

高 CO<sub>2</sub> および高 O<sub>3</sub> 下におけるカンバ類 3 種の成長

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研究院

稲田 直輝

渡辺 誠

斎藤 秀之・渋谷 正人・小池 孝良

## はじめに

対流圏(地表～11km)のオゾン(O<sub>3</sub>)は光化学オキシダントの主要成分であり、大気汚染物質として知られている(7)。O<sub>3</sub>は主に窒素酸化物(NO<sub>x</sub>)や揮発性有機化合物を原因物質として光化学反応により生成される。近年これら原因物質の大気中の濃度が化石燃料の大量消費などにより北半球を中心に増加し、結果的に対流圏 O<sub>3</sub> 濃度も増加している(7)。O<sub>3</sub>は葉の気孔を通して植物体内に侵入することで内部に酸化ストレスを与える。高濃度の O<sub>3</sub>は葉に可視的な障害をもたらすが、可視障害を与えない程度の O<sub>3</sub>でも、光合成速度の低下や乾物成長低下を引き起こすことが報告されている(10)。

近年化石燃料の大量消費などにより、大気中の二酸化炭素(CO<sub>2</sub>)は増加の一途をたどっている(4)。森林は陸域の炭素循環において重要な役割を果たすため、高 CO<sub>2</sub> 環境下での森林による CO<sub>2</sub> の固定能力を明らかにすることは、今後の生産性の予測、さらには CO<sub>2</sub> の固定・貯留機能を向上させるための重要な知見となる。CO<sub>2</sub> は植物の光合成の基質であるため、高 CO<sub>2</sub> によって光合成速度や成長の促進が期待できる。しかし、高 CO<sub>2</sub> 環境下に順化した植物はダウンレギュレーションと呼ばれる光合成能力の低下を起こす可能性が指摘されている(1)。

O<sub>3</sub> や CO<sub>2</sub> が樹木へ与える影響には樹種間差があることが知られている(5)。高 CO<sub>2</sub> 環境では一般に気孔が閉鎖気味になるので O<sub>3</sub> の取り込みが抑制されると予測される。一方で高 CO<sub>2</sub> は O<sub>3</sub> による成長や光合成の低下を代償するような、補償成長を促すという報告もある(8)。しかし、国内の樹木に対する O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> の複合影響については研究例が少なく、冷温帯樹種を対象とした研究は特に限られている。シラカンバ、ダケカンバ、ウダイカンバは北海道の代表的な落葉広葉樹であり(6)、将来予測される環境下でのこれら先駆種の動態は森林に与える影響も大きいと考えられる。近縁種であるこれら 3 樹種の O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> に対する応答能力に樹種間差が存在するならば、将来の裸地などでの更新にも影響を与えるであろう。そこで、上記のカンバ類 3 種を対象樹種として、高 CO<sub>2</sub> 環境での O<sub>3</sub> による成長低下の抑制、光合成産物の分配の変化および補償成長の有無、ならびにそれらの樹種間差を明らかに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札幌研究林実験苗畑に設置されたオープントップチャンバー(OTC)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年生苗木を7リットルポットに植栽し、1成長期間育成した。植栽土壌は鹿沼土と赤球土を1:1で混ぜたものを用いた。対照区(CO<sub>2</sub>無付加, 370-380 ppm)、高 CO<sub>2</sub> 区 (600 ppm)、高 O<sub>3</sub> 区(60ppb 10～17時の7時間)、高 CO<sub>2</sub>+O<sub>3</sub> 区の4処理区をそれぞれ4反復設けた。暴露前処理として、活性炭フィルターによって O<sub>3</sub> を除去した空気を用いた。CO<sub>2</sub> の暴露は制御が安定した7月1日から、O<sub>3</sub> の暴露は7月20日から行い、10月上旬まで続けた。各月の終わりに樹高、幹直径、葉数を測定した。2010年9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。測定中の葉温と光量子束密度は、それぞれ 26-28°C と 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> に設定し、飽差は 1.2-1.5 kPa であった。純光合成速度-葉内 CO<sub>2</sub> 濃度曲線(A/C<sub>i</sub>)を作成し、最大カルボキシル化速度(V<sub>cmax</sub>)と最大電子伝達速度(J<sub>max</sub>)を算出した(2)。また、育成 CO<sub>2</sub> 条件における純光合成速度(A<sub>growth</sub>)と気孔コンダクタンス(G<sub>s</sub>)を求めた。10月上旬に堀取りを行い、植物体を葉、枝、幹、根の各器官に分けた後、70°Cで60時間乾燥し、乾重量を測定した。統計解析として二元配置分散分析を用い、O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> の単独影響および両処理の複合影響を検定した。なお p < 0.05 で有意差ありとし、p < 0.1 で傾向ありとした。

## 結果

表-1 に掘り取り時の樹高・幹直径成長量、乾重量、葉数を、表-2 に光合成特性の各パラメータを示す。また図-1 に葉数の推移を示す。

シラカンバの A<sub>growth</sub> は高 O<sub>3</sub> 条件で増加傾向を示した。また、高 CO<sub>2</sub> 条件では個体乾重量と A<sub>growth</sub> が有意に増加し、根乾重量が増加傾向にあった。樹高、幹直径成長量、総出葉数、G<sub>s</sub>、V<sub>cmax</sub> および J<sub>max</sub> に高 O<sub>3</sub> あるいは高 CO<sub>2</sub> による有意な影響は見られなかった。

ダケカンバの総出葉数は高 O<sub>3</sub> 条件で有意に低下したが、幹直径成長量は増加傾向を示した。葉数、G<sub>s</sub> および 7月30日と掘り取り時における葉数は高 O<sub>3</sub> 条件で低下

傾向にあった。高 CO<sub>2</sub> 条件で樹高成長量が有意に低下し、幹直径成長量は低下傾向にあった。A<sub>growth</sub> は高 CO<sub>2</sub> 条件で有意に増加した。個体乾重量、根乾重量、V<sub>cmax</sub> および J<sub>max</sub> に高 O<sub>3</sub> あるいは高 CO<sub>2</sub> による有意な影響は見られなかった。

ウダイカンバのいずれのパラメータに対しても高 O<sub>3</sub> による有意な影響は見られなかった。高 CO<sub>2</sub> 条件では幹

直径成長量が有意に増加し、個体乾重量、掘り取り時の葉数が増加傾向にあった。樹高成長量、根乾重量、総出葉数およびすべての光合成特性に高 CO<sub>2</sub> による有意な影響は見られなかった。

O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> の有意な交互作用はどの樹種においても認められなかった。

表-1 シラカンバ、ダケカンバ、ウダイカンバの樹高・肥大成長量、乾重量、葉数

	樹種	対照	高O <sub>3</sub>	高CO <sub>2</sub>	高CO <sub>2</sub> +O <sub>3</sub>	ANOVA		
						O <sub>3</sub>	CO <sub>2</sub>	O <sub>3</sub> ×CO <sub>2</sub>
樹高成長量 (cm)	シラカンバ	31.1 (1.7)	30.9 (6.1)	32.4 (5.7)	30.6 (3.6)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	23.2 (2.1)	22.9 (1.7)	20.0 (1.0)	21.2 (0.8)	n.s.	**	n.s.
	ウダイカンバ	19.6 (4.0)	21.8 (7.1)	19.4 (4.8)	18.8 (1.3)	n.s.	n.s.	n.s.
肥大成長量 (cm)	シラカンバ	2.6 (0.2)	2.7 (0.2)	2.9 (0.2)	2.9 (0.6)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	2.4 (0.2)	2.5 (0.2)	2.2 (0.2)	2.4 (0.1)	•	•	n.s.
	ウダイカンバ	2.0 (0.4)	2.2 (0.2)	2.7 (0.2)	2.7 (0.3)	n.s.	**	n.s.
個体乾重量 (g)	シラカンバ	28.6 (4.4)	28.0 (2.2)	31.4 (1.0)	32.4 (5.0)	n.s.	•	n.s.
	ダケカンバ	19.9 (3.1)	19.7 (1.5)	20.9 (1.3)	19.5 (2.2)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	31.3 (8.9)	29.1 (1.3)	35.6 (0.5)	35.8 (4.5)	n.s.	•	n.s.
根乾重量 (g)	シラカンバ	17.4 (3.7)	17.0 (1.2)	21.5 (3.7)	20.8 (4.3)	n.s.	*	n.s.
	ダケカンバ	13.1 (2.5)	13.2 (1.1)	14.6 (1.5)	14.1 (1.8)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	20.1 (3.6)	17.0 (2.8)	20.7 (0.5)	21.1 (2.9)	n.s.	n.s.	n.s.
葉数 (枚)	シラカンバ	37.4 (10.2)	45.9 (2.5)	40.4 (1.9)	35.1 (4.4)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	22.8 (4.4)	13.8 (14)	16.2 (3.4)	13.2 (11.7)	•	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	24.2 (7.9)	19.5 (5.1)	29.4 (1.2)	28.9 (6.7)	n.s.	•	n.s.
総出葉数 (枚)	シラカンバ	96.8 (10.5)	96.7 (3.5)	98.3 (8.3)	92.4 (8.2)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	83.4 (16.4)	73.3 (13.3)	78.7 (10.0)	70 (12.6)	*	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	81.1 (11.9)	77.2 (10.0)	81.1 (3.3)	87.4 (18.3)	n.s.	n.s.	n.s.

ANOVA, \*\*p<0.01, \*p<0.05, •p<0.1, ns not significant ()内は標準偏差を示す。

表-2 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	高O <sub>3</sub>	高CO <sub>2</sub>	高CO <sub>2</sub> +O <sub>3</sub>	ANOVA		
						O <sub>3</sub>	CO <sub>2</sub>	O <sub>3</sub> ×CO <sub>2</sub>
A <sub>growth</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	シラカンバ	8.8 (2.3)	9.9 (1.9)	11.1 (1.7)	13.5 (0.9)	•	**	n.s.
	ダケカンバ	12.5 (3.0)	11.2 (13.7)	17.5 (2.7)	15.4 (1.5)	n.s.	**	n.s.
	ウダイカンバ	5.8 (2.0)	5.7 (1.5)	5.7 (1.8)	5.8 (1.3)	n.s.	n.s.	n.s.
G <sub>s</sub> (mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	シラカンバ	0.18 (0.06)	0.20 (0.07)	0.16 (0.04)	0.22 (0.02)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	0.34 (0.06)	0.25 (0.10)	0.36 (0.07)	0.30 (0.03)	•	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	0.16 (0.08)	0.15 (0.08)	0.17 (0.03)	0.17 (0.11)	n.s.	n.s.	n.s.
V <sub>cmax</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	シラカンバ	39.2 (9.6)	42.3 (8.4)	40.2 (5.8)	44.4 (2.7)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	59.0 (11.3)	59.4 (20.2)	60.6 (8.1)	55.3 (11.6)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	24.3 (7.1)	22.6 (4.5)	20.3 (2.4)	20.7 (8.8)	n.s.	n.s.	n.s.
J <sub>max</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	シラカンバ	72.3 (14.1)	77.7 (16.1)	73.8 (9.4)	84.3 (6.6)	n.s.	n.s.	n.s.
	ダケカンバ	115.3 (15.6)	108.7 (23.9)	114.9 (13.9)	108.7 (9.8)	n.s.	n.s.	n.s.
	ウダイカンバ	54.7 (13.5)	46.7 (6.1)	47.0 (3.9)	49.8 (14.7)	n.s.	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  
ANOVA \*\*p<0.01, \*p<0.1, n.s. not significant ()内は標準偏差を示す。

考察

シラカンバについては O<sub>3</sub> による成長抑制の影響は見られなかったことより、O<sub>3</sub> に対して感受性が低いと考えられた。高 CO<sub>2</sub> 条件では光合成速度が上がり、光合成生産物は根へ多く投資したと考えられる。ダケカンバの乾重量は処理区間であり差が見られなかった。高 O<sub>3</sub> 条件では肥大成長の増加傾向や葉数、総出葉数の低下傾向が見られたことより、光合成生産物を出葉や葉の寿命を保つことよりも肥大成長へ投資していたと考えられる。葉量低下やわずかであるが光合成速度の低下が見られたことから、O<sub>3</sub> による負の影響が起こる可能性があると考えた。高 CO<sub>2</sub> 条件では個葉の光合成速度が有意に増加していたにもかかわらず重量には大きな変化が見られず、総出葉数・葉数に変化が見られなかったことから、ダケカンバは高 CO<sub>2</sub> 条件で葉数が増加させる代わりに光合成能力が高い葉を出すと考えた。さらに高 CO<sub>2</sub> 条件では光合成生産物を樹高・肥大成長よりも他の器官へ投資する傾向があった。このようにダケカンバでは O<sub>3</sub> 処理と CO<sub>2</sub> 処理で、光合成生産物の投資の仕方に違いが見られた。ウダイカンバの光合成能力は高 O<sub>3</sub> 条件でも変わらず、乾重量の低下も見られなかったことより、O<sub>3</sub> に対して感受性が低いと考えられた。一方で、高 CO<sub>2</sub> 条件においても A<sub>growth</sub> の増加が認められなかったことから光合成のダウンレギュレーションが起こったと考えられる(3)。しかし個体乾重量は高 CO<sub>2</sub> 条件で増加していた。一方で葉数の推移から高 CO<sub>2</sub> 区で落葉が遅くなった。したがって、高 CO<sub>2</sub> 区では葉の寿命が延びることによって光合成のダウンレギュレーションが補償されたと考えられる。ダウンレギュレーションの起こった時期を特定するには処理開始からの定期的な測定が必要である。また光合成生産物は高 CO<sub>2</sub> 条件において樹高成長より肥大成長に投資する傾向があった。

Watanabe ら(9)は、O<sub>3</sub> によるブナ稚樹の成長低下が高 CO<sub>2</sub> で抑制されただけでなく、高 O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> の複合処理区において、高 CO<sub>2</sub> 単独処理区よりも個体乾重量が 64% 増加したことを報告した。この補償成長はシュートの二次フラッシュによってもたらされた。一方で、本研究ではいずれの樹種・パラメータに対しても O<sub>3</sub> と高 CO<sub>2</sub> の有意な交互作用は見られず、補償成長も見られなかった。したがって、O<sub>3</sub> と高 CO<sub>2</sub> は相加的に作用したと考えられた。

O<sub>3</sub> の成長への負の影響はダケカンバでのみ見られ、シラカンバとダケカンバでは検出されなかった。これより同じカンバ類の中でも O<sub>3</sub> の影響に対して樹種間差があることが示された。ダケカンバで O<sub>3</sub> の影響が顕著だった原因として、O<sub>3</sub> 吸収量の違いが考えられる。一般に O<sub>3</sub> の吸収速度は気孔コンダクタンスに比例すると考えられている(2)。処理を行っていない対照区におけるダケカンバの気孔コンダクタンスは他の 2 樹種に比べて大きいため、たとえ暴露した O<sub>3</sub> の濃度が同じでも、葉内に吸収された O<sub>3</sub> の量がダケカンバで多かった可能性がある。その結果として、オゾン感受性の樹種間差異が見られたと考えた。高 CO<sub>2</sub> への応答として、ウダイカンバでのみ光合成のダウンレギュレーションが見られた。これは渡辺ら(11)の報告と一致する。渡辺ら(11)はウダイカンバで光合

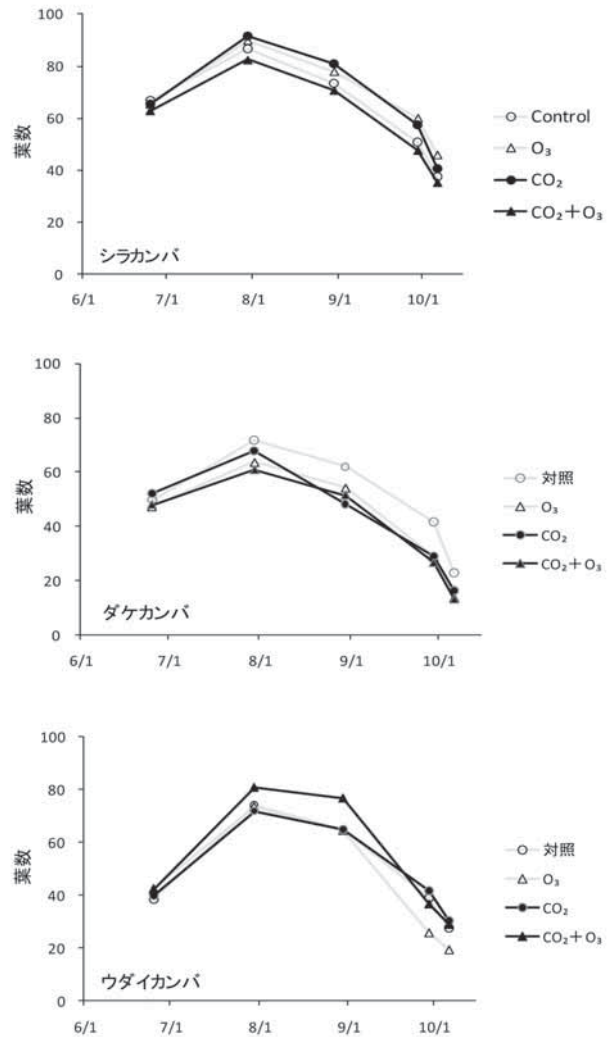


図-1 各月ごとの苗木の葉数の推移

成のダウンレギュレーションが起こった原因として、葉の窒素濃度の低下を指摘しており、本研究においても高 CO<sub>2</sub> 条件でウダイカンバの葉の窒素濃度が低下していた可能性がある。シラカンバでは光合成速度の増加に伴う形で乾重量の増加が見られたが、ダケカンバでは光合成速度の増加と乾物成長は一致しなかった。これよりカンバ類 3 種でも CO<sub>2</sub> の影響に対して樹種間差があることが示された。このように O<sub>3</sub> に対する応答、CO<sub>2</sub> に対する応答には同じカンバ類という近縁種間でも樹種間差異が存在することが分かった。

本研究では予想に反して O<sub>3</sub> の成長に対する負の影響が小さかった。これには OTC 設立段階での O<sub>3</sub> 制御に予定以上の時間がかかったため O<sub>3</sub> の付加開始が遅れたことも影響していると思われる。付加開始時にはどの樹種も春葉が完全展開しており、夏葉も開葉し始めていて、O<sub>3</sub> の影響を、特に春葉があまり影響を受けなかった可能性がある。今後は O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> とを成長初期から付加した長期的な実験系で、窒素含量や葉の寿命、養分動態の調査、気孔開度の定期的な調査を行い、O<sub>3</sub> と CO<sub>2</sub> の複合影響がカンバ類へ及ぼす影響を明確にしたいと考えている。

### 謝辞

本研究は、日本学術振興会・科学研究費（基盤研究 B, 新学術領域）の支援を得た。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) Emberson L.D., Wieser G. and Ashmore M.R. (2000) Modelling of stomatal conductance and ozone flux of Norway spruce: comparison with field data. *Environ. Pollut.* **109**: 393-402.
- (3) Farquhar G.D., von Caemmerer S. and Berry J.A. (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 IPCC* Cambridge Univ Press, Cambridge, U.K. 996 pp.
- (5) 伊豆田 猛 (2006) 植物と環境ストレス, コロナ社, 14, 15pp.
- (6) Mao Q., 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).
- (7) 酸性雨研究センター (2006) 増え続ける対流圏オゾンの脅威, 26pp.
- (8) Volin J.C. and Reich P.B. (1996) Interaction of elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on growth, photosynthesis and respiration of three perennial species grown in low and high nitrogen. *Physiol. Plant.* **97**: 674-684.
- (9) Watanabe M., Umemoto-Yamaguchi M., Koike T. and Izuta T. (2010) Growth and photosynthetic response of *Fagus crenata* seedlings to ozone and/or elevated carbon dioxide. *Landscape Ecol. Eng.* **6**: 181-190.
- (10) 渡辺 誠 (2009) 対流圏オゾン濃度の上昇が森林を衰退させている? 北の森づくり Q&A, 北方林業会 30pp.
- (11) 渡辺 誠, 毛 巧芝, Novriyanti E., 伊藤 寛剛, 上田 龍四郎, 高木 健太郎, 笹 賀一郎, 小池 孝良 (2011) 開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加(FACE)施設で育成したカンバ類 3 種の光合成活性. 日本森林学会北海道支部論文集 **59** (印刷中)