

# 開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加 (FACE) による 2 成長期間の高 CO<sub>2</sub> 処理が カンバ類 3 種の光合成活性に与える影響

北海道大学大学院農学研究院

株式会社ダルトン

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

北海道大学大学院農学研究院

渡辺 誠

上田 龍四郎

高木 健太郎・笹 賀一郎

小池 孝良

## はじめに

産業革命以降、化石燃料の大量消費を主な原因として大気 CO<sub>2</sub> 濃度が増加し続けている(4)。この大気 CO<sub>2</sub> 濃度の増加に対する森林樹木の応答を理解する事は、森林の生産性や陸域の炭素循環を予測する上で重要である。CO<sub>2</sub> は光合成の基質であるため、一般に、大気 CO<sub>2</sub> 濃度の増加によって光合成速度の増加が期待できる。しかし、高 CO<sub>2</sub> 環境に順化した植物では、ダウンレギュレーションと言われる光合成能力の低下が起こることも示唆されている。また、このような応答には樹種間差異があることが知られている(1, 6)。

このような背景から、我々は日本の代表的なカンバ類であるダケカンバ(*Betula ermanii*)、ウダイカンバ(*Betula maximowicziana*)およびシラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)の光合成活性に対する高 CO<sub>2</sub> の影響を、野外に近い条件で CO<sub>2</sub> 付加ができる開放系 CO<sub>2</sub> 増加(FACE, Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment)施設において、2010 年より調査している。付加 1 年目の結果として、夏季における光合成のダウンレギュレーションがウダイカンバで認められた。また、その原因として、高 CO<sub>2</sub> に伴う気孔閉鎖ではなく、葉の窒素濃度の低下による葉緑体の光合成活性の低下が挙げられた。

本報告では、処理 2 年目に当たる 2011 年夏におけるカンバ類 3 種の光合成活性の調査結果を報告する。

## 材料と方法

実験は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター札幌研究林実験苗畑に設置された FACE 装置で行った。2010 年 5 月にシラカンバ・ダケカンバ・ウダイカンバの 2 年生苗を植栽し、2 成長期間育成した。植栽土壌は褐色森林土(富栄養)と火山灰土(貧栄養)の 2 種類である。CO<sub>2</sub> 処理として、対照区(CO<sub>2</sub> 無付加, 370-380 ppm)と高 CO<sub>2</sub> 区(500 ppm, 2040 年頃を想定)の 2 処理区をそれぞれ 3 プロット設けた。2011 年 7 月下旬~8 月上旬に携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, Li-Cor, Nebraska, USA)を用いて、葉のガス交換速度を測定した。測定中の葉温、光量子束密度および飽差は、それぞれ 26-28°C、1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> および 1.0-1.2 kPa とした。育成 CO<sub>2</sub> 条件(対照区では 380 ppm, 高 CO<sub>2</sub> 区では 500 ppm)における純光合成速度

( $A_{\text{growth}}$ )と気孔コンダクタンス( $G_s$ )を測定した。また、純光合成速度-葉内 CO<sub>2</sub> 濃度曲線( $A/C_i$ )を作成し、光合成の気孔制限、最大カルボキシル化速度( $V_{\text{cmax}}$ )および最大電子伝達速度( $J_{\text{max}}$ )を算出した(3, 5)。なお、気孔制限は外気 CO<sub>2</sub> 濃度 380 ppm の条件で算出した。ガス交換速度の測定後、測定葉の比葉重(LMA)と窒素含量を測定した。窒素含量は NC アナライザー(NC-900, 住化分析センター, 大阪)で測定した。統計解析として、プロットを入れ子要因とした分散分析を行い、CO<sub>2</sub> と土壌の影響を検定した。 $p < 0.05$  で有意差有り、 $p < 0.1$  で傾向有りとした。

## 結果

高 CO<sub>2</sub> によって、ダケカンバとウダイカンバの  $A_{\text{growth}}$  は有意に増加した(表-1)。シラカンバの気孔制限は高 CO<sub>2</sub> 区において、対照区と比較して高い傾向を示した。ダケカンバとシラカンバの  $V_{\text{cmax}}$  と単位乾重量あたりの窒素含量( $N_{\text{mass}}$ )は高 CO<sub>2</sub> によって有意に低下した。火山灰土壌ではダケカンバの気孔制限、ウダイカンバの単位葉面積あたりの窒素含量( $N_{\text{area}}$ )および  $N_{\text{mass}}$  が対照区と比べて高い傾向を、ダケカンバの  $G_s$  が低い傾向を示した。いずれの項目においても CO<sub>2</sub> 付加と土壌条件の有意な交互作用は認められなかった。図-1 に  $N_{\text{mass}}$  と  $V_{\text{cmax}}$  (乾重量ベース)の関係を示す。いずれの樹種においても両者は処理区を通じた正の相関を示した。これらの関係は  $N_{\text{mass}}$  と  $J_{\text{max}}$  (乾重ベース)においても同様であった(データ示さず)。

## 考察

付加 1 年目においては、ウダイカンバで高 CO<sub>2</sub> による光合成のダウンレギュレーションが認められた。一方、付加 2 年目となる本年では、シラカンバの  $A_{\text{growth}}$  が高 CO<sub>2</sub> によって有意な増加を示さず、 $V_{\text{cmax}}$  の低下も認められた。また、ダケカンバにおいても、乾重量ベースの値と比較した場合、対照区の  $A_{\text{growth}}$  と高 CO<sub>2</sub> 区のその間に有意な差がなく、さらに  $V_{\text{cmax}}$  の有意な低下が認められた(データ示さず)。すなわち、昨年度ダウンレギュレーションが認められなかったシラカンバとダケカンバにおいて光合成のダウンレギュレーションが引き起こされた。シラカンバにおいては高 CO<sub>2</sub> による  $G_s$  の低下傾向と気孔制限の増加傾向が見られた事から、気孔閉鎖による CO<sub>2</sub> 吸収

Makoto WATANABE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Tatsushiro UEDA (DALTON CORPORATION), Kentaro TAKAGI, Kaichiro SASA (FSC, Hokkaido, Univ., Sapporo 060-0809), Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589)

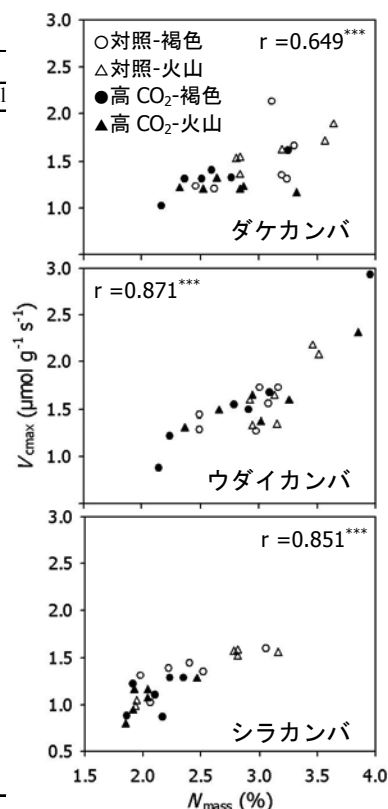
Effects of elevated CO<sub>2</sub> on photosynthetic activity of 3 kinds of birch species treated with free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) for two growing seasons.

表一 ダケカンバ・ウダイカンバ・シラカンバの光合成特性

樹種	対照区		高CO <sub>2</sub> 区		ANOVA		
	褐色森林土	火山灰土	褐色森林土	火山灰土	CO <sub>2</sub>	Soil	CO <sub>2</sub> ×Soil
<i>A<sub>growth</sub></i> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	ダケカンバ 19.5 (3.8)	19.2 (3.2)	24.3 (3.2)	22.7 (3.8)	**	n.s.	n.s.
ウダイカンバ	15.9 (1.7)	15.0 (1.4)	18.0 (3.9)	18.9 (4.8)	*	n.s.	n.s.
シラカンバ	16.5 (2.4)	16.9 (3.0)	17.4 (3.5)	17.9 (1.6)	n.s.	n.s.	n.s.
<i>G<sub>s</sub></i> ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	ダケカンバ 0.89 (0.60)	0.71 (0.45)	0.88 (0.40)	0.58 (0.17)	n.s.	0.082	n.s.
ウダイカンバ	0.56 (0.09)	0.47 (0.17)	0.49 (0.20)	0.56 (0.21)	n.s.	n.s.	n.s.
シラカンバ	0.87 (0.48)	0.74 (0.32)	0.68 (0.21)	0.57 (0.25)	n.s.	n.s.	n.s.
気孔制限 (%)	ダケカンバ 18.8 (4.4)	23.0 (6.0)	16.9 (2.8)	20.6 (5.3)	n.s.	0.062	n.s.
ウダイカンバ	12.0 (7.0)	18.4 (11.3)	15.6 (9.7)	11.4 (8.7)	n.s.	n.s.	n.s.
シラカンバ	13.8 (6.1)	15.2 (7.8)	17.5 (7.0)	21.7 (6.1)	0.069	n.s.	n.s.
<i>V<sub>cmax</sub></i> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	ダケカンバ 80.2 (11.3)	81.9 (9.1)	73.5 (6.4)	74.0 (5.6)	*	n.s.	n.s.
ウダイカンバ	61.1 (6.1)	64.2 (9.2)	59.3 (14.6)	63.9 (11.1)	n.s.	n.s.	n.s.
シラカンバ	66.4 (8.5)	66.8 (12.6)	58.6 (14.0)	58.3 (4.2)	*	n.s.	n.s.
<i>J<sub>max</sub></i> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	ダケカンバ 171.0 (38.7)	169.5 (31.9)	156.5 (13.8)	170.2 (24.4)	n.s.	n.s.	n.s.
ウダイカンバ	110.3 (14.0)	125.5 (21.0)	115.1 (38.9)	127.6 (42.8)	n.s.	n.s.	n.s.
シラカンバ	129.2 (22.1)	134.0 (31.8)	123.0 (28.6)	123.8 (18.1)	n.s.	n.s.	n.s.
LMA ( $\text{g m}^{-2}$ )	ダケカンバ 56.0 (13.2)	51.4 (8.2)	55.8 (5.5)	60.5 (4.9)	n.s.	n.s.	n.s.
ウダイカンバ	41.0 (4.5)	38.3 (4.8)	38.6 (7.0)	39.9 (6.2)	n.s.	n.s.	n.s.
シラカンバ	49.3 (4.6)	49.3 (8.2)	53.1 (9.2)	55.4 (7.0)	n.s.	n.s.	n.s.
<i>N<sub>area</sub></i> ( $\text{g m}^{-2}$ )	ダケカンバ 1.68 (0.47)	1.61 (0.27)	1.44 (0.15)	1.67 (0.26)	n.s.	n.s.	n.s.
ウダイカンバ	1.17 (0.07)	1.21 (0.09)	1.07 (0.10)	1.18 (0.12)	n.s.	0.086	n.s.
シラカンバ	1.16 (0.12)	1.26 (0.28)	1.11 (0.19)	1.12 (0.11)	n.s.	n.s.	n.s.
<i>N<sub>mass</sub></i> (%)	ダケカンバ 2.99 (0.36)	3.15 (0.38)	2.61 (0.38)	2.75 (0.34)	*	n.s.	n.s.
ウダイカンバ	2.87 (0.30)	3.19 (0.25)	2.86 (0.66)	3.02 (0.51)	n.s.	0.071	n.s.
シラカンバ	2.37 (0.39)	2.58 (0.51)	2.10 (0.19)	2.04 (0.22)	**	n.s.	n.s.

*A<sub>growth</sub>*, 育成 CO<sub>2</sub> 濃度における純光合成速度; *G<sub>s</sub>*, 気孔コンダクタンス; *V<sub>cmax</sub>*, 最大カルボキシル化速度; *J<sub>max</sub>*, 最大電子伝達速度; LMA, 単位面積あたりの葉乾重量; *N<sub>area</sub>*, 単位葉面積あたりの窒素含量; *N<sub>mass</sub>*, 単位葉乾重量あたりの窒素含量

ANOVA  $P < 0.1$ . *P* 値を記載: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; n.s. 有意差なし



図一 葉の窒素含量(*N<sub>mass</sub>*)と最大カルボキシル化速度(*V<sub>cmax</sub>*)の関係

量の低下が、ダウンレギュレーションの要因の1つとして考えられる。また、図一に示すように *V<sub>cmax</sub>* と *N<sub>mass</sub>* の関係を検討した結果、いずれの樹種においても、処理区を通じた正の相関が認められた。また、この傾向は *J<sub>max</sub>* と *N<sub>mass</sub>* でも同様であった。したがって、シラカンバとダケカンバでは葉の窒素含量の低下に伴って、光合成に使われる窒素の量が低下し、それによって純光合成速度の低下が引き起こされたと考えられる(2)。

本研究の結果、付加2年目においても、類似した成長特性を持つカンバ類3種の中で、高CO<sub>2</sub>に対する光合成応答に樹種間差異が存在することが確認された。しかしながら、光合成のダウンレギュレーションを示した樹種が1年目(ウダイカンバ)と2年目(ダケカンバとシラカンバ)で異なった。また、ダウンレギュレーションの要因も、1年目で見られた葉内窒素濃度の低下が挙げられた一方で、シラカンバにおいては気孔閉鎖によるCO<sub>2</sub>吸収量の低下も示唆された。

謝辞

本研究は、日本学術振興会新学術領域研究計画研究(代表: 小池孝良)の一部支援を得た。記して感謝する。

引用文献

(1) Eguchi N., Karatsu K., Ueda T., Funada R., Takagi K., Hiura T., Sasa K. and Koike T. (2008) Photosynthetic

responses of birch and alder saplings grown in a free air CO<sub>2</sub> enrichment system in northern Japan. *Trees* **22** : 437-447.

(2) Ellsworth DS., Reich PB., Naumburg ES., Koch GW., Kubiske ME. and Smith SD. (2004) Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO<sub>2</sub> across four free-air CO<sub>2</sub> enrichment experiments in forest, grassland and desert. *Glob. Change Biol.* **10** : 2121-2138.

(3) Farquhar GD., von Caemmerer S. and Berry JA. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta* **149** : 78-90.

(4) IPCC (2007) Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 pp.

(5) Long SP. and Bernacchi CJ. (2003) Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *J. Exp. Bot.* **54** : 2393-2401.

(6) Karnosky DF., Pregitzer KS., Zak DR., Kubiske ME., Hendrey GR., Weinstein D., Nosal M. and Percy KE. (2005) Scaling ozone responses of forest trees to the ecosystem level in a changing climate. *Plant Cell Environ.* **28** : 965-981.