

# 開放系大気 CO<sub>2</sub> 付加実験施設(FACE)で育成した冷温帯主要落葉広葉樹萌芽の 光および窒素利用特性

学振特別研究員(森林総合研究所北海道支所) 北岡 哲  
 学振特別研究員(北海道大学大学院農学研究院) 渡辺 誠  
 森林総合研究所北海道支所 宇都木 玄・北尾 光俊・飛田 博順・上村 章  
 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・笹 賀一郎  
 北海道大学大学院農学研究院 渡邊 陽子・小池 孝良

## はじめに

産業革命以降の人間活動による地球環境の激変と環境問題が深刻化してきており、特に大気中の CO<sub>2</sub> 濃度増加とそれに伴う地球温暖化の影響評価が重要な課題となっている(7)。また気候変動により、台風の大規模化が予想され(7)、根返りや幹折れなどの増大による攪乱後の森林生態系の応答についての評価も重要な課題である。その一方でバイオ素材としての森林資源の利用や需要が高まってきているため、薪炭林に代表される里山のような短伐期の再生林の高 CO<sub>2</sub> に対する応答の評価も今日の重要な課題である。

高 CO<sub>2</sub> 環境で植物を長期間栽培すると、光合成速度が低下する(光合成の負の制御)現象がみられることが知られている(2, 8, 10, 11, 12)。この現象がみられる理由のひとつとして、葉への光合成生産物の蓄積と転流が変化し、成長が促進されて炭素-窒素(C/N)バランスが崩れ、植物の利用できる窒素が不足しがちになることが指摘されている(7, 10)。ところが、このような現象はメロンやハツカダイコンなどの光合成生産物の大きな貯蔵器官をもつ作物ではみられない(10, 13)。

このため幹や根などの光合成生産物を貯蔵・消費する部分が相対的に大きい萌芽では、高 CO<sub>2</sub> に対する応答が通常葉(萌芽ではない個体の葉)と異なる可能性がある。そこで、本研究は高 CO<sub>2</sub> 条件で栽培された冷温帯有用落葉樹の通常葉と萌芽葉(萌芽個体にみられた葉)の光合成特性とその窒素利用を比較し、萌芽葉の高 CO<sub>2</sub> に対する応答能力を評価することを目的に実験を行った。

## 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実験苗畑に設置されたFACE(Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment)に植栽しているシラカンバ、ハリギリ、シナノキの有用冷温帯主要落葉樹 3 種を材料に用いた。FACE 実験施設は二つの異なる CO<sub>2</sub> 濃度(対照区: 370 ppm, 高 CO<sub>2</sub> 区: 500 ppm)の組み合わせからなる。シラカンバはバイオマス利用が注目される遷移初期種である。ハリギリは遷移中期種で肥沃な土地を好んで生え、材や樹皮が薬用として利用される。またシナノキは

肥沃な湿潤土を好んで生育する遷移の中後期種で、蜜源植物や樹皮の繊維としての利用が期待されている。

測定は 2007 年と 2008 年の 2 回行った。2007 年夏季に通常葉の測定を行った後、対象となる試料木を伐採し、2008 年の夏季にその萌芽葉の能力について評価を行った。光合成速度の測定は携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, Li-Cor 社 米国)を用い、Long and Bernacchiらの方法(9)に従い、葉温 25°C、湿度 60%、光飽和の条件で二酸化炭素-光合成速度関係を測定した。各樹種 3 反復の測定を陽樹冠の先端から 3-4 番目の葉を対象に行った。測定が終了した葉は切断後実験室に持ち帰り、1-2cm<sup>2</sup>のディスクを打ち抜いて、単位面積あたりの葉乾重(比葉重: LMA)と窒素含有量の測定に供した。

最大の Rubisco 活性(V<sub>max</sub>)は Farquhar の個葉光合成モデル(4)から推定した。すなわち、葉内 CO<sub>2</sub> 濃度(C<sub>i</sub>)-光合成速度(A)の関係はチャンバー内 CO<sub>2</sub> 濃度が生育条件の CO<sub>2</sub> 濃度よりも低い時、光合成速度は V<sub>max</sub> によって律速されるため純光合成速度(P<sub>n</sub>)は

$$P_n = V_{\max} \times (C_i - \Gamma^*) / (C_i + K_c \times (1 + O/K_o) - R_d) \quad (1)$$

とかける。ただし、式 1)において P<sub>n</sub>: 純光合成速度 (μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>), C<sub>i</sub>: 葉内 CO<sub>2</sub> 濃度 (μmol mol<sup>-1</sup>), Γ\*: CO<sub>2</sub> 補償点 (μmol mol<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>), R<sub>d</sub>: 日呼吸 (μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>), K<sub>c</sub>: カルボキシラーゼ反応のミカエリス-メンテン定数, K<sub>o</sub>: オキシゲナーゼ反応のミカエリス-メンテン定数のことである。葉温 25°C の時, K<sub>c</sub> = 405 μmol mol<sup>-1</sup>, K<sub>o</sub> = 278 mmol mol<sup>-1</sup>, Γ\* = 42.8 μmol mol<sup>-1</sup> とし(1, 11), R<sub>d</sub> は V<sub>max</sub> の 0.02 倍(11, 14)として算出した。

通常葉と萌芽葉の各データの統計解析には R 2.7.0 (<http://www.r-project.org/>)を用い二元配置の分散分析で萌芽と CO<sub>2</sub> 増加の効果、その交互作用について検定した(有意水準 P < 0.05)。

Satoshi KITAOKA (JSPS Research Fellow, Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), Sapporo 062-8516), Makoto WATANABE (JSPS Research Fellow, Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589), Hajime UTSUGI, Mitsutoshi KITAO, Hiroyuki TOBITA, Akira UEMURA, (Hokkaido Research Center, FFPRI Sapporo 062-8516), Norikazu EGUCHI, Kaichiro SASA (Hokkaido University Forests, Sapporo 060-0809), Yoko WATANABE and Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 062-8589). Photosynthesis and nitrogen use traits of coppice shoots of three dominant deciduous broad-leaved tree seedlings grown under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment condition.

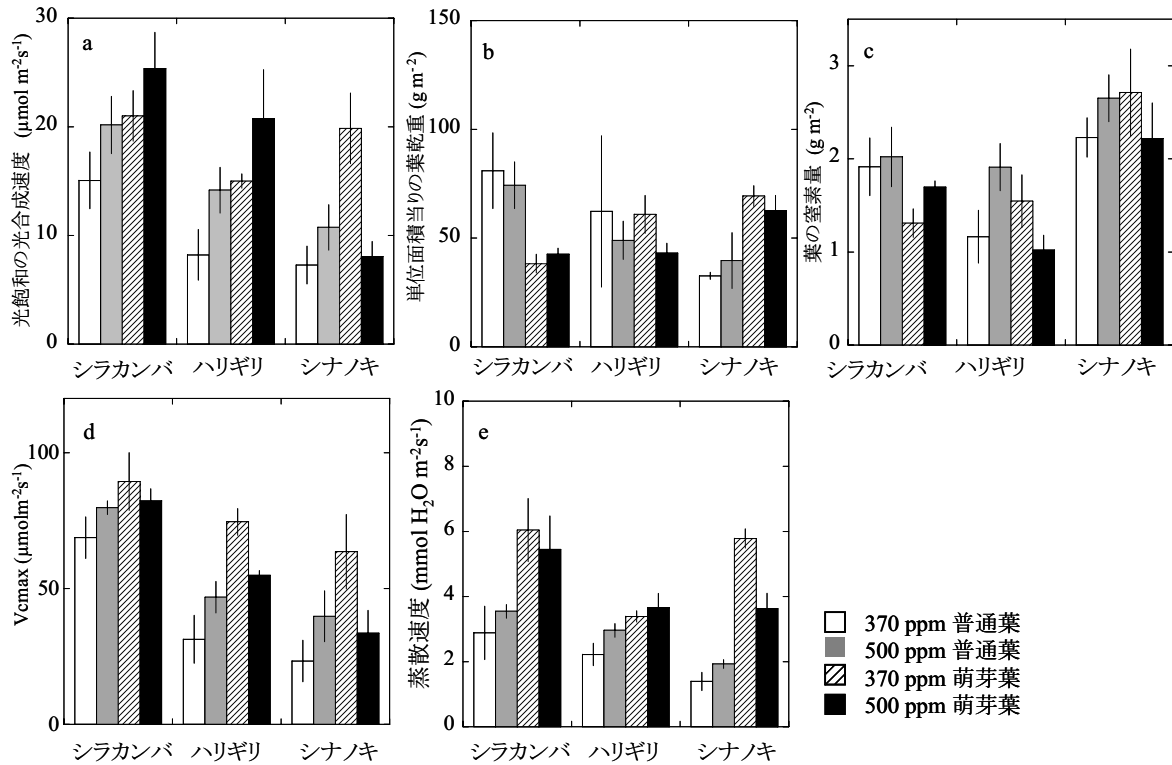


図-1 異なるCO<sub>2</sub>濃度で育成した落葉広葉樹種3種の普通葉と萌芽葉の光合成及び窒素利用特性, a: 光飽和の光合成速度, b: 葉の窒素量, c: 単位面積当りの葉乾重, d: 最大の Rubisco 活性 (V<sub>cmax</sub>), e: 蒸散速度。

結果

1)生育 CO<sub>2</sub> 濃度における光飽和の純光合成速度

萌芽葉の光飽和の純光合成速度には樹種によって違いがみられた(図-1-a, 表-1)。シラカンバでは萌芽葉の光合成速度が対照区及び高 CO<sub>2</sub> 区で高くなった。通常葉では高 CO<sub>2</sub> 処理により, 光合成速度が高くなったが, 萌芽葉では高 CO<sub>2</sub> 区と対照区との間に有意な差はみられなかった。ハリギリはシラカンバと同じように通常葉に比べて萌芽葉で光合成速度が高くなる傾向がみられた。また高 CO<sub>2</sub> 処理により, 通常葉では光合成速度が高くなったが, 萌芽葉では高 CO<sub>2</sub> 区と対照区との間に有意な差はみられなかった。シナンキでは, 対照区で通常葉にくらべて萌芽葉で大きく光合成速度が増加した。通常葉では対照区と高 CO<sub>2</sub> 区に光合成速度の増加はみられなかったが, 萌芽葉では高 CO<sub>2</sub> 区で光合成速度の明瞭な低下がみられた。

2)比葉重 (LMA)

比葉重(LMA)についても樹種や通常葉と萌芽葉の違いによって異なる反応がみられた(図-1-b, 表-1)。シラカンバでは高 CO<sub>2</sub> の影響は通常葉, 萌芽葉共にみられなかったが, 通常葉に比べて萌芽葉で LMA が低下した。ハリギリでは通常葉と萌芽葉の差はみられず, またそれぞれの葉でも高 CO<sub>2</sub> 処理による違いはみられなかった。シナンキはシラカンバと反対に萌芽葉で LMA が通常葉に比べて大きく増加する傾向がみられたが, 高 CO<sub>2</sub> 処理の効果はみられなかった。

3)葉の窒素含有量

シラカンバでは通常葉に比べて萌芽葉で葉の窒素含有量が小さくなる傾向がみられた(図-1-c, 表-1)。ハリギリでは高

CO<sub>2</sub> 区で窒素含有量に違いがみられた。シナンキでは葉の窒素量に通常葉, 萌芽葉の違いや高 CO<sub>2</sub> 処理による明瞭な違いはみられなかった。

4) 最大 Rubisco 活性(V<sub>cmax</sub>)

V<sub>cmax</sub> も樹種によって異なる応答がみられた(図-1-d, 表-1)。シラカンバでは萌芽やCO<sub>2</sub>濃度による違いはみられなかった。ハリギリの萌芽葉は対照区および高 CO<sub>2</sub> 条件ともに通常葉よりも高い V<sub>cmax</sub> を示し, 特に萌芽葉の対照区で V<sub>cmax</sub> が増加していた。シナンキでもハリギリと同じように萌芽葉の対照区で V<sub>cmax</sub> の大きな増加がみられたが, 高 CO<sub>2</sub> 区の萌芽葉では増加がみられず, 通常葉とほぼ同程度の値を示した。

5)蒸散速度

蒸散速度もまた樹種によって異なる反応を示した(図-1-e, 表-1)。シラカンバでは通常葉に比べて萌芽葉で対照区, 高 CO<sub>2</sub> 区, 共に高い値を示した。通常葉, 萌芽葉ともに高 CO<sub>2</sub> 処理による蒸散速度の違いはみられなかった。ハリギリでも萌芽葉での蒸散速度の増加は対照区, 高 CO<sub>2</sub> 区ともにみられたが, シラカンバほど明瞭ではなかった。一方シナンキでは, シラカンバ, ハリギリと同じように, 萌芽葉は通常葉よりも高い値を示したが, 高 CO<sub>2</sub> 区で蒸散速度が大きく低下した。

考察

本研究の結果から, 萌芽葉でも樹種によっては高 CO<sub>2</sub> 環境下で光合成特性の負の制御がみられた。シラカンバでは, 通常葉に比べて萌芽葉は LMA が小さいことから, 葉内部の構造が発達していないことが考えられたが, 通常葉と同程度, あるいはそれよりも高い光合成速度を示した。この理由として

表-1 各パラメーターについての二元配置分散分析の結果 (有意水準, \* : P < 0.05, \*\* : P < 0.01)

パラメーター	シラカンバ			ハリギリ			シナノキ		
	CO <sub>2</sub>	萌芽	CO <sub>2</sub> ×萌芽	CO <sub>2</sub>	萌芽	CO <sub>2</sub> ×萌芽	CO <sub>2</sub>	萌芽	CO <sub>2</sub> ×萌芽
光飽和の光合成速度	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*
LMA	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.
窒素濃度	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Vcmax	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	*	n.s.	n.s.	*
蒸散速度	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	*	**	**

萌芽葉は通常葉よりも面積当りの窒素量が相対的に高いことから、その結果として通常葉よりも高い光合成速度を示したと考えられる(6)。

これに対して、ハリギリでは、LMA や窒素量が高 CO<sub>2</sub> 区で低かったのにも関わらず、光合成の負の制御はみられなかった。この理由としては、Rubisco 量や光合成系への窒素分配の違いや、蒸散速度の低下が起こっていないことによる気孔コンダクタンスへの影響などの可能性が考えられるため、今後明らかにしていく必要がある。

シナノキでは他の 2 樹種と異なり、萌芽葉で LMA が高く、また葉の窒素量に違いがみられなかった。このことから対照区の萌芽葉でみられた高い光合成速度には、葉内部の構造の発達と気孔コンダクタンスが貢献していると考えられる。また、高 CO<sub>2</sub> 区でみられた光合成の負の制御の原因は、対照区の萌芽葉に比べて大きく低下している Vc<sub>max</sub> や蒸散速度によるものだと考えられる。すなわち、シナノキの高 CO<sub>2</sub> 区の萌芽葉は、蒸散速度が対照区の萌芽葉に比べて小さいことから気孔コンダクタンスも小さく、このことが Vc<sub>max</sub> に影響を与え、結果として光合成速度が低くなったと考える。

本研究の結果から萌芽葉でも光合成の負の制御がみられる樹種があり、また萌芽葉の光合成には蒸散速度などの水利用が強く影響していることが示唆された。萌芽葉の光合成には葉柄や根系の水分通道性が影響を与えることが指摘されており(6)、さらに高 CO<sub>2</sub> 下では葉柄の通道組織が変化することが確認されている(2)ことから、今後の課題として萌芽の水利用に関わる部分について明らかにしていく必要があると考えられる。

**謝辞:** 本研究は、日本学術振興会の特別研究員制度(北岡 哲, 渡辺 誠)と補助金基盤研究費 B(代表: 小池孝良)の支援による。記して感謝する。貴重なコメントを頂いた丸山 温博士(森林総合研究所), FACE システムの保守をして頂いているダルトンの上田龍一郎技師ならびに北大北方生物圏フィールド科学センター南管理部の福井富三, 市川 一, 杉下 義幸各氏に感謝申しあげる。

引用文献

(1) Bernacchi CJ., Singsaas EL., Pimentel C., Portis Jr. AR. and Long SP. (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell Environ.* **24**:253-259.

(2) Eguchi N., Fukatsu E., Funada R., Tobita H., Kitao M., Maruyama Y. and Koike T. (2004) Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO<sub>2</sub> concentrations. *Photosynthetica* **42**:173-178.

(3) Eguchi N., Morii N., Ueda T., Funada R., Takagi K., Hiura T., Sasa K., Koike T. (2008) Changes in petiole hydraulic properties and leaf water flow in birch and oak saplings in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Tree Physiol.* **28**:287-295.

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

(5) IPCC・気象庁・環境省・経済産業省 (2001) IPCC 地球温暖化第三次レポート—気候変化 2001.中央法規出版, 東京, 289pp.

(6) 伊藤 哲 (2004) 無性生殖. 樹木生理生態学, 朝倉書店, 東京, 185-195pp.

(7) 小池孝良 (2004) 温暖化と植物の生態. 植物生態学, 朝倉書店, 東京, 361-391pp.

(8) Koike T., Lei TT., Maximov TC., Tabuchi R., Takahashi K. and Ivanov BI. (1996) Comparison of the photosynthetic capacity of Siberian and Japanese birch seedlings grown in elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Tree Physiol.* **16**:381-385.

(9) 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.

(10) 牧野 周 (1999) CO<sub>2</sub> と光合成. 細胞工学シリーズ 11, 植物の環境応答-生存戦略とその分子機構-, 秀潤社, 東京, 134-141pp.

(11) Onoda Y., Hikosaka K. and Hirose T. (2005) Seasonal changes in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO<sub>2</sub> response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*. *J. Exp. Bot.* **56**:755-763.

(12) Tissue DT., Griffin KL. and Ball T. (1999) Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiol.* **19**:221-228.

(13) Usuda H., Shimogawara K. (1998) The effects of increased atmospheric carbon dioxide on growth, carbohydrates, and photosynthesis in radish, *Raphanus sativus*. *Plant Cell Physiol.* **39**:1-7.

(14) von Caemmerer S. (2000) Biochemical models of leaf photosynthesis. CSIRO publishing, Canberra, Australia, 165pp.