

## 高 CO<sub>2</sub> 条件下における森林群落の総光合成生産量変動の予測

森林総合研究所北海道支所  
森林総合研究所

宇都木 玄・上村 章・原山尚徳・北岡 哲  
飛田 博順

### はじめに

大気中の CO<sub>2</sub> 濃度上昇に伴う地球温暖化が懸念されるが、その森林群落への影響を予測することは非常に難しい。CO<sub>2</sub> は植物の栄養源であり、高 CO<sub>2</sub> 環境は光合成能力を一時的に増大させる<sup>(1,2)</sup>。一方、数日間の高 CO<sub>2</sub> 環境条件下で植物の光合成同化速度は減少する事が知られ<sup>(3)</sup>、これを高 CO<sub>2</sub> 環境条件下に対する適応(ダウンレギュレーション)と呼ぶ。植物の種類や、CO<sub>2</sub> 以外の環境条件がダウンレギュレーションに及ぼす影響もあり、将来の予測を困難にしている。

このダウンレギュレーションの仕組みには多くの機構が考えられるが、エゾノキヌヤナギを使った解析において、「解糖系及び TCA 回路の代謝異常による代謝産物の蓄積」が、重要な要因として考えられている<sup>(4)</sup>。

これまで高 CO<sub>2</sub> に対する植物の反応に関する研究は、実験室における個葉レベル、又は FACE (CO<sub>2</sub> 濃度=約 500ppm) 実験施設を用いた群落レベルで解析が行われている。個葉レベルでは草本植物を中心に研究例が多いが、個体や群落レベルへの展開は進展していない。一方 FACE 実験研究は研究費の問題から収束方向に向かっていとされる<sup>(5)</sup>。これまでの FACE 実験から森林群落の反応を概略すると、

1. 個葉のダウンレギュレーションは生じる。
2. 高 CO<sub>2</sub> 条件下で群落の乾物生産量は増大する。
3. 実験開始後、1-4 年で乾物生産の増大量が急激に減少し、現状(370ppm)の CO<sub>2</sub> 条件下における生産量と近似する。等の結果が挙げられる。また樹木の乾物生産の増大量は、草本植物に比較して大きい事も特徴である<sup>(6)</sup>。

本研究ではこれまで北方系落葉広葉樹の遷移過程を代表する樹種を用い、高 CO<sub>2</sub> 施肥とそれに伴う実生の光合成能力の変化について情報を蓄積してきた。その情報を既存の光合成モデル<sup>(7)</sup>と林冠構造モデル<sup>(10)</sup>に適用し、森林群落レベルでの高 CO<sub>2</sub> に対する総光合成生産量(GPP)の変動予測について考察する。

### 調査地と方法

北方系落葉広葉樹樹種として、今回の計算にはエゾノキヌヤナギとシラカンパ(遷移初期樹種)、イタヤカエデ(遷移

後期樹種)を用いた。通常 CO<sub>2</sub>(370ppm)及び高 CO<sub>2</sub>(720ppm)に設定したグロースチャンバーで各実生を生育した<sup>(8)</sup>(高 CO<sub>2</sub> 暴露期間は 5 月 7 日~8 月 6 日)。全ての葉が十分に成熟した 8 月 7 日に A-Ci カーブを光合成蒸散測定装置(Li6400, Li-Cor, Nebraska, USA)で計測し、25 度の時の最大カルボキシル化速度(V<sub>cmax</sub>), 最大電子伝達速度(J<sub>max</sub>)を計算した。CO<sub>2</sub>(370ppm)条件の V<sub>cmax</sub>, J<sub>max</sub> を V<sub>cmax</sub>370, J<sub>max</sub>370 とすると、光合成速度(NH)は次のようになる<sup>(9)</sup>

$$NH = F(V_{cmax370}, J_{max370}, PAR, TRH) \dots \dots \dots (1)$$

F は関数、PAR は光強度、TRH は温度と湿度である。CO<sub>2</sub>(720ppm)条件の光合成速度(SH)は同様に

$$SH = F(V_{cmax720}, J_{max720}, PAR, TRH) \dots \dots \dots (2)$$

である。8 月 7 日の測定時、CO<sub>2</sub>(720ppm)で育てた個葉の V<sub>cmax</sub> 及び J<sub>max</sub> は、CO<sub>2</sub>(370ppm)で育てた個葉の同値より明らかに低下していた<sup>(8)</sup>。そこで実験期間中のこの低下を次の様に考えた。

CO<sub>2</sub>(370ppm)条件の個葉の V<sub>cmax</sub> 及び J<sub>max</sub> は、実験期間中は変化しないと仮定した。次に CO<sub>2</sub>(370ppm)で光飽和 (PAR=1500) 時の光合成速度 (NH) より、CO<sub>2</sub>(720ppm)で経時変化する現実の光環境における光合成速度(SH)が大きくなった場合、V<sub>cmax</sub> と J<sub>max</sub> が一定の割合(α or β)で小さくなるとした。その際の α と β を、実生の実験結果(8/7 測定の CO<sub>2</sub>(720ppm)条件で得られた V<sub>cmax</sub> と J<sub>max</sub>)に近似するように、以下の様に計算した。

$$Cal = \alpha^n \times V_{cmax\ 370} \dots \dots \dots (3)$$

n は NH < SH となる回数(5/6 から 8/6 まで、1 時間毎の環境条件から毎時 NH と SH の比較を行う)である。

$$Er = (Cal - V_{cmax720})^2 \dots \dots \dots (4)$$

Hajime UTSUGI, Akira UEMURA, Hisanori HARAYAMA, Satoshi KITAOKA, (Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Sapporo 062-8516), Hiroyuki TOBITA (Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki 305-8687)

The effect of elevated CO<sub>2</sub> (720ppm) on Canopy Gross Primary Production (GPP) of northern deciduous forest.

ここで  $E_r$  を最小にする  $\alpha$  を繰り返し計算から決定した。同様な作業を  $J_{max}$  に付いても行った。この作業によるエゾノキヌヤナギの  $V_{cmax}$  と  $J_{max}$  の推定経時変化を図-1 に示した。

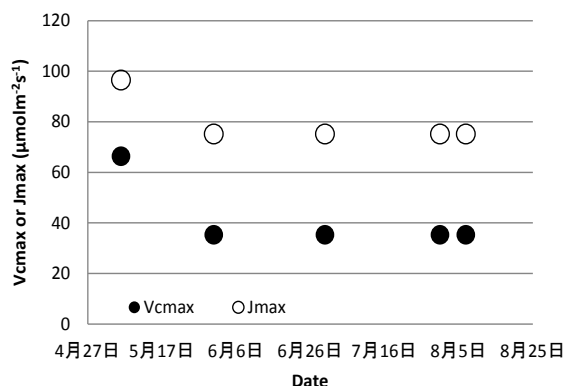


図-1 エゾノキヌヤナギの  $V_{cmax}$  及び  $J_{max}$  の経時変化の推定値

### 林冠光合成モデル

個葉の光合成モデルは、ファーカートタイプ<sup>(2)</sup>によるビッグリーフモデルを用い、光透過確率は林冠葉群構造(葉の垂直分布と角度分布)から林冠内における分布を求めた<sup>(10)</sup>。GPP の計算はそれぞれ 3 樹種の純林を仮定し、林冠構造は現在の森林群落の林分構造<sup>(10)</sup>を用いた。Ball-Berry の気孔コンダクタンスモデル<sup>(3)</sup>のパラメータは、各  $CO_2$  濃度で育てた各樹種の光合成日変化から求めた。直達光と散乱光は全光から  $E_{rbs}$  モデル<sup>(4)</sup>を用いて分離した。林冠を 22 層に分離し、各層において  $CO_2(720ppm)$  の条件で個葉光合成モデルから光合成速度を計算した。林冠全体の GPP は 22 層の計算結果を積算した値である。気象データは 2001 年 5 月 1 日～11 月 30 日を用い、1 時間毎に計算を行った。気温、湿度、風速条件は実測値を適用した。なお、この期間は一般的な着葉期間であり、LAI は実測値に基づいた季節変化を入力した。各計算において  $NH < SH$  が生じた場合、事前に決めた  $\alpha$  及び  $\beta$  の割合で、 $V_{cmax}$  と  $J_{max}$  を低下させた。 $CO_2(370ppm)$  の条件の計算は、 $CO_2(370ppm)$  条件の生育実験で得られた  $V_{cmax}$  及び  $J_{max}$  の値をそのまま用いた。

### 結果と考察

モデル計算の結果、エゾノキヌヤナギ、シラカンバ、イタヤカエデの 3 樹種ともに、高  $CO_2(720ppm)$  条件下で GPP が増大した(図-2)。シラカンバで高  $CO_2$  に対する GPP の増加が 6%と小さく、イタヤカエデでは 15%と、両者の増加率には倍以上の差があった。 $CO_2(720ppm)$  条件下においてダウンレギュレーションが生じない仮定で計算すると、エゾノ

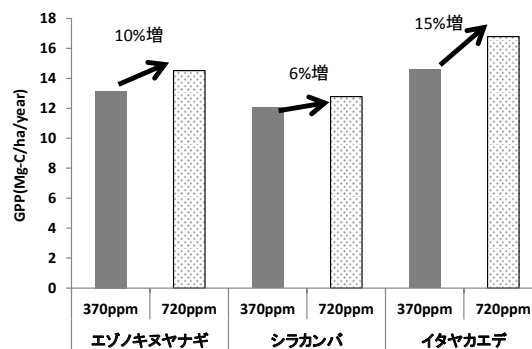


図-2 エゾノキヌヤナギ、シラカンバ、イタヤカエデの、 $CO_2(370ppm)$  及び  $CO_2(720ppm)$  における GPP の計算結果。矢印上数字は増加率

キヌヤナギで 15%、シラカンバで 16%、イタヤカエデで 15% ほど GPP が増大した。これはダウンレギュレーション(植物の適応)を加味せず、環境条件変動のみのシナリオでは、GPP が過大評価されることを示唆する。FACE による木本樹木の実験では、高  $CO_2$  条件下で  $V_{cmax}$  は約 5%程度、 $J_{max}$  は約 2%程度ほど小さくなっている<sup>(1)</sup>。実生を用いた本研究では  $V_{cmax}$  が 27%～46%、 $J_{max}$  が 4%～40%の減少を示していた。環境を制御した実験室である事、 $CO_2$  条件が 720ppm である事、完全な陽樹冠の個葉で測定している事、ポット苗であり個体サイズによるポット効果を無視できないことから、FACE の実験と一概に比較できない。しかし高  $CO_2$  条件で光合成能力が低下するダウンレギュレーションは、幅広く生じると考えられる。

5 月～11 月までの、エゾノキヌヤナギ、シラカンバ、イタヤカエデの GPP の季節変化を図-3 に示した。 $CO_2(370ppm)$  と  $CO_2(720ppm)$  条件の GPP は、5 月に 15～17%ほどの差異があったが、10 月には 6%～10%となった。つまり 3 樹種共に季節が進行するにつれて  $CO_2(370ppm)$  及び  $CO_2(720ppm)$  条件の GPP の差が小さくなり、主に  $V_{cmax}$  と  $J_{max}$  の経時進行的なダウンレギュレーション(適応)の結果と考えられる。

木本植物の FACE 実験による乾燥重量の増加率は、平均約 28%、変動幅は 5%～60%と大きく、また草本植物に比べて増加率は高い<sup>(1)</sup>。本研究の計算結果では、高  $CO_2$  条件下で GPP が 6～15%ほど増大し、また実生の乾燥重量はエゾノキヌヤナギで 24%、シラカンバで 23%程度増大した(未発表、ハンノキは未測定)。GPP の増大は必ずしも乾燥重量の増加量と等しいわけでは無いが、光合成能力の経時的低下にも関わらず(図-1)、暴露直後の年間の乾物生産量は高  $CO_2$  条件の方が高いと言えよう。FACE での複数年に亘る木本植物の実験結果を見ると、実験開始後 2 年から 4 年で、高  $CO_2$  条件が地上部成長量に与える影響は著しく

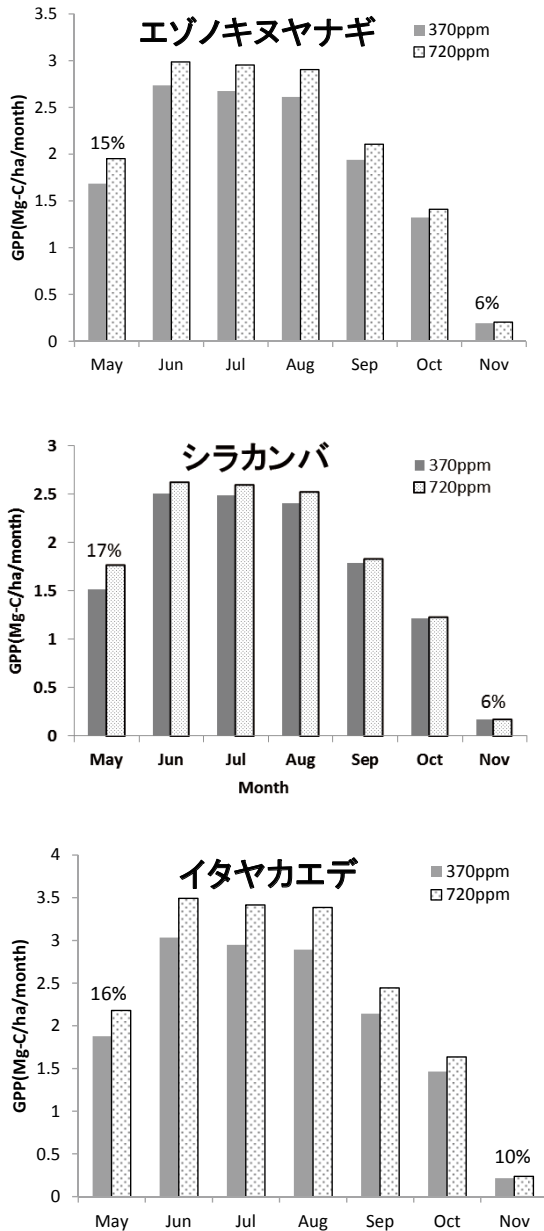


図-3 エゾノキヌヤナギ、シラカンバ、イタヤカエデの CO<sub>2</sub>(370ppm)及び CO<sub>2</sub>(720ppm)における GPP の季節変化。数字は CO<sub>2</sub>(370ppm)の GPP に対する、CO<sub>2</sub>(720ppm)での GPP の増加率を表す。

減少する<sup>6)</sup>。今回の研究では実生を複数年高 CO<sub>2</sub> 環境下に暴露していないが、個葉の光合成能力は経時的に環境条件に適応(ダウンレギュレーション)している。このことは、「数年間で高 CO<sub>2</sub> が生産力へ与える影響は低下する」という FACE 実験の結果を支持すると考えられる。

本計算の主要なポイントは、「光合成による生産物量がある閾値を超えると、光合成能力(V<sub>cmax</sub>, J<sub>max</sub>)が低下する」と言う仮説に基づいている。それは対象樹種で見られた、

高 CO<sub>2</sub> 条件下での可溶性糖類やデンプンの明らかな増大と代謝経路の異変<sup>5)</sup>の存在をバックグラウンドとしている。逆に高 CO<sub>2</sub> 条件下であっても光合成生産物が増大しない条件、つまり光量の弱い陰樹冠では光合成のダウンレギュレーションが生じない可能性が考えられ、この事を本計算モデルから検証した。GPP の推定は林冠光合成モデルによって可能になるが、このモデルを利用する事で GPP の垂直分布を推定する事ができる。実験を行った 3 樹種の年間 GPP について、林冠内 22 階層それぞれの計算結果を図-4 に示した。この図は CO<sub>2</sub>(720ppm)条件の GPP から CO<sub>2</sub>(370ppm)条件の GPP を減じた差分 GPP の垂直分布を示し、左方向に伸びる横棒は CO<sub>2</sub>(370ppm)条件の GPP が大きかった事を示す。ダウンレギュレーションの度合いが大きかったシラカンバでは、林冠上部 3 層に渡り CO<sub>2</sub>(370ppm)条件の GPP が CO<sub>2</sub>(720ppm)条件の GPP より大きくなっている。一方 19 層以下では CO<sub>2</sub>(720ppm)条件の GPP が大きくなっていた。エゾノキヌヤナギでは林冠上部 3 層における GPP の差がわずかで、19 層以下ではシラカンバと同様な傾向が認められた。これらの事は、直達光や強い散乱光の当たる林冠上部では、CO<sub>2</sub>(720ppm)条件下で光合成生産物が閾値を超える時間が長く、強いダウンレギュレーションによって光合成生産量が低下した事を表している。一方林冠下部では弱光によって光合成速度が抑制され、生産量が閾値を超える時間が短かった事を表す。一方イタヤカエデは個葉のダウンレギュレーションが小さかったため、全層に渡って CO<sub>2</sub>(720ppm)条件の GPP が CO<sub>2</sub>(370ppm)条件の GPP より十分に大きくなっていた。

FACE 実験において、高 CO<sub>2</sub> 条件のプラスの影響が草本生態系より森林生態系で強く、これは森林生態系における垂直方向への構造の発達、つまり陰樹冠の十分な存在が強く関与していると考えられる。穀物類など、窒素施肥が十分に行われる生態系では、高 CO<sub>2</sub> 条件が生産性向上に寄与する。しかし自然生態系では高 CO<sub>2</sub> 条件を十分に活用できるほど栄養素が多くない。森林生態系では構造の多様化や複雑化によって、変化する環境条件に適応的になっていると言えよう。

今回の研究は、実生の光合成のプロセスに基づいたデータセットにより、森林群落レベルで GPP の試算を行ったものである。一方 FACE による CO<sub>2</sub> 暴露試験は、CO<sub>2</sub> 以外の様々な環境条件の変化を伴うため、高 CO<sub>2</sub> の影響プロセスを厳密に表現する事ができない。今回のモデル計算では FACE 実験によって得られた結果を否定する事無く、その結果の原因を考察できたと考えている。今後のより詳細な光合成プロセスの解明、さらに乾物生産量まで推定するための温度変化と呼吸量の関係、枝・幹や根への同化産物配分及び変動プロセスを明らかにする必要がある。FACE による大型の実験施設が閉鎖していく中で、小型の実験環

境からどのようにスケールアップを図るべきか、今後の重要な課題である。

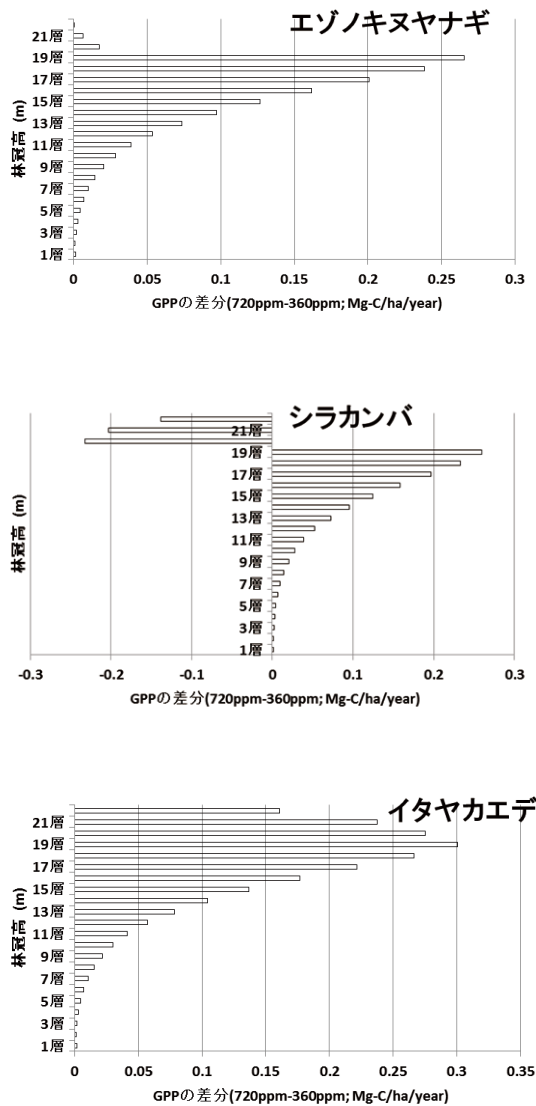


図-4 エゾノキヌヤナギ、シラカンバ、イタヤカエデの CO<sub>2</sub>(370ppm) 及び CO<sub>2</sub>(720ppm)における GPP の差分の垂直分布。GPP の差分は GPP(720ppm) - GPP(370ppm)として計算した。マイナス方向の差分は、CO<sub>2</sub>(370ppm)における GPP が GPP(720ppm)の GPP より大きかった事を表す。

引用文献

- (1) Ainsworth E.A. and Long S.P. (2005) What have we learn from 15 years of free -air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. *New Phytologist* 165:351-372.
- (2) Amthor J. S. (1994) Scaling CO<sub>2</sub>-photosynthesis relations from the leaf to canopy. *Photosynthesis Research* 39:321-350.
- (3) Ball J.T., Woodrow L.E. and Berry J.A. (1987) A modeling predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in photosynthesis research* 24:221-224.
- (4) Erbs D.G, Klein S.A. and Duffie J.A. (1982) Estimation of the diffuse radiation fraction for hourly, daily and monthly average global radiation. *Solar Energy* 28:293-302.
- (5) 北岡哲 他 (2011) 大気 CO<sub>2</sub> 濃度の増加がエゾノキヌヤナギの生理特性に与える影響. *日林北支論* 59:53-54.
- (6) Körner C. (2006) Plant CO<sub>2</sub> responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172:393-411.
- (7) Ledford H. (2008) Forestry carbon dioxide projects to close down. *Naturenews*.doi:10.1038/456289a
- (8) Nowak R.S., Ellsworth D.S. and Smith S.D. (2004) Functional responses of plants to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist* 162:253-280.
- (9) Stitt M. (1991) Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant Cell Environ.* 14:741-762.
- (10) 宇都木玄 (2009) 森林群落の葉群構造が林冠光合成生産量に及ぼす影響. 1161820 博士論文(農学国際専攻)