

Increases in nitrogen uptake rather than nitrogen-use efficiency support higher rates of temperate forest productivity under elevated CO₂

Proceeding of the national academy of science of the United States of America PNAS(2007)

Adrian c. Finzi, Richard J Norby, Carlo Calafapietra, Anne Gallet-Budynek, William E. Holms, Marcel R. Hoosbeek, Colleen M. Iversen, Robert B. Jackson, Mark E. Kubiske, Joanne Ledford, Mrion Liberloo, Ram Oren, Andrea Polle, Seth Pritchard, Donald R. Zak, William H. Schlesinger, and Department of Biology.

By Yuko HARA, B3

高CO₂下における温帯林生産能は窒素
利用効率上昇によってではなく、**窒素吸
収量の増加**によって支えられている

この論文を選んだ理由

- 温帯にある4つのFACE siteの実験結果を使っている
- 高CO₂下で光合成生産能を高く維持し、炭素シンクとして機能を発揮するには窒素がキーポイントである

Abstract

- 森林生態系は炭素の重要なシンク
- 今世紀後半に予測されるCO₂濃度下ではNPPは平均で21~25%上昇
- 森林と大気のCO₂年間交換量 15%
- 樹木 植物現存量の80%
陸上植物のNPPの50-60%
- Nは光合成、骨格や生命維持に必要なタンパク質の合成に必要

植物と窒素(N)

- 自然界で不足しているが、無機栄養素のなかで要求量がもっとも多い
- タンパク質や核酸の構成元素(葉の70%、Rubisucoの80%)であり、植物のN保有量と成育の間には正の相関関係
- 無機-Nの吸収、利用にはエネルギー、還元力、C骨格が必要で光合成との関係が深く、光や温度など環境の影響を強く受ける
- 適正体内含量の幅が狭く、そのレベルは温度などの生育環境によって変化する(過剰害)

植物栄養学 森敏、前忠彦、米山忠克 編 文永堂出版 (2001)より

Nは植物の生育にとって重要であるが、環境の変化に大きく影響を受ける！

Materials and Methods

● location of **four** sites

- Rhinelander アメリカ北中部 ウィスコンシン州
ヤナギ,カンバ
- Duke FACE アメリカ南東部 ノースカロライナ州
ロブローリーパイン(13 years old)
- ORNL アメリカ南部 テネシー州
モミジバフウ(10 years old)
- POP-EUROFACE イタリア トスカニア
ハコヤナギ(当年生)

Material and Methods(2)

Location(2)



温暖湿润气候



地中海性气候

Material and Methods(3)

灌溉

Table 1. Characteristics of the four FACE experiments

Name	Rhineland	Duke	ORNL	POP-EUROFACE
Location	Rhineland, WI	Durham, NC	Oak Ridge, TN	Tuscania (Viterbo), Italy
Latitude, longitude	45°40'N, 89°37'W	35°58'N, 79°05'W	35°54'N, 84°20'W	42°22'N/11°48'E
Mean annual precipitation, mm	810	1,140	1,390	818*
Mean annual temperature, °C	4.9	15.5	14.2	14.1
Growing season, [†] days	150	200	190	247
Soil classification (US)	Alfic Haplorthod	Ultic Hapludalf	Aquic Hapludult	Pachic Xerumbrept
Soil texture	Sandy loam	Clay loam	Silty clay loam	Loam and silt loam
Total soil N, g·kg ⁻¹	1.20	0.79	1.12	1.1–1.4
Overstory vegetation	<i>Populus tremuloides</i> Michx., <i>Acer saccharum</i> Marsh., <i>Betula papyrifera</i> Marsh	<i>Pinus taeda</i> L.	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	<i>Populus alba</i> L. <i>P. nigra</i> L. <i>P. x euramericana</i> Dode Guinier
Peak leaf area index, [‡] m ² ·m ⁻²	2.7–3.4	3.4	5.5	4.6–7.4
Year planted	1997 ★	1983 ★	1988 ★	1999 ★
Year of treatment initiation	1997	1997	1998	1999

Data are taken from ref. 10.

*The POP-EUROFACE experiment used Irrigation to avoid drought, so inferences regarding precipitation should be avoided for this site.

[†]For deciduous stands, the growing season is the duration that trees have leaves; for the evergreen system, it is the period of active stem growth.

[‡]Values of leaf area index are expressed as leaf area per ground area. Values for the Duke FACE site are projected, and values for the hardwood sites are one-sided.

★ Rhineland, POP-EUROFACE 当年生

★ Duke 13年生 ORNL 10年生

Material and Methods(4)

● FACE Technology

- 直径20ー30mのプロット
- Duke,RHI,ORNL 純粋なCO₂を大気に混ぜ、濃度を調整した気体を地表から樹幹への垂直方向のパイプから放出
- POP-EUROFACE 純粋なCO₂を風上から直に放出
- CO₂濃度: 2050年に予想される大気CO₂濃度 (≒550 μ l/Litter)

Material and Methods(5)

測定項目

- NPP C $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$
- 現存量中N濃度 現存量リターN濃度 リター
トラップ
- N吸収量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$)=木質中N量+再吸収を
除いた林冠N生産量+当年根のN含量
- 現存量中N量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)=木質中N量+現存量が
最大時のN量+現存量が最大時の細根中N
量

Material and Methods (6)

- $NUE^{(1)} = NPP \div N$ 吸収量 [1]
- N 生産力 = $NPP \div$ 現存量中 N 量
- $MRT^{(2)} =$ 現存量中 N 量 \div N 吸収量
- ANOVA (分散分析) による解析
 - N の滞留と移動速度の変化について

1) Nitrogen-use efficiency 窒素利用効率

2) Mean Residence Time of N in biomass 現存量中 N 年平均滞留時間

Result(1)

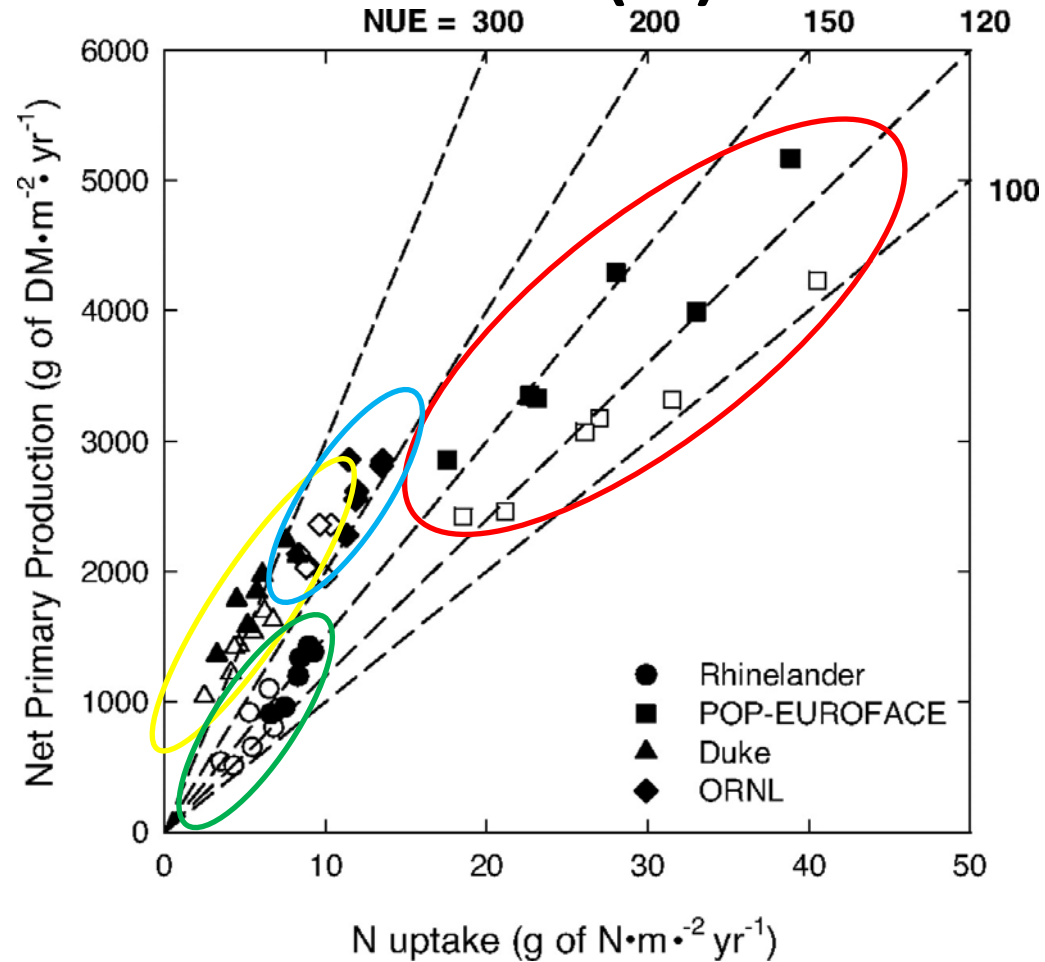


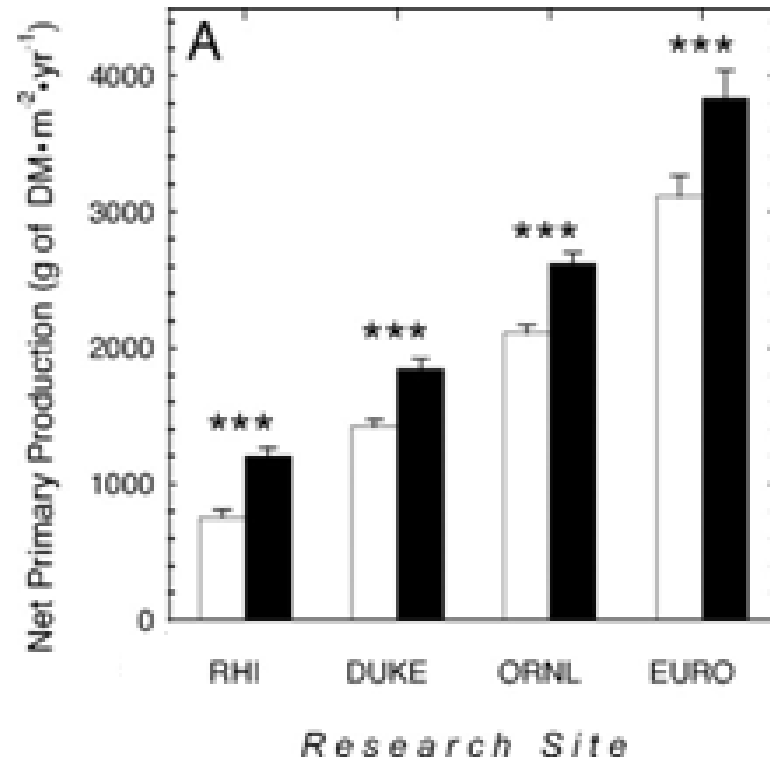
Fig.1. Correlation between N uptake (g of N·m⁻²·yr⁻¹) and NPP (g·m⁻²·yr⁻¹) at each of the four forest FACE sites under present-day (open symbols) and elevated (filled symbols) CO₂ 「NPPとN吸収量の関係」

Result(2)

- POP-EUROFACE
 - NPP, N吸収量が多い
 - 高CO₂下でNPPは増加したがN吸収量は増加せず
→ 高CO₂下でNUEの上昇
- RHI, Duke, ORNL
 - 高CO₂下でのNPPとN吸収量の増加が同程度
→ NUE同程度
- Duke, ORNL
 - 根が定着している
→ NUEが高い

Result(3)

The error bar corresponds to one standard error of the mean. Significant differences between CO₂ treatments within a site are given by *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; and ***, $P < 0.001$.



高CO₂下でNPP増加

Fig.2.A Responses of NPP (g of DM·m⁻²·yr⁻¹)

Result(4)

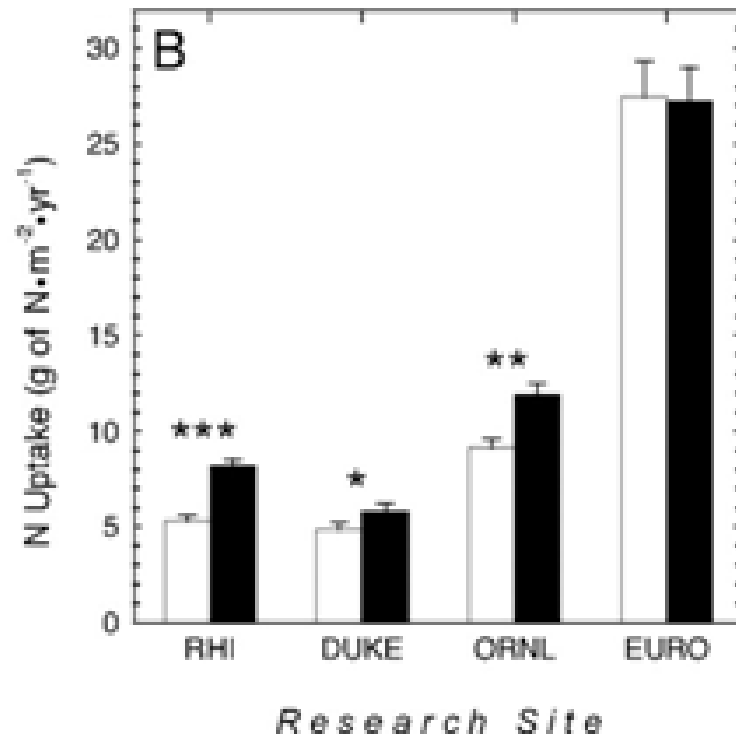


Fig.2.B N uptake (g of N·m⁻²·yr⁻¹)

高CO₂下でN吸収量の増加
(RHI,Duke,ORNL)

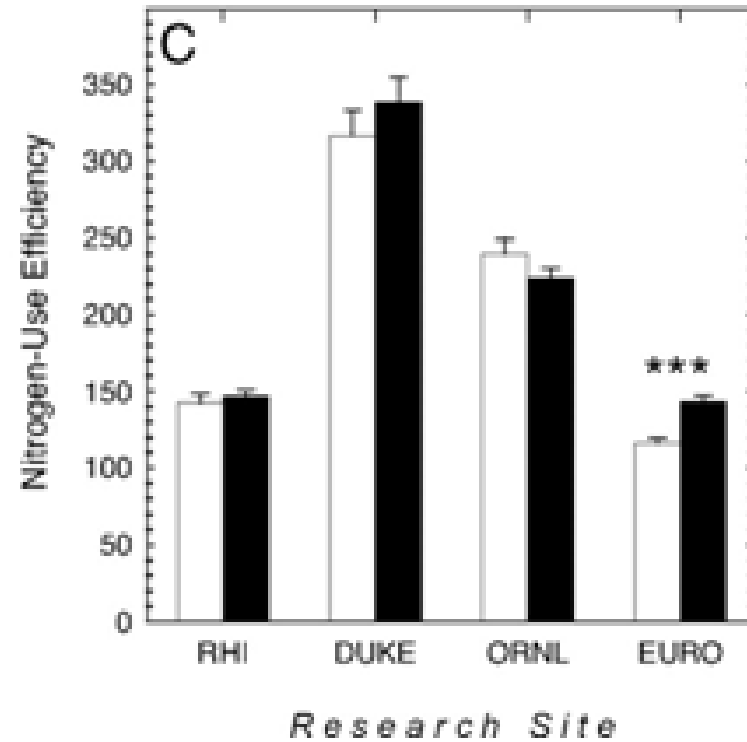


Fig.2.C NUE (g of DM·g of N⁻¹)

POP-EUROFACE
NUEの増加

Result(5)

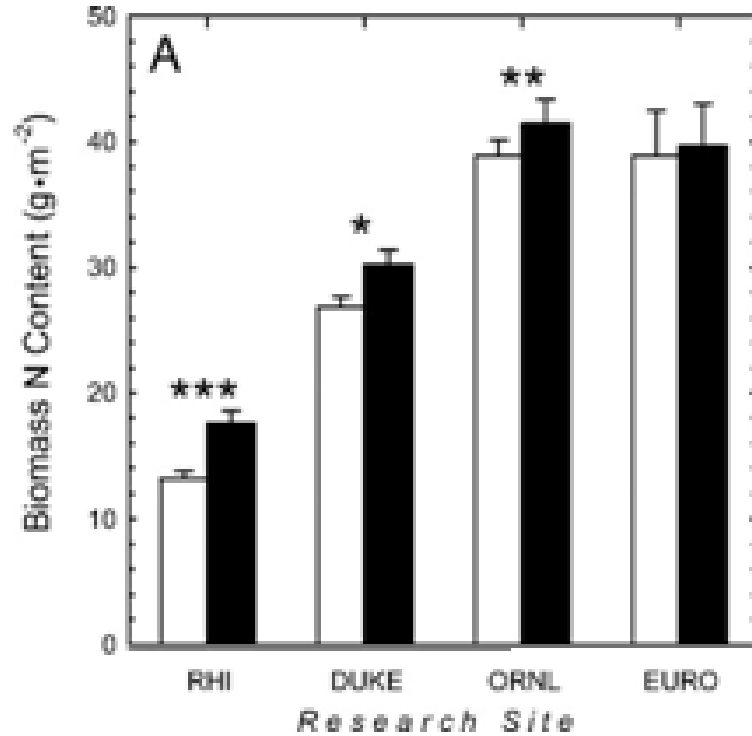


Fig.3.A Responses of N content

RHI, Duke, ORNL
現存量中N量増加

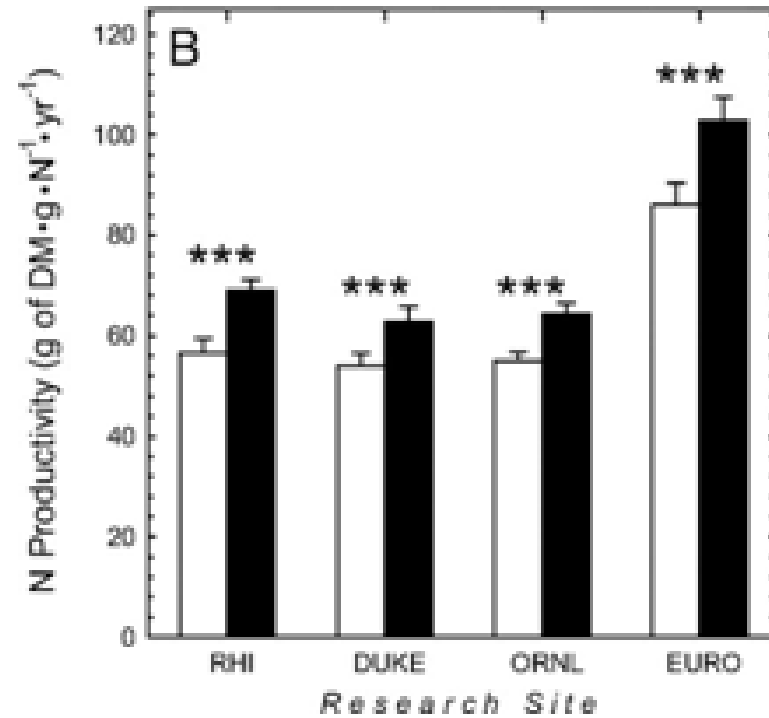


Fig.3.B N productivity

N生産力の増加

Result(6)

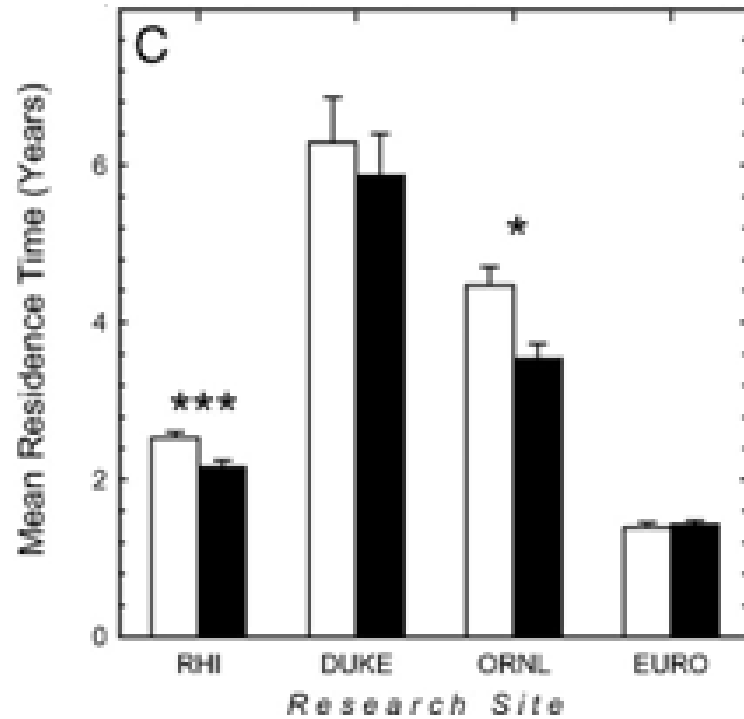


Fig.3.C MRT

RHI, Duke, ORHL

MRTの減少

POP-EUROFACEではMRT
への高CO₂の影響少(成長
早いため)

Discussion

- N吸収とN利用効率の上昇によってNPPは高くなる

[1]式より $NPP = N\text{吸収量} \times NUE$

- RHI,Duke,ORNLのNPP増加はN吸収量増加による (Fig.2B)
- POP-EUROFACEのNPPの増加はNUE上昇による (Fig.2.C)

Discussion(2)

- SOM⁽³⁾の分解時の微生物の働きにより土壤水に無機Nが溶け出す
 - 利用可能なN増加

3)Soil Organic Matter 土壤有機物

Table 2. The mean (± 1 SE) response of stem growth to N fertilization under present-day concentrations of atmospheric CO₂

単位
cm² · m⁻² · yr⁻²

Site	Species	Application rate, kg·ha ⁻¹ ·yr ⁻¹	Control	% +N Fertilizer	Stimulation, %	Ref.
DUKE	<i>P. taeda</i>	110	2.25 (0.08)	2.86 (0.11) **	27	1
ORNL	<i>L. styraciflua</i>	200	1.46 (0.11)	2.00 (0.14) **	38	*
EURO	<i>P. alba</i>	251	0.49 (0.05)	0.50 (0.02) na	+2	2
	<i>P. nigra</i>	251	0.55 (0.07)	0.56 (0.04) na	+3	
	<i>P. x euramericana</i>	251	0.79 (0.07)	0.78 (0.06) na	-1	

増加

Data show that tree growth at the ORNL and Duke sites is N-limited, whereas tree growth at the POP-EUROFACE (EURO) site is not N-limited. The units for tree growth at the Duke and ORNL sites are cm² · m⁻² · yr⁻¹ (basal area increment) and at the POP-EUROFACE site, g · g⁻¹ · yr⁻¹ (relative growth rate). Data from the Duke forest are average growth rates for the 1999 and 2000 growing seasons. Data from for the ORNL site are average growth rates for the 2004 and 2005 growing seasons. Data from the POP-EUROFACE site are average growth rates for the 2002–2004 growing seasons. Significant differences in the growth rate of trees in control and fertilized plots are indicated by **, $P < 0.01$. NS, not significant.

*C.M.I. and R.J.N., unpublished data.

DUKE, ORNLはN制限生態系

N制限生態系である、Duke, ORNL, (Rhinelander)の
N吸収量の増加によるNPP増加は予想外

NがNPPの制限となる生態系ではNUEの増加に
よって高CO₂下でNPP増加すると考えられる
しかし弱齢林の高CO₂への反応は予測と異なった

Discussion(3)

高CO₂下でNPP増加を促進するN吸収量増加のメカニズムがある

- 細根によって表面積をふやす
- Cを菌根菌や滲出物⁽³⁾に分配

菌根菌

- SOM分解酵素を分泌
- 有機・無機窒素の獲得し宿主植物に運搬

3) 菌根菌を寄せるバクテリア

Discussion(4)

- NPP増加によって促進されると考えられること
 - 菌糸の伸長と菌根菌の働きの促進
 - 細根の菌の感染
 - 細根の形成と枯死による土壌へのC供給
 - 根からの分泌物
 - 土壌微生物の代謝と呼吸増加

Discussion(5)

- POP-EUROFACE 高CO₂下でのN吸収量が増加せず
 - 灌漑を行ったこと
 - 以前農地であったためNが樹木の成長の制限にならない

Discussion(6)

すべてのサイトでNUEの増加は小さい

→N生産力とMRTから植物のN利用の仕方を考察

$$NPP = N_{uptake} \times NUE$$

- N生産力の増加 (Fig.3.B)
 - N量に対する、C固定量が増加→光合成におけるNUEが上昇
- RHI, Duke, ORNLではN生産力が上がっているのにNUEが上昇せず
 - CO₂付加によってNPPとN吸収量が同程度増加 (Fig2A,B)
- 現存量中N量の増加が少ない (Fig.3.A)
 - MRTの短期化 (Fig.3.C)

N生産力の増加がMRTの減少を埋め、NUEの変化なし

Discussion(7)

まとめ

高CO₂下でのNPPの増加は

- N-limited
 - N吸収量の増加
- Non-N-limited
 - NUEの上昇

生物地球化学モデルの予測と反対

Discussion(8)

- N吸収量増加

- 細根形成・根からの滲出物増加によるSOMの分解促進・菌根菌への光合成産物の分配の増加

- CO₂上昇による多量のCの陸上生態系への供給はN吸収量の増加につながる

高CO₂環境での森林生態系反応の正確な予測をするには実験結果を踏まえたモデルの再構築が必要

Reference

- **Nitrogen-use efficiency: trade-offs between N productivity and mean residence time at organ, plant and population levels**

F. SILLA, A. ESCUDERO Article first published online: 20 JUL 2004
DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00872.x

- **Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity**

Contributed by William H. Schlesinger, November 1, 2005

- Supporting Information

<http://www.pnas.org/content/suppl/2007/08/15/0706518104.DC1>