

高CO₂および高オゾン環境下におけるスギ精英樹クローン6品種の幹成長

Stem growth of six clones of elite tree of *Cryptomeria japonica* under elevated CO₂ and ozone

矢崎健一*¹・飛田博順*¹・北岡哲*¹・平岡裕一郎*²・北尾光俊*¹

Kenichi YAZAKI*¹, Hiroyuki TOBITA*¹, Satoshi KITAOKA*¹, Yuichiro HIRAOKA*² and Mitsutoshi KITAO*¹

* 1 森林総合研究所

Forestry and Forest Products Res. Inst., Matsunosato 1, Tsukuba, Ibaraki 305-8687

* 2 森林総合研究所林木育種センター

Forest Tree Breeding Center, Ishi, Juo, Hitachi, Ibaraki 319-1301

要旨：対流圏オゾン濃度の上昇は樹木の生育に深刻な影響を及ぼし得る。一方、将来予測される高CO₂環境では、気孔の閉鎖、光合成速度の促進により、オゾンストレスが緩和される可能性がある。将来の大気環境下でのスギの成長予測のため、高CO₂、高オゾンが複数品種のスギの幹成長および針葉の形態に及ぼす影響を調べた。スギ精英樹6クローンの2年生挿し木苗を開放型CO₂・オゾン暴露装置内に植栽し、コントロール、高CO₂(約550 ppm)、高オゾン(大気の2倍の濃度)、高CO₂+オゾンの4区画で2生育期間の処理を行い、樹高(H)および地際部直径(D)の変化を調べた。また、成熟した針葉の形態および気孔密度を調べた。その結果、複数のクローンで高オゾンにより幹成長(D²H)が促進される傾向にあった。一方、高CO₂処理でD²Hはほとんどのクローンで変化しなかった。高オゾン下で針葉の長さはより短くなり、背軸側の気孔密度はより大きくなる傾向にあった。これらのCO₂、オゾンへの反応の程度にはクローン間の差異が認められた。従って、将来予測される大気環境ではスギ苗木の成長がクローンによって変化する可能性が示された。

キーワード：オゾン、高CO₂、スギ、FACE

Abstract: Tree growth is affected by the rising concentrations of ground-level ozone. With the predicted rise in atmospheric carbon dioxide (CO₂) levels in the next century, stomatal closure and stimulated photosynthetic rate will possibly mitigate the negative effect of ozone stress in trees. We determined the effects of both elevated CO₂ and ozone on stem growth and needle morphology in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*), which is one of the dominant afforestation species in Japan. Two-year-old seedlings of six clones of Japanese cedar were planted in chambers equipped with a free-air CO₂ enrichment system (FACE) in a field nursery at Forestry and Forest Products Research Institute. Seedlings were grown under natural concentrations of CO₂ and ozone (control), 550 ppm CO₂ (eCO₂), doubled ozone (eO₃), or a combination of eCO₂ and eO₃ throughout two growing seasons. We measured the height (H) and diameter (D) of the main stem twice a week during the second growing season. We calculated the variation in D²H as an index of growth. Mature needles were measured for length and stomatal density. The eCO₂ had little effect on growth, whereas ozone stimulated the growth of several *C. japonica* clones and tended to decrease needle length and increase stomatal density in many clones. There was a difference in the degree of response to CO₂ and ozone exposure by the clones in this study. Therefore, this study indicated the possible changes in the growth of some *C. japonica* clones under future conditions of elevated atmospheric CO₂ and ozone.

Keywords: ozone, high carbon dioxide, *Cryptomeria japonica*, FACE

Iはじめに

東アジアでは近年の急速な経済発展により、大気環境の悪化が懸念されている(1)。とりわけ、化石燃料の燃焼により発生するCO₂は、全球的な温暖化を引き起こし、大規模な気候変動が予測されている。化石燃料の燃焼により発生するNO_xや有機性揮発物質(VOC)は、紫外線によりオゾンを生成する。このオゾンは対流圏に

とどまり、光化学スモッグの原因となる。大気中CO₂およびオゾンの増加は、樹木に生理的な影響を及ぼす。これまでの多くの研究により、オゾンは光合成を阻害し、葉の老化を促進することが報告されている(例えば7)。一方で、高CO₂下で生育した樹木は、光合成速度が増加し生産性が増加することが知られている(例えば8, 9)。また、高CO₂は樹木へのオゾンのストレスを緩和

する場合がある（9）。将来の大気環境での樹木の成長反応を予測するには、CO₂とオゾンを同時に付加することで、樹木にどのように影響があるか調べる必要がある（6, 9）。

日本の森林の4割を占める人工林は、その多くがスギ（*Cryptomeria japonica*）林である。主要な用材としての利用に加え、炭素蓄積源としての効果も期待されている。しかしながら、スギの成長が高CO₂と高オゾンに対してどのような反応を示すかといった知見は少ない（II）。樹種により、高CO₂に対する反応は大きく異なる（例えは2, 8）。更には同一樹種であってもクローリー間にによって高CO₂応答の程度が異なる場合がある（2）。同様にオゾンに対する反応も樹種間で違いがあることが報告されている（II）。そこで本研究では、高CO₂と高オゾンの複合処理がスギの成長にどのように影響するのか、複数のクローリー苗を用いて評価した。

II 材料と方法

1. 暴露装置

CO₂・オゾンの付加は、森林総合研究所の苗畠に設置した開放型CO₂暴露（FACE）施設にオゾン付加機能を組みこんだもので行った。暴露設備は2×2×2mのフレームで構成され、露地植えした樹木にCO₂・オゾン付加実験を行うことができるため、ポット苗実験と異なり、根の成長を制限しない状態での付加実験が可能である。制御条件は、通常大気（CO₂濃度約370ppm、平均オゾン濃度約30ppb、以下controlとする）、高CO₂（CO₂濃度約500ppm、以下eCO₂とする）、高オゾン（通常大気の2倍に設定、生育期間の平均オゾン濃度約50ppb、以下eO₃とする）、および高CO₂+オゾン（以下e(CO₂+O₃)とする）の4処理区を設けた。このセットを3つ、計12の暴露設備を用いた。CO₂濃度は液化炭酸ガスを供給源とし、CO₂コントローラで制御した。オゾンはオゾン発生機を用い電気的に発生させオゾンコントローラで制御した。

2. 供試木

供試木として、スギ精英樹の二年生挿し木苗を用いた。対象とした精英樹は、筑波1、上都賀5、上都賀7、郷台1、天竜11、下高井13の6クローリーである。これらを各暴露設備に1本ずつ植栽した。暴露処理は2013年4月より開始し、成長期間である同年10月まで行った。翌年2014年4月より暴露を再開した。

樹高（H）および地際部の直径（D）の変化を調べることで成長量の変化を評価した。植栽時、1年目処理終

了時にHとDを測定した。2年目の4月からは約2週間毎に継続的にHとDを測定した。樹高と地際部直径よりD²Hを計算し、これを成長量の指標とした。生育2年目10月までの成長量を処理間において二元配置分散分析で比較した。また、クローリー毎に説明変数をCO₂・オゾン処理および処理日数、応答変数をD²Hとして、一般化線形モデル（GLM）を用いて評価した。応答変数は対数正規分布に従うと仮定し、モデルの説明変数の推定値とWald信頼区間より処理および交互作用を評価した。

8-10月に充分に成熟した当年の針葉を採取し、向軸側の葉の長さを測定した。測定は各個体につき5本の針葉を行った。また、向軸側と背軸側からそれぞれスンプ法を用いて型取りをし、光学顕微鏡観察像より気孔の密度を測定した。測定は1個体につき3本の針葉を行った。

III 結果

生育2年目の10月の時点においては、高CO₂によるD²Hへの影響は認められなかった。一方、オゾン処理によりD²Hが増加した（図-1）。クローリーによって環境処理に対する反応は異なり、各クローリー毎に一般化線形モデルで解析した結果、郷台1を除く5クローリーでは高オゾンによってD²Hが増加する傾向にあった（表-1）。また、筑波1のクローリーでは高CO₂によってD²Hが増加する傾向にあった（表-1、CO₂処理のパラメータ推定値0.215, P=0.07）。また、上都賀7のクローリーは、CO₂とオゾンの交互作用により、D²Hが低下した（表-1、CO₂×O₃のパラメータ推定値-0.876, P=0.006）。

針葉の長さ（向軸側）はクローリーにより異なり、また高オゾンでより短かった（図-2a）。気孔密度の平均±標準誤差は、向軸側で44.3±1.2(個mm⁻²)、背軸側で107.6±2.1(個mm⁻²)で、向軸側に比べ背軸側で2倍以上高かった。気孔密度は向軸側では処理の影響は認められなかった一方、背軸側で高オゾン処理でより大きくなつた（図-2b, c）。

IV 考察

スギは高オゾン環境により、地上部の成長が促進された。オゾンは一般的には光合成のガス交換機能を制限し、成長を抑制する（5, II）。渡辺と山口（II）は、複数樹種のポット苗を用いたオゾン暴露の研究例で、他樹種に比べスギのオゾン耐性が強いことを報告している。本研究における地上部の成長促進の理由としては、オゾンにより個体内でのアロケーションが変化し、地上部への分配が増えたことが推測される（10）。一方で、高CO₂による成長量増加の効果は認められず、スギ地上部の炭

素シンクとしての機能は、高CO₂環境においても現在とは大きく変化しない可能性がある。しかしながら、高CO₂下でオゾンの成長へのプラスの効果が小さかった（図-1）。この理由として、高CO₂下の生育で気孔が閉鎖気味になり（3, 9），オゾン吸収量が通常CO₂下に比べて少なくなったことでオゾンのプラスの効果が抑制された事が推測される。

Frayら（4）は、オゾン暴露によってカバノキ属苗木の葉のサイズがより小さく、気孔密度がより大きくなることを報告している。本研究でも同様の結果が得られ（図-2），スギ針葉の形態形成にオゾンが影響を与えることを示している。気孔形態は、樹木のオゾン吸収を左右する要因の一つであるため、ガス交換機能とあわせて今後評価する必要がある。

このような高オゾンによる地上部や葉の形態変化はクローン間で異なった（表-1，図-2）。オゾン応答のクローン間の差異の原因は不明であるが、オゾン下で地上部の成長促進を引き起こすようなホルモン制御がクローン間で異なるのかもしれない。

高オゾンがスギの形態に与える影響は、苗木の初期成長、ガス交換機能、水収支などを変化させる可能性がある。クローンによっては、植栽時の早期成長が促進される一方、風倒被害の増加や乾燥耐性が低下する可能性もある。今後、生理機能面へのオゾン影響と関連づけて議論する必要がある。

謝辞

本研究の遂行にあたり、壁谷大介氏（森林総研）および酒井恵子氏（森林総研）の協力を得た。本研究は科研費基盤B（課題番号25292092）の補助により行われた。

引用文献

- (1) ASHMORE, M.R. (2005) Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant Cell Environ.* **28**: 949–964
- (2) CEULEMANS, R., SHAO, B.Y., JIANG, X.N. and KALINA, J. (1996) First- and second-year aboveground growth and productivity of two *Populus* hybrids grown at ambient and elevated CO₂. *Tree Physiol.* **16**: 61–68
- (3) CURTIS, P. and WANG, X. (1998) A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* **113**: 299–313
- (4) FRAY, B., SCHEIDECKER, C., GÜNTHERDT-GOERG, M. S. and MATYSSEK, R. (1996) The effects of ozone and nutrient supply on stomatal response in birch (*Betula pendula*) leaves as determined by digital image-analysis and x-ray microanalysis. *New Phytol* **132**: 135–143
- (5) 北尾光俊(2011)樹冠内の光環境を考慮して評価したヨーロッパブナ成木の光合成へのオゾン影響. 日本生態学会 **61**: 83–87
- (6) MATYSSEK, R., KARNOSKY, D.F., WIESER, G., PERCY, K., OKSANEN, E., GRAMS, T.E., KUBISKE, M., HANKE, D. and PRETZSCH, H. (2010) Advances in understanding ozone impact on forest trees: messages from novel phytotron and free-air fumigation studies. *Environ Pollut* **158**: 1990–2006
- (7) MATYSSEK, R., WIESER, G., CEULEMANS, R., RENNENBERG, H., PRETZSCH, H., HABERER, K., LÖW, M., NUNN, A.J., WERNER, H., WIPFLER, P., OSSWALD, W., NIKOLOVA, P., HANKE, D.E., KRAIGHER, H., TAUSZ, M., BAHNWEGL, G., KITAO, M., DIELER, J., SANDERMANN, H., HERBINGER, K., GREBENC, T., BLUMENRÖTHER, M., DECKMYN, G., GRAMS, T.E., HEERDT, C., LEUCHNER, M., FABIAN, P. and HÄBERLE, K.H. (2010) Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*)—resume from the free-air fumigation study at Kranzberg Forest. *Environ Pollut* **158**: 2527–2532
- (8) NORBY, R.J. (2005) Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**: 18052–18056
- (9) SAXE, H., ELLSWORTH, D.S. and HEATH, J. (1998) Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytol* **139**: 395–436
- (10) 飛田博順・小松雅史・矢崎健一・北岡哲・北尾光俊(2014)高CO₂・オゾン環境が樹木の成長に与える影響. 第125回日本森林学会大会学術講演要旨集: 172
- (11) 渡辺誠・山口真弘(2011)日本の森林樹種6種に対する窒素沈着を考慮したオゾンのリスク評価. 日本生態学会 **61**: 81–96

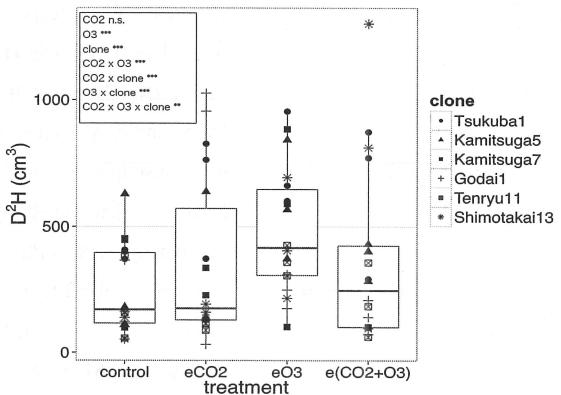


図-1. 2年間の高CO₂およびオゾン付加のD²Hへの影響

四角内は分散分析 (n=3) の結果を示す (***, P<0.001 ; **, P<0.01, *, P<0.05)

Fig. 1 The effect of elevated CO₂ and ozone exposure during two growing seasons
on the D²H of the main stem of saplings of *C. japonica*

表-1. 一般化線形モデルによる、CO₂、オゾンおよび交互作用のパラメータ推定値
 $\log(D2H) \sim (\text{生育日数}) * (\text{CO}_2 \text{処理}) * (\text{O}_3 \text{処理})$ をモデルとして解析した。

Table 1 The estimation of coefficients of CO₂, ozone, and their interaction using by generalized linear model

	筑波1 推定値	上都賀5 推定値	上都賀7 推定値	郷台1 推定値	天竜11 推定値	下高井13 推定値
days	0.014 ***	0.011 ***	0.011 ***	0.009 ***	0.009 ***	0.008 ***
CO ₂	0.215 (*)	-0.131	0.028	0.201	-0.226	-0.198
O ₃	0.923 ***	0.717 ***	0.523 *	0.057	0.567 **	0.813 **
days x CO ₂	0.001	0.001	-0.001	0.002	-0.001	0.003
days x O ₃	-0.002 *	0.001	0.000	0.002	0.002	0.002
CO ₂ x O ₃	-0.216	0.139	-0.876 **	-0.037	-0.305	0.075
days x CO ₂ x O ₃	-0.003	-0.004	-0.002	-0.007	-0.001	-0.001

*** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05, (*) P < 0.1

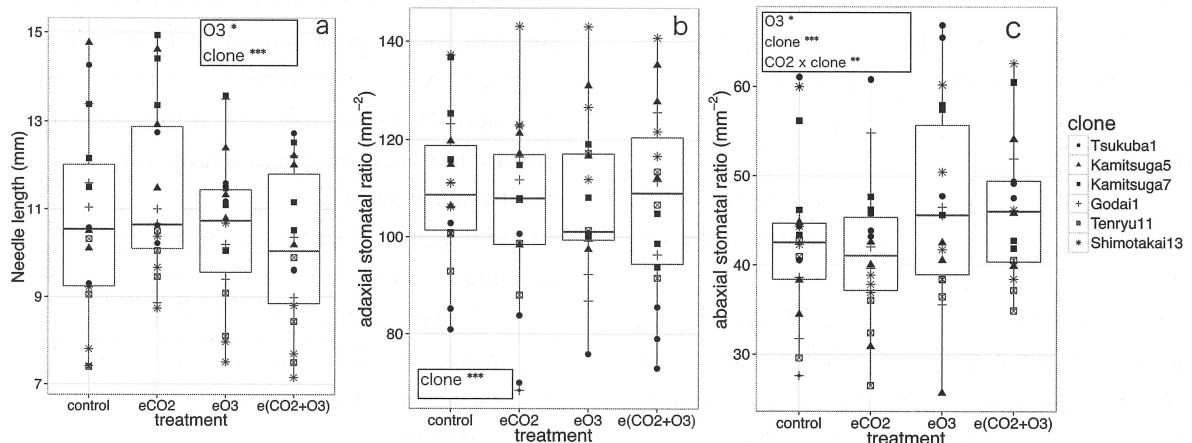


図-2. 針葉の形態への高CO₂およびオゾンの影響

a) 針葉の長さ（向軸側）、b) 向軸側の気孔密度、c) 背軸側の気孔密度。四角内は分散分析 (n=3) の結果を示す (***, P<0.001 ; **, P<0.01, *, P<0.05).

Fig. 2 The effects of elevated CO₂ and ozone on the needle morphology

a) The length of the needle (abaxial side), b) stomatal ratio of adaxial side, c) stomatal ratio of abaxial side