

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

日本学術振興会特別研究員(北海道大学大学院農学研究院)	渡辺 誠
北海道大学大学院農学院	毛 巧芝・Eka Novriyanti
北海道大学農学部	伊藤 寛剛
株式会社ダルトン	上田 龍四郎
北海道大学北方生物圏フィールド科学センター	高木 健太郎・笹 賀一郎
北海道大学大学院農学研究院	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 CO₂ 濃度が増加し続けている(4)。全球的な炭素循環の予測において, 陸域生態系の CO₂ 増加に対する応答は, 他の要素(例えば土壌分解系や海洋)と比較して不確実性が大きい(4)。したがって, 陸域の炭素循環に大きな役割を果たす森林の高 CO₂ に対する応答の理解は重要である。また, 林業的な観点からも, CO₂ 濃度の増加は木材の生産性や材質に直接関与する要因である。

CO₂ は植物の光合成の基質であるため, 一般に, 大気 CO₂ 濃度の増加によって光合成, さらに樹木の成長の増加が期待できる。しかし, 高 CO₂ 環境に順化した植物では, 光合成の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り, 期待したほど成長が増加しない可能性もある(1, 5)。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, 5)。

カンバ類は北半球の冷温帯-亜寒帯に約 40 種分布し, そのうち日本には約 10 種が分布している(6)。シラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)・ダケカンバ(*Betula ermanii*)・ウダイカンバ(*Betula maximowicziana*)は国内のカンバ類の代表的な樹種であり, 高 CO₂ によるそれらの動態の変化は林業や生態系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 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, 光合成能力を比較検討した。

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) 装置を用いて行った。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, 1 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。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 2 処理区をそれぞれ 3 プロット設けた。2010 年 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⁻² s⁻¹ および 1.2-1.5 kPa とした。純光合成速度-葉内 CO₂ 濃度曲線(A/C_i)を作成し, 最大カルボキシル化速度(V_{cmax})と最大電子伝達速度(J_{max})を算出した(3)。ガス交換速度の測定後, リーフパンチでリーフディスクを採取し, LMA および窒素含量の測定に供試した。窒素含量は NC アナライザー(NC-1000, 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, CO₂ と土壌の影響を検定した。なお p<0.05 で有意差有りとした。

結果

シラカンバとダケカンバの育成 CO₂ 濃度における純光合成速度(A_{growth})は, 高 CO₂ 区において対照区と比較して, 有意に増加した(表-1)。ウダイカンバの V_{cmax}, J_{max} および単位面積あたりの窒素含量(N_{area})は高 CO₂ 条件で有意に低下した。ダケカンバの LMA は火山灰土において有意に増加したが, その他の光合成に関連するパラメータおよびシラカンバとウダイカンバのすべてのパラメータに対して, 土壌の違いによる有意な影響および CO₂ と土壌の有意な交互作用は認められなかった。図-1 に N_{area} と A_{growth} の関係を示す。いずれの樹種においても, N_{area} の増加に伴って A_{growth} が増加する傾向を示し, 同じ N_{area} では高 CO₂ 条件の方が A_{growth} が高かった。

考察

ウダイカンバでは高 CO₂ による A_{growth} の有意な増加が認められなかった。すなわち光合成のダウンレギュレーションが引き起こされた。この時, 気孔コンダクタンスに対して高 CO₂ の有意な影響は認められず, V_{cmax} や J_{max} が高 CO₂ で有意に低下したことから, ウダイカンバにおける光合成のダウンレギュレーションは気孔閉鎖に伴う葉内 CO₂ 濃度の低下ではなく, 葉緑体における光合成活性の低下によるものだと考えられる。一方で, シラカンバおよびダケカンバでは光合成のダウンレギュレーションは認められなかった。これらの結果より, 同じカンバ類の中でも高 CO₂ に対する光合成の応答には樹種間差異が

Makoto WATANABE (JSPS Research fellow, Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Qiaozhi MAO, Eka NOVRIYANTI (Graduate school of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Hirotaka ITO (Department of Forest Science, 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)

Photosynthetic activity of 3 birches grown under free air CO₂ enrichment system

表-1 シラカンバ・ダケカンバ・ウダイカンバの光合成特性

	樹種	対照区		高CO ₂ 区		ANOVA		
		褐色森林土	火山灰土	褐色森林土	火山灰土	CO ₂	Soil	CO ₂ ×Soil
<i>A_{growth}</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	シラカンバ	16.3 (3.9)	13.7 (2.4)	18.7 (3.0)	17.7 (1.9)	**	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	18.1 (3.4)	15.1 (3.4)	20.1 (1.3)	21.7 (1.4)	**	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	14.1 (3.7)	13.6 (2.6)	11.2 (2.9)	15.3 (1.7)	n.s.	n.s.	n.s.
<i>G_s</i> ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	シラカンバ	0.34 (0.14)	0.37 (0.15)	0.40 (0.14)	0.43 (0.13)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	0.48 (0.13)	0.42 (0.15)	0.37 (0.07)	0.38 (0.10)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	0.36 (0.15)	0.27 (0.10)	0.30 (0.18)	0.35 (0.06)	n.s.	n.s.	n.s.
<i>V_{cmax}</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	シラカンバ	77.0 (24.2)	56.0 (12.2)	61.5 (11.4)	56.5 (6.4)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	72.6 (12.5)	62.7 (13.4)	65.2 (6.5)	72.0 (8.9)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	59.5 (17.5)	60.8 (12.6)	34.7 (7.9)	48.5 (8.6)	**	n.s.	n.s.
<i>J_{max}</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	シラカンバ	126.9 (26.0)	107.3 (17.9)	114.0 (14.1)	110.6 (12.2)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	134.2 (22.1)	122.7 (19.9)	127.2 (10.3)	136.7 (19.2)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	101.0 (19.7)	103.3 (18.3)	63.7 (18.1)	94.9 (21.7)	*	n.s.	n.s.
LMA (g m^{-2})	シラカンバ	43.3 (4.8)	41.7 (6.8)	43.3 (6.8)	39.0 (5.7)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	46.3 (3.8)	52.1 (7.2)	47.0 (2.9)	50.7 (4.1)	n.s.	*	n.s.
	ウダイカンバ	41.6 (4.8)	43.0 (4.9)	40.9 (5.7)	43.9 (3.5)	n.s.	n.s.	n.s.
<i>N_{area}</i> (g m^{-2})	シラカンバ	1.2 (0.2)	1.2 (0.2)	1.1 (0.2)	1.1 (0.2)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	1.4 (0.2)	1.5 (0.2)	1.2 (0.2)	1.5 (0.1)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	1.1 (0.1)	1.1 (0.2)	0.8 (0.1)	1.0 (0.2)	**	n.s.	n.s.

A_{growth}, 育成 CO₂ 濃度における純光合成速度; *G_s*, 気孔コンダクタンス; *V_{cmax}*, 最大カルボキシル化速度; *J_{max}*, 最大電子伝達速度; LMA, 単位面積あたりの葉乾重量; 単位面積あたりの窒素含量
ANOVA * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns 有意差無し

あることが明らかになった。

A_{growth} と *N_{area}* の関係を検討した結果(図-1), いずれの樹種においても, 葉の窒素含量が同じであれば高 CO₂ 区において *A_{growth}* が高くなるという傾向が認められた。すなわち, ウダイカンバにおける光合成のダウンレギュレーションは葉内窒素含量の低下に起因するものであると考えられる(2)。なお, 同じ CO₂ 濃度(例えば 500 ppm)における純光合成速度と窒素含量の関係に対して, 対照区と高 CO₂ 区の違いは見られなかった事より(データ示さず), 光合成への窒素利用効率は低下していなかったと考えられる。

本研究の結果, 類似した成長特性を持つカンバ類 3 種の中でも光合成の高 CO₂ に対する応答には樹種間差異が存在することが明らかになった。今後は樹体における窒素の利用や根の調査等を行い, これら光合成応答における樹種間差異が生じた原因を調査したいと考えている。

謝辞

本研究は, 日本学術振興会の特別研究員奨励費(代表: 渡辺誠)と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 CO₂ 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,

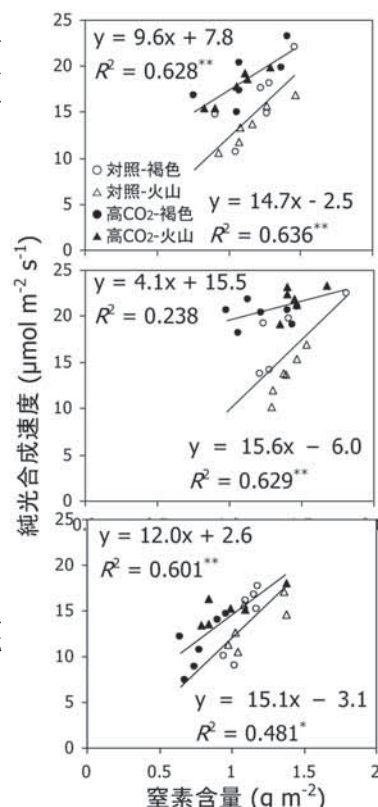


図-1 葉の窒素含量と純光合成速度の関係。上: シラカンバ, 中: ダケカンバ, 下: ウダイカンバ。各 CO₂ 処理区で土壤処理をプールして回帰した。

carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO₂ across four free-air CO₂ enrichment experiments in forest, grassland and desert. *Glob. Chang. Biol.* **10** : 2121-2138

(3) Farquhar GD., von Caemmerer S. and Berry JA. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ 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) Karnosky DF., Pregitzer KS., Zak DR., Kubiske ME., 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
 (6) 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.* **13-2**, 69-76