキームによって構成され、日別の日最高気温、日最低気温、日平均気温、降水量、日中大気飽差、日射量、日長時間によって駆動される。本研究では、岐阜県高山市の高山常緑針葉樹林サイト (AsiaFlux TKC; 標高 800m) を対象に、1965 年から 2022 年までの計算を実施した。モデルは、当該地において観測された 2006 年のタワーフラックス値を用いて、最適化した。また、最適化の際には、幹バイオマスへの炭素配分比も考慮した。なお、幹肥大成長量は、幹バイオマス量の年増加量 ($\text{kg C/m}^2/\text{year}$) として推定した。

4. 研究成果

(1) 光合成産物の樹体への配分の季節変動の解明

① 落葉針葉樹 (カラマツ) における光合成産物の樹幹木部形成への利用の季節変動

樹幹への配分について、開葉直後の光合成産物は、当年年輪の最初にピークを持ち、かつ当年年輪の前半に配分された (図 1)。展葉終了後の光合成産物は年輪中央部に高い値で認められた。いずれも翌年年輪への配分はなかった。落葉直前 (形成層活動終了後) の光合成産物は、翌年前半部にピークをもってわずかに認められたもしくは全く配分が認められなかった。

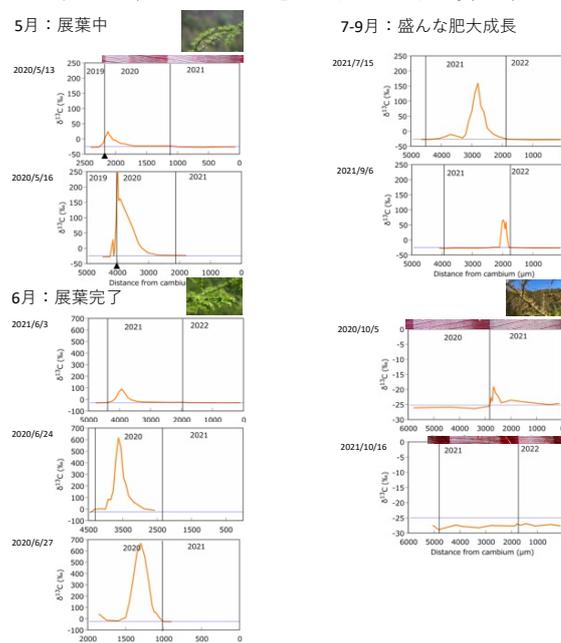


図 1 カラマツにおける $\delta^{13}\text{C}$ 値の年輪内変動

② 光合成産物の器官別配分の季節変動

スギにおいて、4月の光合成産物は当年の葉・幹および前年の幹、翌年の葉・幹に配分された。葉では当年伸長分全体で自然状態より高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。幹では当年年輪の前半で最も高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示し、前年年輪の最外部から当年年輪の全体、翌年年輪の前半までの広い範囲で自然状態より高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。7月の光合成産物は当年の葉・幹に配分され、翌年への配分はごくわずかだった。また、葉・幹ともに当年成長分の後半で最も高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。10月の光合成産物は主に当年の葉・幹に配分され、一部は翌年の葉・幹にも配分された。幹では当年年輪の後半で最も高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示し、翌年年輪においても自然状態より高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。

同化された ^{13}C のうち、器官別の構造的炭素として固定された割合について、両樹種共に樹体

に固定された炭素の大半は幹に存在した (図 2, 3)。スギにおいて固定された炭素の割合の季節変化は比較的小さく、11-16%の範囲であった。春および秋の光合成生産物の一部は翌年木部へ配分されたが、翌年葉への配分は認められなかった。一方、カラマツにおいて、固定された炭素の割合は肥大成長が盛んな時期は 18%に達したのに対して春と秋には数%であった。翌年への持ち越し分は主に葉に配分された。

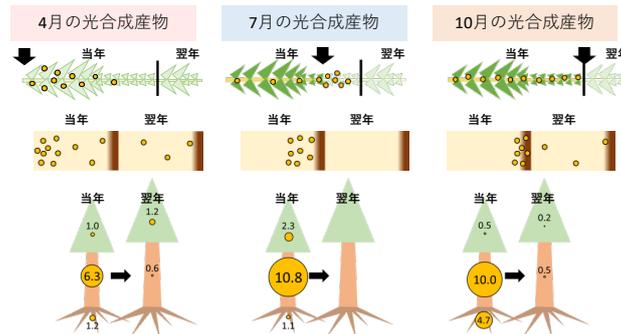


図 2 スギにおける標識炭素の配分先の模式図と同化された炭素のうち器官別に固定された割合

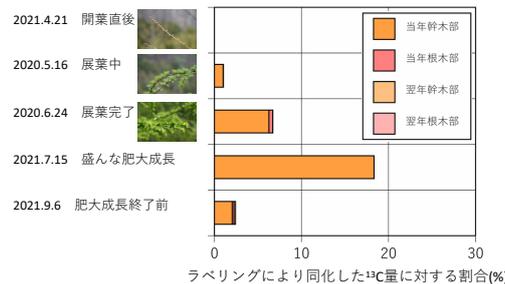


図 3 カラマツにおける同化された炭素のうち器官別に固定された割合

③樹体内バイオマス成長の季節変動

スギにおいて、肥大成長は5月初旬に開始し、5月下旬に肥大成長速度の最大値を観測した。その後緩やかに成長を続け、細胞壁肥厚の終了が10月に確認された。カラマツの肥大成長は5月初旬に確認され、9月上旬にはほぼ終了していた。

シュート伸長について、スギでの開始は5月中旬に確認され8月上旬までコンスタントに伸長した。その後10月中旬までにわずかな伸長をした。

細根の成長について、カラマツでは春季の成長開始時に一斉に伸長していた。一方スギは比較的ゆるやかに増加していた。カラマツでは5月の初旬に直径2-0.5mmの細根が出現し、より直径の小さな0.5mm以下の細根は6月に発達した。反対にスギでは0.5mm以下の細根が5月に出現し、その後直径2-0.5mmの細根が出現した。

スギの幹呼吸について、樹幹CO₂放出速度の変動に対して、形成層温度、二次壁肥厚帯幅、個体サイズ(胸高直径)の影響が相対的に大きいことがしめされた。木部形成層活動が盛んな時期は二次壁肥厚帯幅に代表される木部分化に由来する放出が相対的に大きかったが、その他の時期は温度に依存する維持呼吸に由来する放出が相対的に大きいことが示唆された。

④辺材における同化物の挙動

カラマツとスギの試料について、デンプンと可溶性糖の含有量の樹幹放射方向および季節変動について、可溶性糖含有量については、カラマツとスギで同様の変動パターンを示したが、カラマツの方が変動が大きかった。さらに、デンプン含有量については、カラマツでは6~9月に増加するものの、スギでは減少するなど異なる変動パターンを示した。可溶性糖は辺材最外層に多い傾向があった。デンプンは辺材外層では存在しない時期があるのに対して、辺材内層では年間を通じて一定量存在した。以上の観測と解析により、異なる季節における光合成生産物の動態と樹体への配分パターンの違いを定量的に明らかにする事が出来た。

2020年肥大成長終了後に採取したコア試料から可溶性糖を抽出し、辺材内における可溶性糖として存在する¹³Cの分布を測定した。春の光合成生産物由来のNSCは辺材外部に多く存在したが、夏の光合成生産物由来のNSCは辺材中部に多く、心材方向に移動していた。一方、秋の光合成生産物由来のNSCは辺材外部に最も多かった。

(2) 生態系モデリングによる幹肥大成長量の推定

高山常緑針葉樹林サイトにおける2006-2014年の9年間のフラックス観測値とモデル推定値を比較した結果、総一次生産量、生態系呼吸量、純生態系生産量の季節変化は概ね一致した(それぞれ、決定係数0.97, 0.90, 0.58)。また、当該サイトにおける年輪解析データが存在する1990-2013年のモデル推定値を年輪解析データに基づいた幹バイオマスの年増加量(すなわち

肥大成長量)との比較に供した。その結果、モデルによって推定されたスギ林の幹バイオマスの年増加量は、幹の生育期間における幹への炭素配分比を高め設定した場合に観測値の変動傾向と比較的一致した(決定係数 0.42, 図 4)。しかしながら、モデル推定値の年々の変動幅は小さい傾向にあり、炭素配分比に関するさらなる検討が必要であることが示唆された。

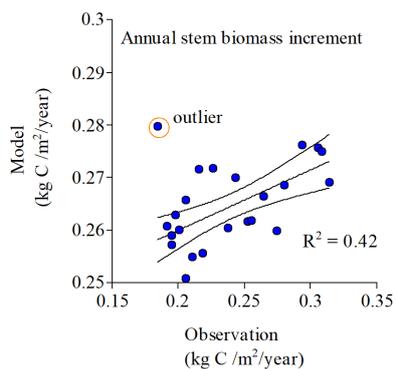


図 4 スギ林の幹バイオマスの年増加量の観測値とモデル推定値の比較。観測値は高山常緑針葉樹林の 1990 - 2013 年の年輪解析データに基づいた値。モデル推定値は、BiomeBGC MuSo によって推定した値。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計14件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 安江 恒, 香川 聡, 檀浦 正子, 半 智史, 小林 元
2. 発表標題 カラマツにおける樹幹木部肥大成長への光合成産物配分の季節変動
3. 学会等名 第73回日本木材学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 平谷理人, 安江 恒, 荒木眞岳
2. 発表標題 スギ樹幹における成長呼吸由来のCO2放出速度 木部分化帯幅との関係
3. 学会等名 第134回日本森林学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 平谷理人, 安江 恒, 荒木眞岳
2. 発表標題 スギにおける樹幹のCO2放出速度と形成層帯幅、細胞拡大帯幅、二次壁肥厚帯幅との関係
3. 学会等名 第73回日本木材学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 山野邊 真多, 渡辺 誠, 安江 恒, 船田 良, 半 智史
2. 発表標題 カラマツとスギの樹幹における非構造的炭水化物量の放射方向および季節変動に関する研究
3. 学会等名 第73回日本木材学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 国本晴暉・斎藤琢
2. 発表標題 岐阜県のスギ林を対象とした生物地球化学モデルによる炭素吸収量の温暖化応答予測
3. 学会等名 農業気象学会東海・北陸支部、生態工学会中部支部合同研究発表会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Saitoh T.M.
2. 発表標題 The Effect of climate change on potential forest carbon sequestration in a mountainous landscape at an administrative district scale in Japan
3. 学会等名 Implication for climate change research, The 8th International Conference on Climate Change 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平谷理人, 安江 恒, 荒木眞岳
2. 発表標題 スギにおける樹幹のCO2放出速度と肥大成長及び樹幹の形態的要素との関係
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 山野邊 真多、則定 優成、渡辺 誠、安江 恒、船田 良、半 智史
2. 発表標題 カラマツ樹幹の放射方向における非構造的炭水化物含有量の季節変動
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 国本晴暉・斎藤琢
2. 発表標題 生物地球化学モデル「BIOME BGCMuSo」を用いた冷温帯スギ林における炭素収支の温暖化応答予測
3. 学会等名 日本農業気象学会全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 斎藤琢・永井信・鳥山淳平・村山昌平・安江恒
2. 発表標題 気候変動が岐阜県の森林炭素吸収量に及ぼす影響
3. 学会等名 第69回日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 斎藤琢
2. 発表標題 気候変動下における岐阜県の森林による炭素吸収量の将来予測
3. 学会等名 名古屋大学ニューチャー・アース研究センター公開シンポジウム2021，適応と緩和・脱炭素社会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山野遼真多、則定優成、渡辺誠、安江恒、船田良、半智史
2. 発表標題 カラマツ樹幹の放射方向におけるデンプン量の変動
3. 学会等名 第71回 日本木材学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 檀浦正子, Daniel EPRON, Alexandre BOSC
2. 発表標題 マツとブナの葉における非構造的炭水化物動態の日周期
3. 学会等名 第68回 日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 斎藤琢・澤野真治・安江恒
2. 発表標題 マルチ気候モデル出力を用いたスギ林生態系の炭素収支の将来予測
3. 学会等名 第68回 日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Saitoh T.M., Shin N., Toriyama J., Murayama S., Yasue K.	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Springer Nature Singapore	5. 総ページ数 26
3. 書名 Chapter3: Forest carbon sequestration in mountainous region in Japan under ongoing climate change: implication for future research, in River basin environment: evaluation, management and conservation, Li F. Awaya Y., Kageyama K., Wei Y. (eds.)	

1. 著者名 Kagawa, A., & Battipaglia, G.	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Springer International Publishing	5. 総ページ数 34
3. 書名 Post-photosynthetic Carbon, Oxygen and Hydrogen Isotope Signal Transfer to Tree Rings - How Timing of Cell Formations and Turnover of Stored Carbohydrates Affect Intra-annual Isotope Variations. In Stable isotopes in tree rings: inferring physiological, climatic and environmental responses	

〔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
研究分担者	香川 聡 (Kagawa Akira) (40353635)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等 (82105)	
研究分担者	半 智史 (Nakaba Satoshi) (40627709)	東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授 (12605)	
研究分担者	斎藤 琢 (Saito Taku M.) (50420352)	岐阜大学・流域圏科学研究センター・准教授 (13701)	
研究分担者	檀浦 正子 (Dannoura Masako) (90444570)	京都大学・農学研究科・准教授 (14301)	

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