

大気中 CO₂濃度の増加が冷温帯落葉広葉樹の成長及び競争関係にもたらす影響

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 江口 則和・高木健太郎・
日浦 勉・笹 賀一郎
(株) ダルトン 上田龍四朗
東京農工大学大学院環境資源共生科学部門 船田 良
北海道大学大学院農学研究院 小池 孝良

はじめに

大気中の CO₂濃度の増加が深刻な社会問題となって久しい。将来予測される環境下での森林の生産性を予測・評価するため、これまで高 CO₂環境下での樹木の成長特性について数多くの研究が行われてきた(1)。これら多くの研究を通じて、高 CO₂処理による樹木の成長への影響は、土壌栄養、光環境、CO₂処理期間の長さなど、他の様々な環境条件に依存することが判明した(13, 15)。さらに、種によって土壌栄養や光に対する資源利用特性が異なるため、種ごとに高 CO₂環境への反応が大きく異なることも知られてきた(1)。

ところで、樹木の成長を決める主要な要因の一つとして、隣接個体との競争もあげられる(9)。上述のとおり、高 CO₂処理による樹木の成長への影響はその生育環境に依存するため、将来の樹木の成長特性を評価するには、高 CO₂環境下での個体間競争やその影響も考慮することが必要である。しかしながら、高 CO₂環境下での樹木の個体間競争を評価した研究は非常に少なく(10)、さらに個体間競争の変化を考慮に入れて成長の変化を評価した研究もほとんどない(8)。

高 CO₂環境では植物の光利用特性や養分利用特性が変化するため(12)、個体間競争の強度と成長との関係に変化が生じる可能性がある。そこで本研究では、CO₂濃度の上昇に伴う樹木の成長・生残の変化を、種による違い及び土壌栄養条件による違いだけでなく、個体間競争の影響も考慮に入れて評価する。一連の研究によって、高 CO₂環境下における森林の生産性を予測するための基礎情報を得ることを本研究の目的とした。

材料と方法

CO₂付加実験を行うために、北海道大学札幌研究林実験苗畑に3基の Free Air CO₂ Enrichment (FACE)を設置した(3)。FACEの直径は6m、高さは5mである。FACE内の CO₂濃度は、2040年ごろを想定して500ppmvに制御した(3)。対照区の CO₂濃度は日中約370ppmvで、3基設定した。CO₂付加は2003年6月初旬から2007年7月まで実施した。なお、CO₂付加の効果が小さな夜間と落葉期にはCO₂付加を停止した。

CO₂が十分な状態では、土壌の栄養条件が植物の生理

反応に大きく影響する(15)。そこで FACE 内の地面を半分に分けて、半分が日本に広く分布する褐色森林土、残りが北海道を特徴付ける未成熟火山灰土壌(苫小牧研究林から搬入)とした。なお、両者の土壌成分を調べたところ、N, P, K量が火山灰土壌で有意に低かった(4)。

2003年5月下旬、冷温帯地域を代表する2年生の落葉樹稚樹11種を、同じ樹種が隣合わせにならないように30cm間隔で植栽した(詳細は3)。1FACE内に、一樹種あたり16~18個体、合計190個体を植栽した。本研究では、11種のうち光利用特性の異なる3種、シラカンバ(遷移初期種、耐陰性は低い)、ハルニレ(遷移初~中期種、耐陰性は中程度)、ミズナラ(遷移中~後期種、耐陰性は高い)に着目した。

群落内が混み合っただけで個体間競争が顕著になってきた2005年より、FACE内に生育する全個体の地際直径(D; cm)および樹高(H; cm)を測定した。2005年、2006年は成長が停止した11月に、2007年はFACE実験の終了した7月にこれらの調査を行った。

得られたDとHから、まずFACE群落内での個体間競争の強度を調べた。個体間競争の強度の評価には、競争指数(Competition Indices: CI, 値が大きいと競争が激しい状態であることを示す)を用いた(2, 11)。CIの計算方法は以下のとおり。

$$CI (\text{cm cm}^{-1}) = \sum(\text{競争個体の } D) / (\text{対象個体の } D)$$
競争の影響がもっとも大きいと考えられる隣接個体(対象木から30cmの距離に生育している個体)を競争個体とした。全個体のCIを算出し、半FACEごと(1FACE内で同じ土壌ごと)にその平均値を算出した(全個体の平均CI)。

次に、成長と競争の関係が高 CO₂処理によってどのように変化するかを明らかにするために、幹サイズ(D²H cm³)とCIの関係を評価した。一般に両者の間には

$$\log(D^2H) = a + bCI$$

という関係性が認められる(aとbは係数、bは負の値をとる)。本研究では高 CO₂処理によるこの関係の変化(aとbの値の変化)を調べた。

また、DとHの測定時に生残個体の数も記録し、2005年、2006年、2007年の各樹種の生残率を算出した。

各処理の効果(CO₂, Soil, CO₂×Soil; 交互作用)は、以

Norikazu EGUCHI, Kentaro TAKAGI, Tsutomu HIURA, Kaichiro SASA (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido Univ. Forest, Sapporo 060-0809), Tatsushiro UEDA (Dalton, Sapporo 060-0808), Ryo FUNADA (Institute of Symbiotic Science and Technology, Tokyo Univ. of Agr. and Tech, Fuchu-Tokyo 183-8509), Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agr., Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Changes in growth and competitions of cool-temperate deciduous broad-leaved tree saplings grown under elevated [CO₂]

下の一般化線形混合モデルを用いた統計解析手法によって評価した(5)。「全個体の平均 CI」および「生残率」は、尤度比検定($P < 0.05$ で有意差あり)によって解析した。なお、「全個体の平均 CI」の検定には“実験サイト”を、「生残率」の検定には“実験サイト”および“測定年”を random factor として扱った。「幹サイズと CI の関係」は、赤池情報量基準(AIC)によるモデル選択によって解析した。この解析には“実験サイト”を random factor として扱った。

結果

図-1 に FACE 群落内での個体間競争の強度を示す。3 年間を通じて、高 CO₂ 処理を行っても、群落内での競争の強度に変化は認められなかった。

表-1 に高 CO₂ 処理による幹サイズと CI の関係の変化を示す。シラカンバでは両土壌において、2005 年及び 2006 年に高 CO₂ 処理による logD²H-CI 関係式の y 切片値の増加が認められた。ハルニレでは両土壌において、すべての年に高 CO₂ 処理による y 切片値の増加が認められた。ミズナラでは両土壌において、2005 年のみ高 CO₂ 処理による y 切片値の増加が認められた。すなわち、高 CO₂ 処理によって、同程度の競争強度でも高い成長を示すようになった。

図-2 に、高 CO₂ 処理による各樹木の生残率の変化を

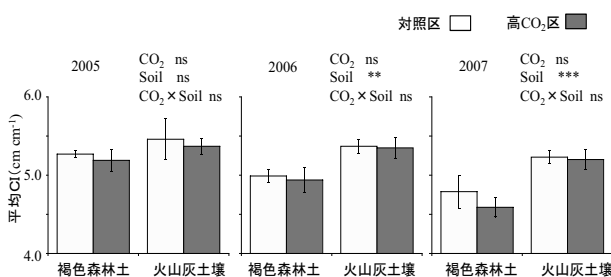


図-1 FACE 群落内の個体間競争の強度 (群落内に生育する全個体の平均競争指数; CI)。エラーバーは標準誤差を示す。 ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, ns $P \geq 0.05$, n=3。

示す。シラカンバは、高 CO₂ 処理によって両土壌で生残率が増加した。ハルニレとミズナラは、高 CO₂ 処理による顕著な変化は認められなかった。

考察

高 CO₂ 環境下での冷温帯樹木の成長及び競争関係の変化について、本研究により以下の 2 点が判明した。1. 高 CO₂ 環境下でも群落内での競争の強度は変化しない。2. 高 CO₂ 環境下で同程度の競争強度で成長が促進される種も認められる(本研究ではシラカンバ・ハルニレで顕著)。

どうして高 CO₂ 処理によって成長が促進される種があったのか。本研究の結果から詳細な原因まで言及することは難しい。しかしながら、高 CO₂ 処理によって葉の光利用特性が変化することが原因の一つとして考えられる。本 FACE 実験で扱った樹木の多くは、高 CO₂ 処理により量子収率の増加および光呼吸速度の低下により光補償点の低下が認められた(6)。Hikosaka ら(2005)も同様に、高 CO₂ 環境下では光補償点が低下するという報告している。光補償点が低下することで暗い環境下での光合成が促進される。その結果、競争の強度が高く(CI が高く)被陰された環境下でも、成長の促進・生残率の増加が期待できると考えられる。本研究において、シラカンバ、ハルニレが顕著に成長促進効果があったのは(表-1, 図-2)、両者がもともと耐陰性の低い種だったためでは

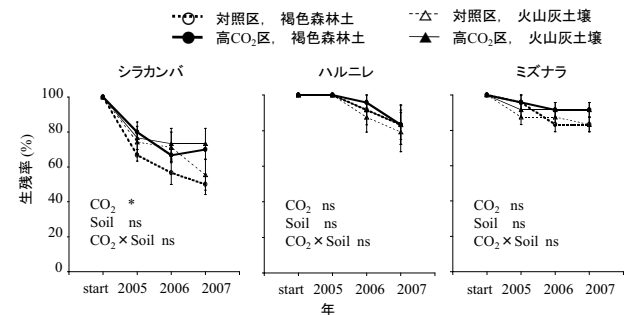


図-2 生残率の変化。エラーバーは標準誤差を示す。 * $P < 0.05$, ns $P \geq 0.05$, n=3。

表-1 高 CO₂ 処理による幹サイズ(log (樹幹体積; D²H) = y cm³)と競争指数(CI cm cm⁻¹)の関係式の変化。a および b は係数を示す。“高 CO₂ 処理の影響”について、各数値は対照区に対する係数の変化を示す。また、“±0”は高 CO₂ 処理による係数の変化がなかったことを示す。

年	樹種	褐色森林土		火山灰土壌	
		対照区での関係式 y = a + bCI	高CO ₂ 処理の影響 a b	対照区での関係式 y = a + bCI	高CO ₂ 処理の影響 a b
2005	シラカンバ	3.64 - 0.20CI	+0.17 ±0	3.64 - 0.20CI	+0.17 ±0
	ハルニレ	2.76 - 0.08CI	+0.55 ±0	3.09 - 0.11CI	+0.22 ±0
	ミズナラ	3.36 - 0.11CI	+0.11 ±0	3.36 - 0.11CI	+0.11 ±0
2006	シラカンバ	3.93 - 0.18CI	+0.18 ±0	3.93 - 0.18CI	+0.18 ±0
	ハルニレ	2.76 - 0.06CI	+0.89 ±0	3.16 - 0.09CI	+0.57 ±0
	ミズナラ	3.73 - 0.10CI	±0 ±0	4.08 - 0.10CI	±0 ±0
2007	シラカンバ	4.34 - 0.23CI	±0 ±0	4.34 - 0.23CI	±0 ±0
	ハルニレ	3.03 - 0.08CI	+0.82 ±0	3.16 - 0.08CI	+0.56 ±0
	ミズナラ	4.18 - 0.15CI	±0 ±0	4.18 - 0.15CI	±0 ±0

ないかと考えられる。耐陰性の低いシラカンバ・ハルニレは、耐陰性の高いミズナラに比べて、高 CO₂ 処理による耐陰性の変化の影響が特に強く表れたのではないかと推察される。それでは次に、競争強度の小さい (CI が低く被陰の程度も小さい) ところでの反応に着目する。光が十分に当たる環境で旺盛な成長をするシラカンバ・ハルニレは、CI の小さなところでも高 CO₂ 処理による成長促進効果が認められた(表一)。高 CO₂ 処理による同化速度の促進効果は、その種にとっての好適な環境下で顕著にあらわれることが知られているが(4)、本研究においても同様の反応が認められたと考えられる。以上のことから、シラカンバ・ハルニレは、高 CO₂ 環境下においてどの競争強度でも成長促進を示すようになったと考察できる。

一方、群落内の競争程度は高 CO₂ 処理をしても顕著な変化を示さなかった(図一)、これは、本 FACE で扱った樹種の中で耐陰性の低い種が少なかったためだと考えられる(3)。しかしながら、耐陰性の高い種と低い種が共存する群落では、高 CO₂ 環境下において耐陰性の低い種の成長促進が認められ、群落内での競争の激化が認められるようになる可能性がある。

高 CO₂ 環境下での個体間の競争が植物の成長に与える影響については、これまで不明な点が多かった(8)。Hikosaka ら(2005)は、高 CO₂ 処理の影響は優占個体に顕著で、被圧個体にはあまり利益はないと報告した。ところが Stinson ら(2006)は、優占個体でなくても高 CO₂ 処理による利益を得ることができると報告した。しかしこれら相反する研究報告も、耐陰性の大きさによって高 CO₂ 処理による影響が異なるという本研究の成果から、うまく説明することができるかもしれない。すなわち、耐陰性の低い種では、非優占個体も高 CO₂ 処理による正の影響が顕著であるが、耐陰性の高い種だと高 CO₂ 処理による正の影響が顕著でない可能性がある。これまで不明だった高 CO₂ 環境下での個体間の競争を解明するためにも、今後より厳密な制御実験によってこの仮説を検証することが必要だろう。

それでは本研究により明らかになったことをまとめる。将来予測される高 CO₂ 環境下では、競争強度に関係なく、高い成長を示したり、高い生残率を示したりするようになる種が存在することが分かった。このように耐競争性が高くなるものは、耐陰性の高くない種に多い可能性がある。将来の森林の生産性を考える上で、これら耐競争性が高くなる種の役割が重要となってくるであろう。

最後に、苗畑の維持管理をご指導頂いた福井富三、石田亘夫、奥谷昭、菅田定雄、市川一、高畠守各氏に感謝します。研究費は文科省 RR2002、科学研究費(基盤研究、萌芽研究、日本学術振興会特別研究費)に依りました。記して感謝します。

引用文献

- (1) Ainsworth EA, Long SP (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytol.* **165**: 351-372
- (2) Biging GS, Dobberin M (1992) A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest Science* **38**: 695-720
- (3) 江口則和ら(2004) FACE(開放系大気 CO₂ 増加)を用いた落葉樹への高 CO₂ 付加実験. *北方林業* **56**:4-7
- (4) Eguchi N *et al.* (2008) Photosynthetic responses of birch and alder saplings grown in a free air CO₂ enrichment system in northern Japan. *Trees* **22**: 437-447
- (5) Faraway JJ (2006) Random Effects. *In*. Extending the linear model with R. pp153-183. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.
- (6) 飛弾剛ら(2007) 高 CO₂ 環境下で生育した冷温帯落葉広葉樹の光補償点の変化ブナとウダイカンバの呼吸特性 *日林北支論* **55**: 41-43
- (7) Hikosaka K *et al.* (2005) Plant responses to elevated CO₂ concentration at different scales: leaf, whole plant, canopy, and population. *Ecol. Res.* **20**: 243-253
- (8) Karnosky DF (2003) Impacts of elevated atmospheric CO₂ on forest trees and forest ecosystem: knowledge gaps. *Environ. Int.* **29**: 161-169
- (9) Körner C (2000) Biosphere responses to elevated CO₂ enrichment. *Ecol. App.* **10**: 1590-1619
- (10) Kozovits AR *et al.* (2005) Above-ground space sequestration determines competitive success in juvenile beech and spruce trees. *New Phytol.* **167**: 181-196
- (11) 宮本麻子, 天野正博 (2002) 立木の空間分布および生育条件が個体成長に及ぼす影響. *森林総研研究報告* **1**: 167-178
- (12) Norby RJ *et al.* (2006) CO₂ enrichment of a deciduous forest: the Oak Ridge FACE experiment. *In* *Managed Ecosystems and CO₂* (eds. Nosberger J *et al.*) pp 233-235. Springer. New York
- (13) Oren R *et al.* (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature* **411**: 469-472
- (14) Stinson KA *et al.* (2006) Architectural and physiological mechanisms of reduced size inequality in CO₂ enriched stands of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Global Change Biology* **12**: 1680-1689
- (15) Yazaki K *et al.* (2005) Effects of elevated carbon dioxide concentration on wood structure and formation in trees. *In* *Plant Responses to Air Pollution and Global Change*. (eds. Omasa K. *et al.*) pp 89-100. Springer, Tokyo.