

【解 説】

貧栄養条件で栽培したグイマツ雑種 F₁ の高 CO₂ に対する応答渡辺 誠^{*1}・来田 和人²・渡邊 陽子³・北岡 哲⁴・宇都木 玄⁴・小池 孝良¹

はじめに

グイマツ雑種 F₁ は母樹をグイマツ、花粉親をカラマツとする雑種で、北海道のカラマツ造林において問題となってきた、野鼠害や病害への抵抗性向上を目的とした種間交雑育種によって選抜された。優良家系では炭素固定能や材質の優れたものも明らかになってきている (Kita et al. 2009)。2008 年 7 月 7~9 日に開催された北海道洞爺湖サミットの記念植樹に用いられた事からも、グイマツ雑種 F₁ は北海道だけでなく世界的にも林業や温暖化対策に期待が寄せられている樹種と言えるだろう (小池 2008)。また、カラマツ属は栄養条件が乏しい、いわゆる「やせ地」においても生育が可能であるとされる (Zhang et al. 2000 ; Ryu et al. 2009 ; Watanabe et al. 2012)。

非常に成長が早いことで知られるグイマツ雑種 F₁ であるが、それでも植栽から成熟するまでに、数十年の長い年月が必要であり、その間に様々な無機環境が変化していく事が予想される。実際に産業革命以降、化石燃料の消費拡大に代表される人間活動の活発化に伴って、森林樹木を取り巻く環境は劇的に変化してきた。その中でも大気 CO₂ 濃度の増加は、最も重要な環境変化の一つである。18 世紀から 19 世紀にかけて起こった産業革命以前は、およそ 280 μmol mol⁻¹ (ppm) で安定していた大気 CO₂ 濃度が、現在は 400 ppm 近くまで増加している (IPCC 2007)。さらに近年、アジア地域を中心とした急速な経済発展 (= 化石燃料の消費拡大) に伴い、大気 CO₂ 濃度の増加速度が加速しており、今世紀末には現在の 2 倍である 800 ppm に達するという予測もある (IPCC 2007)。したがって、大気 CO₂ 濃度の増加がグイマツ雑種 F₁ の生産性に与える影響を理解することは、将来にわたるグイマツ雑種 F₁ の安定利用を考える上で極めて重要であると考えられる。

高 CO₂ 環境でグイマツ雑種 F₁ の成長は増加するのか？

光合成は植物の生産性を決定する最も重要な生理機能である。そのため、光合成の高 CO₂ に対する応答の解明は、個体の成長ひいては群落の生産量を理解する上で重要である。CO₂ は光合成反応の基質であるため、一般に CO₂ 濃度の増加とともに光合成速度は増加する。しかし、実験的に高 CO₂ 環境で植物を数週間から数か月間栽培すると、当初高かった光合成速度が徐々に低下していく事がある (Koike et al. 2000 ; Ainsworth and Long 2005)。この現象を「光合成の負の制御 (Down regulation of photosynthesis)」と呼ぶ。このような光合成の負の制御が、樹木においても引き起こされる可能性がある為、将来の高 CO₂ 環境において、森林の生産量がどれくらい増加するのか、推定する事が難しくなっている (IPCC 2007)。

光合成の負の制御が起こる原因として、(1) 葉における窒素などの養分濃度の低下や、(2) CO₂ の増加に伴って増加した光合成産物 (炭水化物) が、根や幹といった他の器官に十分輸送されず、葉にデンプンなどの形態で過剰蓄積する事、が考えられている (小池 2006 ; Lambers et al. 2008)。一方で、このような高 CO₂ に伴う光合成の負の制御の有無には樹種間差異がある (Eguchi et al. 2008)。また、光合成の負の制御は貧栄養な土壌条件で起こりやすいことが知られている (Eguchi et al. 2004, 2008 ; Ainsworth and Long 2005)。したがって、特に養分条件が厳しい場所にグイマツ雑種 F₁ を用いる際には、近い将来において高 CO₂ に伴う光合成の負の制御が問題となる可能性も考えられる。

このような背景を元に、我々は貧栄養環境におけるグイマツ雑種 F₁ の高 CO₂ に対する応答を調査した。本稿で

*E-mail: nab0602@for.agr.hokudai.ac.jp

¹ わたなべ まこと、こいけ たかよし 北海道大学大学院農学研究院² きた かずひと 北海道立総合研究機構林業試験場³ わたなべ ようこ 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター⁴ きたおか さとし、うつぎ はじめ 森林総合研究所

は、その研究成果として Tree Physiology 誌に掲載された論文 (Watanabe et al. 2011) を紹介する。

グイマツ雑種 F₁ 苗に対する CO₂ 付加実験

苗木の栽培と処理条件

実験は森林総合研究所北海道支所に設置された自然光型環境調節室 (気温: 昼 25°C/夜 16°C) を用いた。鹿沼土と赤玉土の混合土壌 (1:2) を詰めたポットにグイマツ雑種 F₁ (品種: グリーム) の 2 年生の挿し木苗を植栽し、CO₂ 濃度 360 ppm (対照区、20 世紀後半を想定) と 720 ppm (高 CO₂ 区、21 世紀後半を想定) の環境で 139 日間 (2008 年 5 月 30 日~10 月 16 日) 栽培した。栽培期間中の施肥を最小限にとどめる事で貧栄養状態を維持した。実験終了時における土壌の窒素濃度は 0.08 % だった。さらに、CO₂ 濃度の増加とともに現在問題となっている大気からの窒素沈着を想定して、各ガス処理区の半分の個体を対象に年間 1 ヘクタール当たり 30 kg に相当する窒素を硫酸アンモニウム [(NH₄)₂SO₂] 水溶液の形態で土壌に添加した。なお、本稿の図中では窒素を添加しなかった処理区を -N、添加した処理区を +N と表記する。この窒素添加によってグイマツ雑種 F₁ の高 CO₂ に対する応答が変化するかどうか、について着目した。

光合成の高 CO₂ に対する応答

CO₂ 付加開始から 118 日目に測定した、針葉の葉内 CO₂ 濃度と純光合成速度の関係を図-1 に示す。高 CO₂ 区で栽培したグイマツ雑種 F₁ の光合成速度は対照区と比較して大きく低下し、育成している CO₂ 条件では純光合成速度に有意な違いは見られなかった。また、これらの曲線関係から推定できる、葉緑体における光合成活性を示すパラメーターである最大カルボキシレーション速度や最大電子伝達速度、そして針葉のクロロフィル含量に関しては、高 CO₂ 条件で有意に低下した。すなわちグイマツ雑種 F₁ においても、高 CO₂ 処理によって光合成の負の制御が認められた。

このような光合成の負の制御は、どのような原因で引き起こされたのだろうか? 先述のとおり、光合成の負の制御の原因として、葉における養分欠乏あるいはデンプンの過剰蓄積が考えられている。そこで光合成の主要な律速要因として知られている窒素の葉における含量とデンプン含量に関して、光・CO₂ 飽和時の純光合成速度との関係を検討したところ、純光合成速度は窒素含量との間に処理区を通じた有意な正の相関が認められた (図-2a)

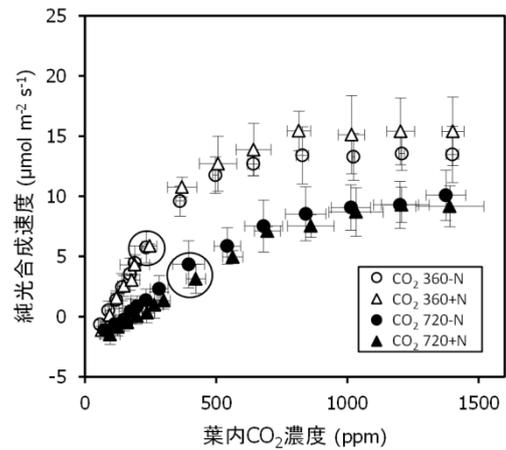


図-1 葉内 CO₂ 濃度と純光合成速度の関係
図中の丸で囲まれたプロットは育成 CO₂ 条件 (対照区 360 ppm, 高 CO₂ 区 720 ppm) で測定された値を示す。

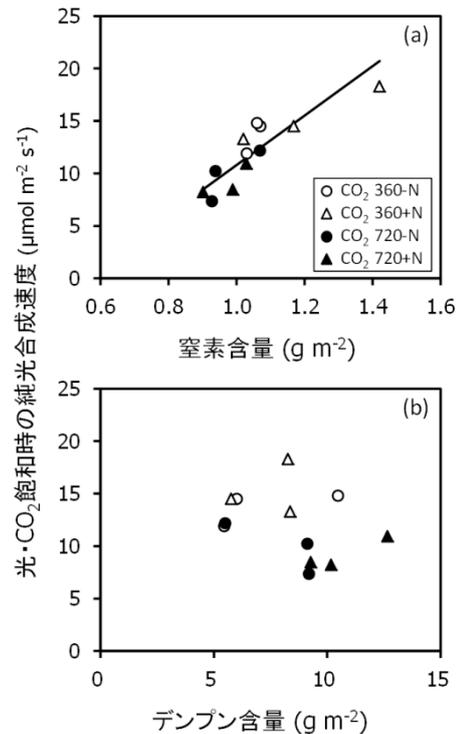


図-2 葉の純光合成速度 (光・CO₂ 飽和条件) と (a) 窒素含量および (b) デンプン含量の関係

この時、針葉の窒素含量は高 CO₂ 区で低下していたことから、グイマツ雑種 F₁ における光合成の負の制御は、葉の窒素含量の低下が要因であると考えられた。一方で、デンプン含量と純光合成速度との間には明確な関係は見られず、光合成の負の制御の主要因とは考えられなかった (図-2b)。

それでは葉の窒素濃度の低下のみで光合成の負の制御

を説明できるのだろうか？ここで光・CO₂ 飽和時の純光合成速度を窒素含量で割った値、すなわち単位窒素含量あたりの純光合成速度で表される光合成窒素利用効率を算出したところ、高 CO₂ 環境で有意に低い値を示した。つまり貧栄養条件で栽培したグイマツ雑種 F₁ は、高 CO₂ 環境では針葉の窒素含量が低下しただけでなく、光合成作用における窒素の利用効率も低下していたのである。

光合成作用における窒素利用効率の低下について、もう少し詳しく見てみよう。本研究で光合成の負の制御が見られた際、針葉内では窒素だけでなくリンとカリウムの含量も高 CO₂ 処理区で低下していた。そこでこれらの元素含量と光合成の窒素利用効率との関係を調べたとこ

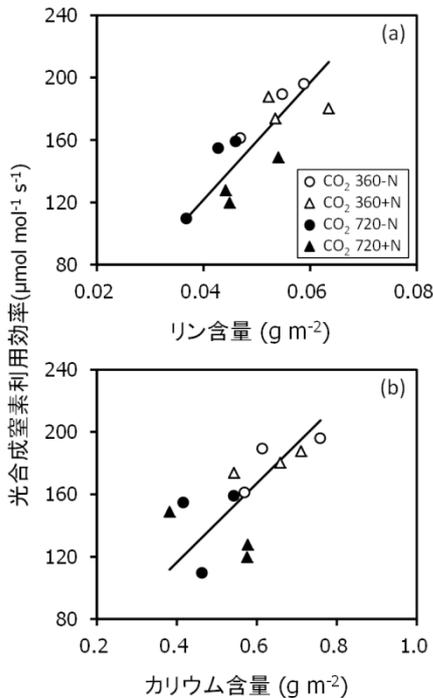


図-3 針葉の (a) リン、(b) カリウム含量と光合成窒素利用効率の関係

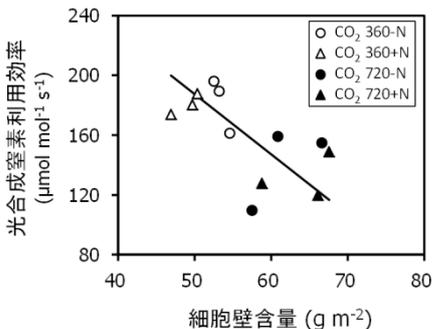


図-4 針葉の細胞壁含量と光合成窒素利用効率の関係

ろ、両者の間に有意な正の相関が認められた (図-3)。このことから、光合成窒素利用効率の低下の一つの原因として、窒素以外の養分欠乏が示唆される。

一方、葉の構造に関わる観点からも光合成の窒素利用効率の低下が考えられた。図-4 は葉の細胞壁の含量と光合成窒素利用効率の関係である。高 CO₂ 区の細胞壁含量は対照区よりも高く、処理区間を通じて細胞壁含量の増加に伴って光合成窒素利用効率は低下した。細胞壁は主にセルロース、ヘミセルロースおよびリグニンなどの炭素成分で構成されるが、タンパク質などの窒素成分も含まれる。よって、高 CO₂ 環境で細胞壁が増加した場合、その構成成分として窒素が使われてしまい、光合成に用いられる窒素が減少した可能性がある (窒素のトレードオフ関係)。また、細胞壁が厚くなった場合、細胞間隙から細胞内に存在する葉緑体間で CO₂ が移動 (拡散) しにくくなることも考えられる。

以上の結果をまとめると、高 CO₂ に伴うグイマツ雑種 F₁ の光合成窒素利用効率の低下要因として (1) 窒素以外の養分 (リンやカリウム) の欠乏、(2) 細胞壁の窒素含量増加に伴う、光合成系への窒素分配量の低下、(3) 細胞間隙から葉緑体までの CO₂ 移動の阻害、の3点が考えられる。

個体成長の高 CO₂ に対する応答

上述のように、貧栄養環境で栽培したグイマツ雑種 F₁ 苗の針葉において、高 CO₂ による「光合成の負の制御」が引き起こされることが明らかになった。しかし一方で、育成終了時における、グイマツ雑種 F₁ 苗の個体乾重量は

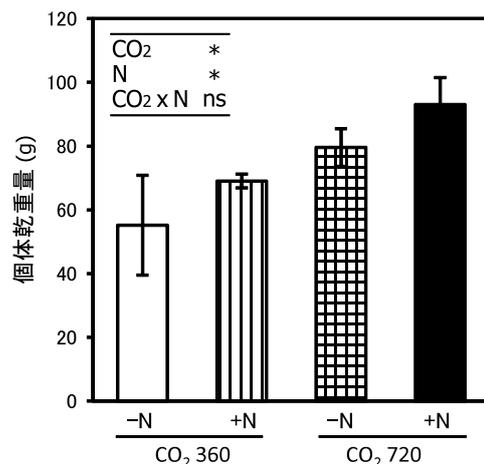


図-5 育成終了時 (CO₂ 付加 139 日目) における個体乾重量

図中の表は二元配置分散分析の結果である。

* $P < 0.05$, ns 有意差なし。



写真-1 高CO₂区における2次枝の様子

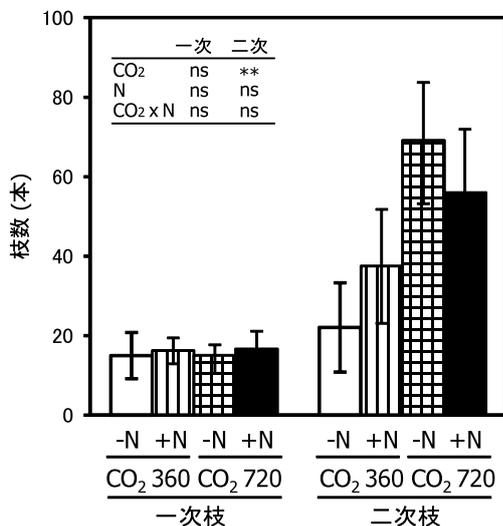


図-6 育成終了時（CO₂付加139日目）における一次枝と二次枝の本数

図中の表は二元配置分散分析の結果である。
** $P < 0.01$ 、ns 有意差なし。

高CO₂処理によって有意に増加した(図-5)。これは個体としてのシュート増加によって針葉の量が増加したことに起因すると考えられる。高CO₂区のグイマツ雑種F₁では写真-1に示すような二次枝の発生が対照区より多く見られた(図-6)。本実験のCO₂付加開始時には、針葉の光合成速度は高CO₂区で高くなっていたと考えられる。その際に増加した炭水化物が二次枝による新しい針葉の展開に用いられたとすれば、個体の針葉量は高CO₂区で多くなる。その後、光合成の負の制御によって個葉の光合成速度が対照区と高CO₂区で変わらなくなったとしても(図-1)、高CO₂区では保持する針葉量が多い分だけ、個体としての光合成量は高かったと考えられる。そして、

それが高CO₂環境で個体乾重量が増加した理由であると考えられる。高CO₂による二次枝の増加はヤナギにおいても認められている(Koike et al. 1995)。

以上の結果より、貧栄養条件においても高CO₂処理によってグイマツ雑種F₁苗の成長量は増加することが明らかになった。しかし光合成の負の制御が認められたことから、理論上予想される成長の増加量に比べると、低い増加に留まったと言える。また、高CO₂区では二次枝の発生量の増加が見られたが、このような樹形の変化によって、自己被陰が起りやすくなることも考えられる。もし高CO₂環境で自己被陰が起りやすくなるのであれば、成長増加量がさらに低くなることも予想される。

窒素添加の影響

本研究では、大気からの窒素沈着を想定して、30 kg N ha⁻¹の窒素を土壤に添加し、高CO₂による光合成の負の制御が緩和されるかどうかを検証した。しかし、窒素添加によって個体乾重量の増加は認められたものの(図-5)、グイマツ雑種F₁の光合成の負の制御は改善されなかった。同様の結果は、アメリカで行われたポンデローサマツ(*P. ponderosa*)の研究でも認められており(この研究では年間20 kg N ha⁻¹の窒素添加, Tissue et al. 1999)、光合成の負の制御の緩和には、より多くの窒素、あるいは別の養分が必要であると考えられる。

おわりに

本稿では著者らによる、貧栄養条件で栽培したグイマツ雑種F₁苗の高CO₂に対する応答の実験的研究を解説した。将来の高CO₂環境でグイマツ雑種F₁苗の成長は増加するが、光合成の負の制御により、期待したほど成長が増加しないと結論付けられる。なお今回は貧栄養土壌における応答研究であったことを改めて強調しておきたい。土壌養分が豊富にある環境では、本研究のような強い光合成の負の制御は見られないかもしれない。この点に関しては、現在、チャンバーなどで周囲を覆わず、CO₂濃度以外は自然環境をほぼ維持できる、開放系大気CO₂増加実験(高木ら 2004 ; 小池 2006)によって検証している。

最後に、産業革命以降の人間活動の活発化は、大気CO₂濃度の増加以外にも、様々な形で森林の生育環境を変化させている。そこで、大気CO₂の増加、窒素沈着量の増加そして大気汚染物質である対流圏オゾンの増加を中心に、環境変動に対するグイマツ雑種F₁の応答に関して、

Responses of Hybrid Larch F₁ to Environmental Changes (RHYLEC) というプロジェクトを組んで、重点的に研究している (<https://sites.google.com/site/rhylec/home>)。それらの成果に関しても (Mao et al. 2012 ; Koike et al. 2012)、近い将来報告したいと考えている。

謝辞

本研究は、日本学術振興会・科学研究費新学術領域研究および若手研究、農林水産技術会議・農林水産分野における温暖化緩和技術及び適応技術の開発「温暖化2010」、生物系特定産業技術研究支援センター・イノベーション創出基礎的研究推進事業の支援を得た。記して感謝する。

参考文献

- 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 Phytologist* 165: 351-372
- Eguchi N, Fukatsu E, Funada R, Tobita H, Kitao M, Maruyama Y, Koike T (2004) Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO₂ concentration. *Photosynthetica* 42: 173-178
- Eguchi N, Karatsu K, Ueda T, Funada R, Takagi K, Hiura T, Sasa K, 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
- 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 [Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds)]. Cambridge University Press, Cambridge and New York
- Kita K, Fujimoto T, Uchiyama K, Kuromaru M, Akutsu H (2009) Estimated amount of carbon accumulation of hybrid larch in three 31-year-old progeny test plantations. *Journal of Wood Science* 55: 425-434.
- Koike T, Kohda H, Mori S, Takahashi K, Inoue MT, Lei TT (1995) Growth responses of the cuttings of two willow species to elevated CO₂ and temperature. *Plant Species Biology* 10: 95-101
- Koike T, Yazaki K, Funada R, Kitao M, Maruyama Y, Takahashi K, Maximov TC, and Ivanov BI (2000) Photosynthetic characteristics of Dahurian larch, Scotch pine and white birch seedlings native to eastern Siberia raised under elevated CO₂. *Eurasian Journal of Forest Research* 1: 31-37.
- 小池孝良 (2006) 地球温暖化と植物. 伊豆田猛 編著, 植物と環境ストレス. コロナ社, 東京, pp 88-144
- 小池孝良 (2008) 変動環境下でのカラマツ類の成長応答. 北海道の林木育種 51: 1-6.
- Koike T, Mao Q, Inada N, Kawaguchi K, Hoshika Y, Kita K, Watanabe M (2012) Growth and photosynthetic responses of cuttings of a hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) to elevated ozone and/or carbon dioxide. *Asian Journal of Atmospheric Environment* 6: 104-110
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (2008) Plant physiological ecology, second edition. Springer, New York.
- Mao Q, Watanabe M, Imori M, Kim YS, Kita K, Koike T (2012) Photosynthesis and nitrogen allocation in needles in the sun and shade crowns of hybrid larch saplings: effect of nitrogen application. *Photosynthetica* 50: 422-428
- Ryu K, Watanabe M, Shibata H, Takagi K, Nomura M, Koike T (2009) Ecophysiological responses of the larch species in northern Japan to environmental changes as a basis for afforestation. *Landscape and Ecological Engineering* 5: 99-106
- 高木健太郎・江口則和・上田龍四朗・笹賀一郎・小池孝良 (2004) 樹木を用いた開放系大気 CO₂ 増加実験 (FACE) システムにおける二酸化炭素濃度の制御. 北海道の農業気象 56: 9-16
- Tissue DT, Griffin KL, Ball JT (1999) Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂. *Tree Physiology* 19: 221-228
- Watanabe M, Watanabe Y, Kitaoka S, Utsugi H, Kita K, Koike T (2011) Growth and photosynthetic traits of hybrid larch F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) under elevated CO₂ concentration with low nutrient availability. *Tree Physiology* 31: 965-975
- Watanabe M, Ryu K, Kita K, Takagi K, Koike T (2012) Effects of nitrogen load on the growth and photosynthesis of hybrid larch F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) grown on serpentine soil. *Environmental and Experimental Botany* 83: 73-81
- Zhang P, Shao G, Zhao G, Le Master DC, Parker GR, Dunning Jr. DB, Li Q (2000) China's forest policy for the 21st century. *Science* 288: 2135-2136