

研究レポート

No.92

CO₂濃度の上昇がケヤマハンノキの成長に及ぼす影響

飛田 博順

はじめに

ハワイ島マウナ・ロア山での二酸化炭素濃度(以下、CO₂)の長期観測により、大気中のCO₂上昇が明らかにされ、温暖化を引き起こす原因の一つとして問題となっています⁽⁵⁾。

樹木の光合成速度や成長は、環境資源の制限がない場合、CO₂上昇により促進されます⁽⁷⁾。しかし、陸域生態系、特に森林では土壌の窒素供給量が不足している場合が多くみられます⁽¹⁴⁾。光合成機能の上で重要な窒素が不足することにより、高CO₂に対する樹木の成長反応が抑制されることがあります⁽³⁾。高CO₂下での成長促進により増大する養分要求量が満たされなくなるためです。

共生的窒素固定能を持つ樹木(窒素固定樹木)は、根で根粒菌(*Rhizobium*や*Frankia*)と共生し、大気中の窒素を利用できるため、窒素不足の土壌でも成長が制限されません。このため、窒素固定樹木は他の樹木より、窒素不足の土壌での高CO₂に対する成長反応が大きいと予想されます⁽¹²⁾。

窒素固定を行う根粒の形成と窒素固定のためには、光合成同化産物の供給が必要です。高CO₂下で窒素固定樹木の光合成速度が高まり⁽¹⁵⁾、根粒へ

の光合成同化産物の配分が増えれば、根粒形成が促進され、根粒活性が上昇する可能性があります^(4,9)。また、窒素供給量の多い土壌では、根粒形成や窒素固定活性が抑制されます^(2,9,15)が、この土壌窒素による根粒形成や活性の抑制が、高CO₂下で緩和される可能性も考えられます。

窒素固定により樹体に固定された窒素は、主に、落葉により土壌へ供給されます。高CO₂下では多くの樹種で生葉や樹体の窒素濃度が低下します⁽¹⁾。生葉の窒素濃度の低下を反映して、落葉の窒素濃度の低下とC/N比の上昇が生じ、分解速度が変化すると予想されています⁽⁸⁾。CO₂濃度上昇による生葉の窒素濃度の低下は、窒素固定樹木のほうが他の樹木より少ない⁽¹⁾ため、落葉の窒素濃度の低下も少ないことが予想されます。高CO₂条件下で窒素固定樹木の成長と窒素固定が促進され、落葉中の窒素により土壌へ供給される窒素量が増加すれば、土壌の肥沃化を通じて、他樹種の高CO₂に対する成長反応が促進されることが期待されます⁽³⁾。

温帯の森林生態系において重要な窒素固定樹木の多くは*Frankia*と共生する樹種であり⁽¹⁰⁾、ハン

ノキ属の樹木もこの中に属しています。本研究では、ハンノキ属のケヤマハンノキを対象に、1) 個体の成長量と根粒量、2) 土壌中の窒素が多いときの根粒形成の抑制効果、3) 根粒の活性と個体の窒素固定量、4) 落葉により土壌へ供給される窒素量、に及ぼす高 CO₂ と土壌の窒素供給量の影響を明らかにすることを目的としました。

実験設定と測定方法

材料にケヤマハンノキ一年生のポット苗を用いました。土壌には鹿沼土と赤玉土を1対1の割合で混合した土を用いました。ポット苗は CO₂ 濃度と温度を制御した森林総合研究所北海道支所の環境調節実験施設自然光室（写真－1）で生育させました。CO₂ 濃度を通常の大気として 360 μmol mol⁻¹（通常）と、将来起こり得る 720 μmol mol⁻¹（高 CO₂）に設定しました。1 週間の窒素供給量を、1/2 Hoagland 養分液を元に、52.5 mgN（High-N）と 5.25 mgN（Low-N）と、窒素を与えない処理区（N-free）の3段階設定しました。他の養分は等量与え、実験中、水を充分量与えました。温度は 26/16 °C（昼/夜）に設定しました。

処理開始から 100 日後（8 月下旬）に、各処理 6 個体をサンプリングし、葉面積、各器官と根粒の乾燥重量、窒素濃度を測定しました。サンプル個体の初期値を算出するために、実験開始時に 25 個体をサンプリングし、各器官の乾燥重量と窒素濃度を測定しました。

各処理 6 枚の成熟葉の、それぞれの生育 CO₂ 濃度での光飽和純光合成速度（P_{max}）を、処理 59 日後（7 月中旬）に測定しました。

個体あたりの窒素固定量と根粒の活性を N-free で計算しました。N-free では、ケヤマハンノキの利用できる窒素源が、窒素固定由来の窒素のみとなります。100 日後のサンプル個体の総窒素量から初期の値を引いた個体の窒素増加量を、生育期間中の個体の窒素固定量と考えました⁽¹¹⁾。根粒の窒素固定活性は、個体の窒素増加量を、根粒重量の平均値と処理日数で割り、算出しました⁽¹¹⁾。

9 月以降に設定温度を下げ、各個体の新鮮落葉の葉面積と乾燥重量、窒素濃度を測定しました。

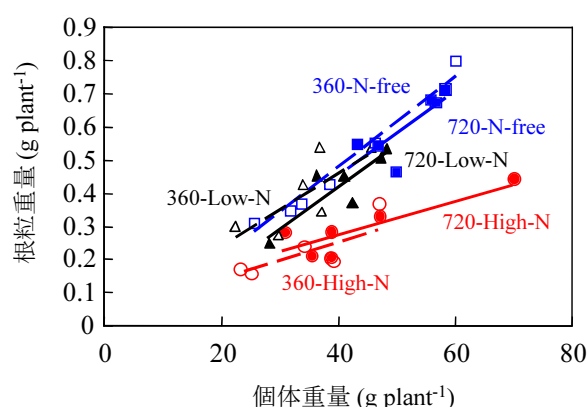
サンプル個体の生葉と落葉の窒素濃度から、落葉時の面積あたりの窒素再吸収率を算出しました。



写真－1 環境調節棟の外観

表－1 個体重量 (g)、葉重量(g)、葉面積 (m²)、根粒重量 (g)と光合成速度 (P_{max} (μmol m⁻² s⁻¹))。*は分散分析の結果を示す。*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001。n.s.は p>0.1 を表す。

	High-N		Low-N		N-free		p		
	通常	高CO ₂	通常	高CO ₂	通常	高CO ₂	CO ₂	N	CO ₂ x N
個体重量	34.5	43.5	34.3	40.6	39.2	51.6	**	n.s.	n.s.
葉重量	13.1	16.3	12.6	14.8	14.3	17.7	*	n.s.	n.s.
葉面積	0.37	0.42	0.34	0.40	0.43	0.50	*	*	n.s.
根粒重量	0.22	0.29	0.40	0.43	0.47	0.61	0.05	***	n.s.
P _{max}	13.8	16.7	12.8	14.3	11.4	14.2	***	**	n.s.



図－1 個体重量と根粒重量の関係。赤○High-N、黒△Low-N、青□N-free、白抜き：通常、色塗り：高 CO₂。線は各処理ごとのべき乗式による回帰を表す (p<0.05) ; [根粒重量] = a*[個体重量]^b。破線：通常、実線：高 CO₂ (Tobita et al. 2005⁽¹³⁾を一部改変)

表－2 個体の窒素増加量（100 日間）と、個体、生葉と落葉（重さあたりと面積あたり）の窒素（N）濃度、落葉の C/N 比。N-free の個体の窒素増加量は窒素固定量を表す。記号は表－1 と同じ。

		High-N		Low-N		N-free		p		
		通常	高CO ₂	通常	高CO ₂	通常	高CO ₂	CO ₂	N	CO ₂ x N
個体の窒素増加量	g	0.72	0.81	0.61	0.72	0.80	0.90	0.07	*	n.s.
個体の窒素量	mg g ⁻¹	21.4	19.2	18.5	18.0	20.9	17.7	***	*	n.s.
生葉N（重さ）	mg g ⁻¹	34.8	31.0	31.1	29.9	36.1	28.7	***	0.07	*
生葉N（面積）	g m ⁻²	1.23	1.20	1.13	1.11	1.18	1.02	*	**	0.08
落葉N（重さ）	mg g ⁻¹	18.1	15.8	17.7	15.4	19.2	16.3	***	n.s.	n.s.
落葉N（面積）	g m ⁻²	0.66	0.61	0.61	0.76	0.72	0.75	n.s.	n.s.	n.s.
落葉 C/N比		29.0	33.2	29.0	33.9	26.8	32.3	***	n.s.	n.s.

成長と根粒形成

ケヤマハンノキの個体重量、葉重量と葉面積、 P_{max} は、いずれも、窒素供給量によらず高 CO₂ で大きくなりました（表－1）。個体あたりの根粒重量は、高 CO₂ のほうが大きい傾向を示しました（表－1）が、個体重量と根粒重量の関係では、CO₂ 処理間で差がありませんでした（図－1）。これらの結果から、高 CO₂ 下における根粒重量の増加が、根粒形成率の上昇ではなく、個体重量の増加によることが明らかになりました。

個体あたりの根粒重量と、個体重量に対する根粒重量の比率の両方が、High-N で他の処理区より低くなりました（表－1、図－1）。つまり、高 CO₂ 下でも通常大気の場合と同様に、土壌の窒素供給量が多い時に根粒形成が抑制されることが明らかになりました。

窒素固定量

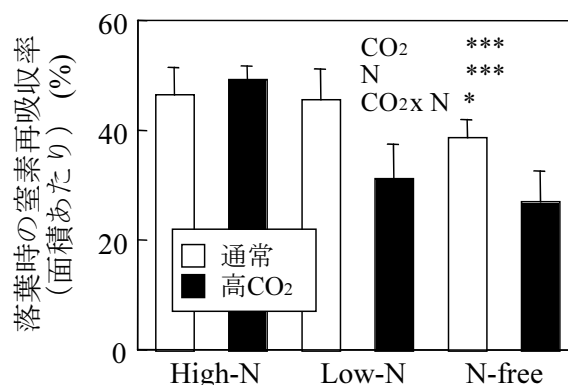
ケヤマハンノキ 1 個体あたりの窒素増加量は、窒素供給量に拘わらず高 CO₂ で多くなる傾向を示しました（表－2）。窒素源が窒素固定のみの N-free で計算した結果、個体あたりの窒素固定量が高 CO₂ 下で増加する傾向を示しました（表－2）。一方、根粒の活性は高 CO₂ 下で低下する傾向がありました（通常：2.5 (±0.14)、高 CO₂：2.2 (±0.11) mmol N (g 根粒)⁻¹、 $p=0.06$ 、 t -検定）。以上より、高 CO₂ 下で個体の窒素固定量が増加したのは、根粒活性の上昇ではなく、根粒重量の増加が原因であることが示唆されました。

この実験では、根粒の活性を実測していないので、N-free 以外の窒素固定量の評価ができません。

吸収した窒素に占める窒素固定由来の窒素の割合は CO₂ 上昇の影響を受けない⁽¹⁵⁾という仮定を使うと、高 CO₂ 下で個体の窒素増加量が大きかった High-N と low-N（表－2）でも、窒素固定量が増加したと考えることができます。

落葉の窒素濃度

CO₂ 濃度の上昇により、個体全体と生葉（重さあたり、面積あたり）、落葉（重さあたり）の窒素濃度が低下しました（表－2）。一方、落葉の面積あたりの窒素濃度は高 CO₂ の影響を受けませんでした。以上の結果より、落葉時の樹体への窒素再吸収率（面積あたり）を算出したところ、Low-N と N-free では、窒素再吸収率が高 CO₂ 下で低下する傾向を示すことが明らかになりました（図－2）。窒素供給量によらず、高 CO₂ 下で個体の葉面積が増加し、落葉の面積あたりの窒素濃度は変化しませんでした。つまり、1 個体あたりの落葉により土壌へ供給される窒素量が、高 CO₂ 下で多くなることが示唆されました。



図－2 落葉から樹体内への窒素再吸収率（Tobita et al. 2005⁽¹³⁾を一部改変）

高 CO₂ 下では、落葉の重さあたりの窒素濃度が低下し、C/N 比が上昇しました（約 14% 上昇）。新鮮落葉の C/N 比が高いほど分解速度が遅い傾向があるので⁽¹⁾、CO₂ 濃度上昇が落葉の分解速度に負の効果を及ぼす可能性が考えられます。落葉の分解に及ぼす高 CO₂ の影響は、未解明の部分が多く⁽¹⁵⁾ 今後も研究が必要な分野の一つです。

まとめ

高 CO₂ 下で、特に窒素不足の立地において、ケヤマハンノキの成長促進と、根粒重量・窒素固定量の増加に伴い、落葉を通じて土壌に供給される窒素量が増加することが示唆されました。気候変動に関する政府間パネル (IPCC) で、窒素固定樹木の森林生態系への窒素付加機能が注目されています⁽⁵⁾ が、一方で、過大評価も指摘されています⁽⁶⁾。今後も、乾燥条件下や、土壌養分、特にリンが不足した時の、高 CO₂ に対する窒素固定樹木の反応を解明する必要があります。

引用文献

- (1) Cotrufo M.F. *et al.* (1998) Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biol.* 4: 43-54.
- (2) Ekblad A. & Huss-Danell K. (1995) Nitrogen fixation by *Alnus incana* and nitrogen transfer from *A. incana* to *Pinus sylvestris* influenced by macronutrients and ectomycorrhiza. *New Phytol.* 131: 453-459.
- (3) Hartwig U.A. *et al.* (1996) Symbiotic nitrogen fixation: One key to understand the response of temperate grassland ecosystems to elevated CO₂? In: Körner C. & Bazzaz F.A. (Eds.), *Carbon dioxide, populations, and communities*, pp. 253-264. Academic Press. San Diego.
- (4) Hibbs D.E. *et al.* (1995) Response of red alder seedlings to CO₂ enrichment and water stress. *New Phytol.* 129: 569-577.
- (5) Houghton, J.T. *et al.* (2001) *Climate change 2001: the scientific basis*. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- (6) Hungate, B.A. *et al.* (2003) Nitrogen and climate change. *Science* 302: 1512-1513.
- (7) Norby R.J. *et al.* (1999) Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell Environ.* 22: 683-714.
- (8) O'Neill, E.G. & Norby, R.J. (1996) Litter quality and decomposition rates of foliar litter produced under CO₂ environment. In: Koch, G.W. & Mooney, H.A. (Eds.), *Carbon dioxide and Terrestrial Ecosystems*. Academic Press. San Diego.
- (9) Temperton V.M. *et al.* (2003) Effects of elevated carbon dioxide concentration on growth and nitrogen fixation in *Alnus glutinosa* in a long-term field experiment. *Tree Physiol.* 23: 1051-1059.
- (10) Tjepkema, J.D. *et al.* (1986) Physiology of actinorhizal nodules. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37: 209-232.
- (11) Tissue, D.T. *et al.* (1997) Nitrogenase activity and N₂ fixation are stimulated by elevated CO₂ in a tropical N₂-fixing tree. *Oecologia* 109: 28-33.
- (12) Thomas R.B. *et al.* (2000) Nitrogen inhibition of nodulation and N₂ fixation of a tropical N₂-fixing tree (*Gliricidia sepium*) grown in elevated atmospheric CO₂. *New Phytol.* 145: 233-243.
- (13) Tobita, H. *et al.* (2005) Effects of elevated CO₂ and nitrogen availability on nodulation of *Alnus hirsuta* (Turcz.). *Phyton* 45(4): 125-131.
- (14) Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. (1991) N limitation on land and sea: how can it occur? *Biogeochem.* 13: 87-115.
- (15) Vogel, C.S. *et al.* (1997) Growth and nitrogen accretion of dinitrogen-fixing *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. under elevated carbon dioxide. *Plant Ecol.* 130: 63-70.

研究レポート NO. 92

発行 平成 19 (2007) 年 1 月 24 日
 編集 独立行政法人
 森林総合研究所北海道支所
 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘 7
 電話 (011) 851-4131
 FAX (011) 851-4167
 URL <http://www.ffpri-hkd.affrc.go.jp/>

