

開放系大気 CO₂増加(FACE)施設で育成したカンバ類3種のシュートの動態

北海道大学農学部
日本学術振興会特別研究員 (北海道大学大学院農学研究院)
北海道大学大学院農学院
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

伊藤 寛剛
渡辺 誠
毛 巧芝・Eka Novriyanti
上田 龍四郎
高木 健太郎・笹 賀一郎
斎藤 秀之・渋谷 正人・小池 孝良

はじめに

産業革命以降, 地球規模での大気 CO₂ 濃度の上昇が確認されており(4), 植物の生産環境は大きく変化している。森林は陸上生態系の炭素循環において重要な役割を果たしているため, 森林とその構成樹木の高 CO₂ 環境に対する応答への理解は重要である。樹木と CO₂ に関する既存研究より, 高 CO₂ 環境下では複数の樹種で純光合成速度や成長の増加が確認されている(1)。高 CO₂ 環境下では, 光合成速度の増加によって枝や葉など各器官への光合成産物の分配量が増加し, それが器官の形成に影響を与えていると考えられる(1)。これら器官の量的・形態的な変化は, 炭素の貯留形態や樹形に影響を与えるため, 物質循環や樹木の生態, 林業の観点からも, その動態を解明する必要がある。

カンバ類は北半球で冷温帯-亜寒帯に約 40 種類分布し, このうち約 10 種が日本に分布している(8)。その中でも, シラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*), ダケカンバ(*Betula ermanii*), ウダイカンバ(*Betula maximowicziana*), は代表的な樹種であり, 幹の比重も高く木材市場で言う銘木も含まれる。高 CO₂ による3樹種の動態の変化は森林に与える影響が大きい。また, これら3種は成長の早い先駆的な陽樹という類似した特性を持っている。本研究では, 高 CO₂ に対するこれら3樹種の応答を解明するために, 野外条件に近い環境で CO₂ の付加実験を行い, シュート(枝+葉)成長の季節変化を比較検討した。

材料と方法

本研究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開放系大気 CO₂ 増加(FACE, Free Air CO₂ Enrichment)施設を用いて行った。2010年5月末にシラカンバ・ダケカンバ・ウダイカンバの2年生苗を, 各36個体ずつ個体のサイズをそろえて植栽し, 1生育期間育成した。植栽土壌は褐色森林土で, ガス処理として対照区(CO₂無付加, 370-380 ppm)と高 CO₂ 区(500 ppm, 2040年頃を想定)の処理区をそれぞれ3プロット設けた。6月~10月に各個体の頂生枝1本に対して, 伸長成長量と着葉数の測定を週1回の頻度で行った。出葉時期の定義は, 葉身と葉柄がシュート軸から離れ, 1枚の葉として認識できる時点とした(5)。また, 葉の死亡時期に関しては, 葉が脱落する, 葉のほぼ全体が欠損, 葉の全体が褐色に変化(2)のうち, いずれかを満たしたものとした。着葉数調査から, 生育期間に出葉した葉の積算値(積算出葉数)と測定時における着

葉数(現存着葉数)を求めた。さらに, 春葉2枚(第1, 2葉)と夏葉2枚(第3, 4葉)に関して葉寿命を求めた(5, 6)(葉寿命を求めた時点で一部のシラカンバではまだ着葉しており, 上記の死亡基準を満たさなかったが, 10月末の積雪により全ての葉で機能が停止したと仮定して算出した)。また, 各個体で最も大きな葉が出てくる時期の葉について, それらが成熟した時に個葉面積を測定した。さらに8月にリーフパンチを用いて, 先端から3~4枚目の成熟葉からサンプルを採取し, LMA(単位面積当たりの葉乾重量)を測定した。

統計解析としては一元配置分散分析を行い, CO₂ の影響を検定した。グラフ内のエラーバーと表の括弧内は標準誤差を示す。なお, 有意水準が $p < 0.05$ で有意差があるとした。

結果

1) 伸長成長量(図-1, 表-1)

実験開始から約1ヶ月後には, 高 CO₂ 区でシラカンバの伸長成長量の増加が確認された。成長終了時の伸長成長量は対照区で67.4cm, 高 CO₂ 区で117.0cmだった(高 CO₂ 区で約1.7倍)。ダケカンバでは, シラカンバより3週間ほど遅く高 CO₂ 区における伸長成長量の増加が確認された。成長終了時には対照区で46.5cm, 高 CO₂ 区で79.9cmとなった(高 CO₂ 区で約1.7倍)。ウダイカンバでは, 成長終了時には対照区で59.1cm, 高 CO₂ 区で68.8cmとなり(高 CO₂ 区で約1.2倍), 高 CO₂ による増加は他の2種に比べて小さかった。

2) 着葉数

2-1) 積算出葉数(図-2, 表-1)

実験終了時におけるシラカンバの積算出葉数は, 対照区で67.7枚, 高 CO₂ 区で98.9枚となり, 高 CO₂ 区で有意ではなかったが増加の傾向が見られた。シラカンバの積算出葉数に増加の傾向が見られたため, 時期ごとに出葉数を調べたところ, 9月以降の出葉数が対照区で平均7.8枚, 高 CO₂ 区23.0枚と, 高 CO₂ 処理によって約3倍増加した。

ダケカンバでは, 対照区で31.4枚, 高 CO₂ 区で32.4枚となり, CO₂ 処理による有意な差は認められなかった。ウダイカンバでは, 対照区で31.6枚, 高 CO₂ 区で34.6枚となり, CO₂ 処理による有意な差は認められなかった。

2-2) 現存着葉数(図-3, 表-2)

シラカンバの現存着葉数は, 高 CO₂ 区で9月の第3週から増加の傾向が見られた。ダケカンバでは, 高 CO₂ 区で10月の第2週から減少する傾向が見られなかった。ウダイカンバでは, CO₂ 処理による有意な差は認められなかった。

Hirota ITO (Department of Forest Science, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Makoto WATANABE (JSPS Research fellow, Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Qiao-zhi MAO, Eka NOVRIYANTI (Graduate school of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Tatsushiro UEDA (DALTON CORPORATION), Kentaro TAKAGI, Kaichiro SASA (FSC, Hokkaido Univ., Sapporo 060-0809), Hideyuki SAITO, Masato SHIBUYA, Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589)

Shoot dynamics of 3 birch seedlings grown under a Free Air CO₂ Enrichment system

2-3)葉の寿命(図-4), 個葉面積, LMA(表-1)

シラカンバの春葉とダケカンバの夏葉の寿命は, 高 CO₂ 区でそれぞれ約 2 週間延びた。個葉面積は, シラカンバでは対照区で 63.7cm², 高 CO₂ 区で 106.0 cm² となり, 高 CO₂ 区で有意に大きかった。ダケカンバでは対照区で 39.6cm², 高 CO₂ 区で 68.6cm² となり, 高 CO₂ 区で有意に大きかった。ウダイカンバでは対照区で 107.9cm², 高 CO₂ 区で 122.6cm² となり, CO₂ 処理による有意な差は認められなかった。LMA は 3 樹種とも CO₂ 処理による有意な差は認められなかった。

考察

シラカンバでは高 CO₂ 処理により伸長成長量, 現存着葉数に加えて積算出葉数も増加の傾向が見られた。高 CO₂ 区で 9 月以降の出葉も多いことから, シラカンバは展葉期間を延ばすことにより積算出葉数を増加させ, それに応じて現存着葉数も増加していると考えられる。加えて, シラカンバではプロットや個体によって着葉数の差が大きかった。このため, 高 CO₂ 環境がシラカンバの着葉数に与える影響は少なくないと予想される。

ダケカンバでは高 CO₂ 処理による積算出葉数の有意な差は認められなかったものの, 秋口の落葉がやや遅れるため現存着葉数が減少しない傾向があった。高 CO₂ 区ではダケカンバの夏葉で葉寿命が増加していることから, ダケカンバは個葉の着葉期間を延ばすことにより現存着葉数を増加させていると考えられる。

ウダイカンバでは高 CO₂ 処理によって伸長成長量に増加の傾向が見られたものの, 着葉量や葉寿命には変化が見られなかった。このため, ウダイカンバの CO₂ 処理に対する応答の程度は小さいと考えられる。この原因の一つとして, 同じ個体を用いた光合成特性の測定により, 高 CO₂ 区でウダイカンバの純光合成速度が増加しなかったことがあげられる(9)。

積算出葉数に関する樹種間での応答の違いは, 当年の環境変化にも可塑的な応答を示すシラカンバに対して, ダケカンバはより固定成長的特徴を持つことに原因の 1 つがあると考えた(7)。つまりダケカンバでは, 当年の CO₂ 増加に対して葉原基の数を変化させることができないため, 出葉数を増加できなかったと考えた。また, ダケカンバとウダイカンバは, 地上部よりも地下部を優先して成長させた可能性もある(3)。シラカンバとダケカンバは, 対照区と比較して LMA を変化させずに個葉面積が増加したことから, 面積あたりの炭素量は変えずに, 個葉の炭素量が増加していると考えた。よってシラカンバとダケカンバは, 個葉を大きくし, さらに現存着葉数を増やすことにより, 着葉量を増加させていると考えられる。

本研究の結果, シラカンバとダケカンバで高 CO₂ 環境下での伸長成長量および着葉量の増加が確認された。また, ウダイカンバで高 CO₂ 処理に対する応答が小さかったことや, シラカンバとダケカンバで高 CO₂ 区における着葉数増加の要因が異なることから, 類似のカンバ類 3 種にも高 CO₂ 処理に対する応答には樹種間差が存在し, シラカンバでは顕著であったことがわかった。今後の課題として, 光合成産物の増加に伴う器官毎の動態変化を考える上で, CO₂ のシンク先となる地下部も考慮に入れる必要があると考えられる。高 CO₂ 環境下での根の動態を調べることにより, 地上部に加えて地下部の動態を加味しながら, 今後も高 CO₂ 環境下における樹木の成長応答について解明していきたい。

謝辞

本研究は, 日本学術振興会の新学術領域研究(21114008)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. (2010) Photosynthetic responses of birch and alder saplings grown in a free air CO₂ enrichment system in northern Japan. *Trees* **22**: 437-447

(2) Hensel L., Grbic V., Baumgarten D. A. & Bleecker A. B. (1993) Developmental and Age-Related Processes That Influence the Longevity and Senescence of Photosynthetic Tissues in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* **5**:553-564

(3) 藤村好子, 坂上幸雄 (1986) カンバ類 3 種苗木の成長の季節変化(II). 日林北支論, **34**: 160-162

(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) 菊沢喜八郎 (1978) 数種広葉樹の葉の生存曲線. 日本林学会論文集, **89**:187-188

(6) Kikuzawa, K (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* **61**: 2133-2139

(7) 熊田ヒロ子 (1984) シラカンバとダケカンバの枝条形成及び樹体形成の諸特性. 北海道大学大学院造林学教室 修士論文

(8) Mao QZ., Watanabe M., and Koike T. (2010) Growth characteristics of two promising tree species for afforestation, birch and larch in the northeastern part of Asia. *Eurasian J. For. Res.* **13** (in press)

(9) 渡辺 誠ら (2010) 開放系大気 CO₂ 増加(FACE)施設で育成したカンバ類 3 種の光合成活性. 日林北支論. **59** (本号)

表-1 シラカンバ・ダケカンバ・ウダイカンバの器官量の変化

	樹種	対照区	高CO ₂ 区	ANOVA
伸長成長量 (cm)	シラカンバ	67.4(4.3)	117.0(18.3)	***
	ダケカンバ	46.5(2.2)	79.9(4.7)	***
	ウダイカンバ	59.1(5.8)	68.8(4.4)	n.s.
積算出葉数 (枚)	シラカンバ	67.7(7.8)	98.9(31.0)	n.s.
	ダケカンバ	31.4(2.6)	32.4(2.9)	n.s.
	ウダイカンバ	31.6(5.1)	34.6(9.9)	n.s.
個葉面積 (cm ² /枚)	シラカンバ	63.7(8.3)	106.0(7.5)	***
	ダケカンバ	39.6(7.3)	68.6(1.8)	***
	ウダイカンバ	107.9(9.7)	122.6(13.2)	n.s.
LMA (g m ⁻²)	シラカンバ	43.3(2.7)	43.3(3.9)	n.s.
	ダケカンバ	46.3(2.1)	47.0(1.7)	n.s.
	ウダイカンバ	41.6(2.7)	40.9(3.3)	n.s.

LMA, 単位面積当たりの葉乾重量

ANOVA *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, n.s. not significant

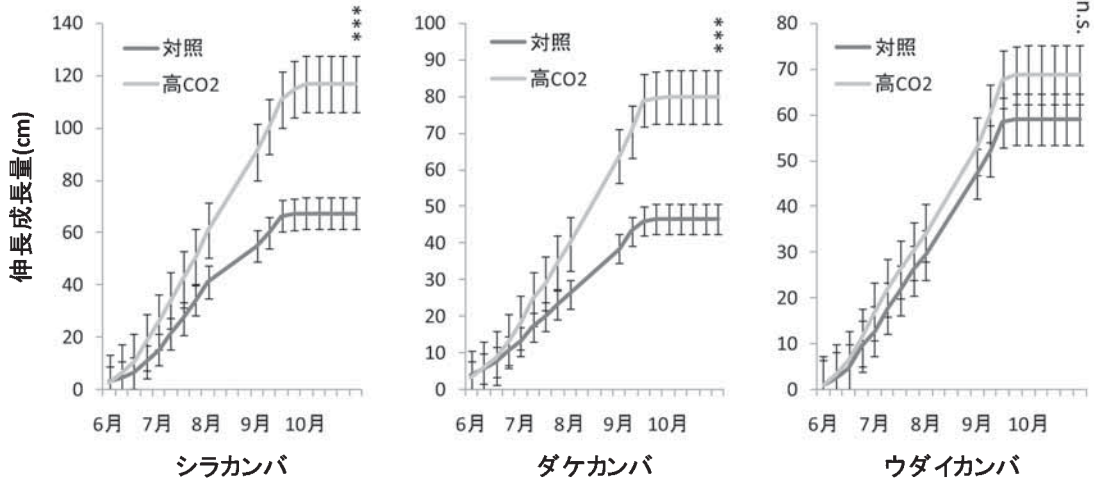
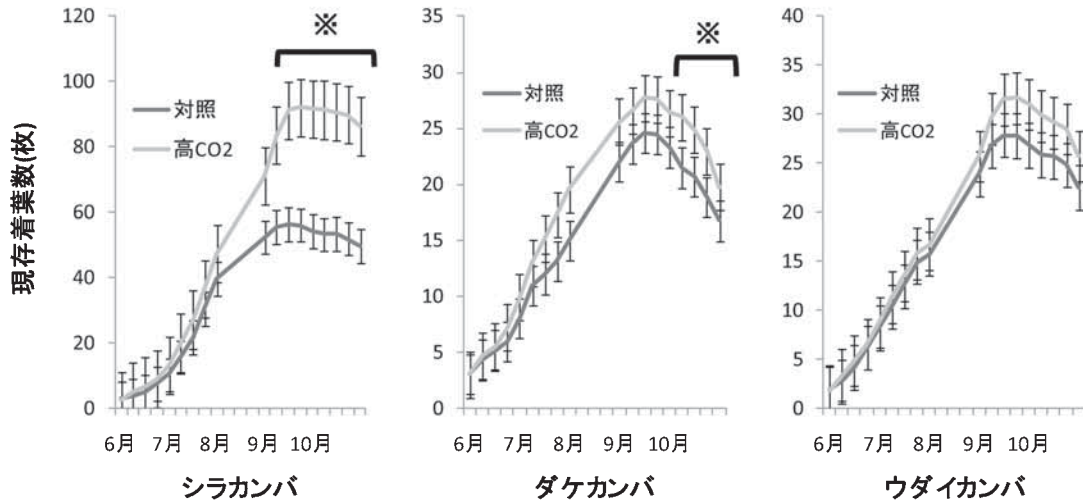


図-1 伸長成長量の変化



※の期間に処理区間で現存葉数の動態に異なる傾向

図-2 現存着葉数の変化

表-2 秋口の現存着葉数

シラカンバ		9月3週	9月4週	10月1週	10月2週	10月3週	10月4週	10月5週
現存着葉数(枚)	対照区	56.3 (4.0)	56.1(3.8)	54.2(3.9)	53.2(3.7)	53.3(4.0)	51.9(3.7)	49.7(4.1)
	高CO ₂ 区	91.3(29.8)	92.0(30.3)	91.6(30.4)	91.4(30.0)	90.8(30.3)	89.9(30.4)	86.3(30.4)
<i>p</i> -value		0.11	0.11	0.09	0.07	0.09	0.09	0.10
ダケカンバ		9月3週	9月4週	10月1週	10月2週	10月3週	10月4週	10月5週
現存着葉数(枚)	対照区	24.6(2.9)	24.5(2.8)	23.3(2.6)	21.5(2.4)	20.7(2.3)	18.9(2.8)	16.8(2.8)
	高CO ₂ 区	27.7(3.0)	27.6(3.2)	26.4(3.0)	26.0(2.9)	24.9(2.9)	22.9(2.2)	19.7(1.1)
<i>p</i> -value		0.20	0.21	0.21	0.09	0.10	0.08	0.10
ウダイカンバ		9月3週	9月4週	10月1週	10月2週	10月3週	10月4週	10月5週
現存着葉数(枚)	対照区	27.9(4.7)	27.8(4.9)	26.8(4.9)	25.9(4.8)	25.7(4.8)	24.8(5.0)	22.6(5.0)
	高CO ₂ 区	31.5(9.3)	31.7(9.2)	31.0(9.1)	29.9(8.8)	29.2(8.8)	28.5(8.8)	25.7(8.2)
<i>p</i> -value		0.58	0.54	0.48	0.49	0.57	0.51	0.63

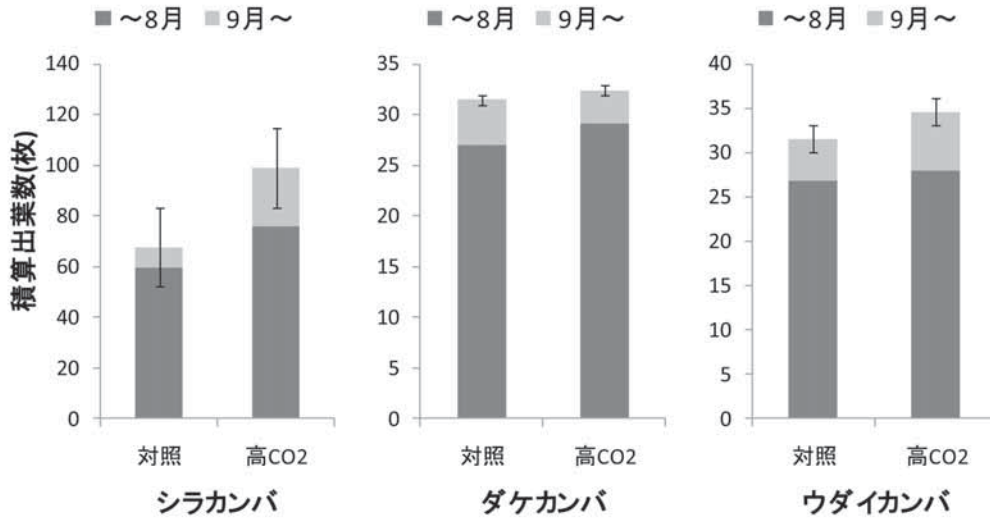


図-3 積算出葉数の変化

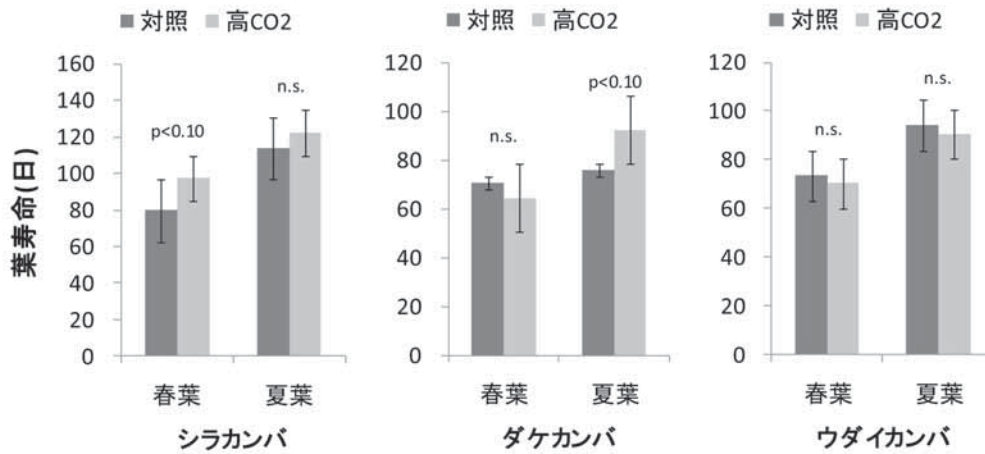


図-4 葉寿命