



Title	生産環境変化が樹林地の動態に与える広域影響評価：開放系CO <sub>2</sub> とO <sub>3</sub> の付加実験施設での成果から
Author(s)	小池, 孝良; 江口, 則和; 渡部, 敏裕; 市川, 一; 藤戸, 永志; 曲, 来葉; 渡辺, 誠; 渡邊, 陽子; アガトクレオス, エフゲニオス; 石, 聡; 北尾, 光俊; 高木, 健太郎; 日浦, 勉; 里村, 多賀美; 半, 智史; 船田, 良; 山崎, 友紀; 佐藤, 冬樹
Citation	北方森林保全技術, 37, 18-26
Issue Date	2019-12
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/76337">http://hdl.handle.net/2115/76337</a>
Type	bulletin (article)
File Information	01-4.pdf



[Instructions for use](#)

## I-4 生産環境変化が樹林地の動態に与える広域影響評価

### —開放系 CO<sub>2</sub> と O<sub>3</sub> の付加実験施設での成果から—

小池 孝良<sup>1,2</sup>, 江口 則和<sup>1,3</sup>, 渡部 敏裕<sup>1</sup>, 市川 一<sup>4</sup>, 藤戸 永志<sup>4</sup>, 曲 来葉<sup>1,2</sup>, 渡辺 誠<sup>1,5</sup>  
渡邊 陽子<sup>1,4</sup>, エフゲニオス・アガトクレオス<sup>1,6</sup>, 石 聡<sup>1</sup>, 北尾 光俊<sup>7</sup>, 高木 健太郎<sup>4</sup>  
日浦 勉<sup>4</sup>, 里村 多賀美<sup>4</sup>, 半 智史<sup>5</sup>, 船田 良<sup>5</sup>, 山崎 友紀<sup>4</sup>, 佐藤 冬樹<sup>4</sup>

1 北海道大学大学院農学研究院 2 中国科学院生態・環境研究センター  
3 愛知県新城森林総合センター 4 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター  
5 東京農工大学大学院農学研究院 6 南京信息工程大学応用気象部生態学研究室  
7 森林総合研究所北海道支所

#### はじめに

森林資源管理において基本になるのは、森林樹木の光合成に基礎をおく持続的生産である、と著者（小池）は信じている。樹木が成長し林冠の構成要素に成るまでには、少なくとも40年近くが必要となる。この間、樹木は、変動し続ける無機生産環境（二酸化炭素：CO<sub>2</sub>、オゾン：O<sub>3</sub>、窒素、気温：高温・低温、土壌養分・孔隙など）を利用して光合成を行い、バイオマス生産を行う。草本と異なり、成長を長期間にわたって行うため、樹木は植物の環境適応を考える上で、興味深い材料でもある。

樹木の研究は、どのようにして広域にわたる環境への影響評価を行うか、が、応用を考える上で重要である。本稿では、メタ解析の成果を（Terrer et al. 2019）、2つ目には、フラックス研究と組み合わせたスケール・アップ研究（Kitao et al. 2016b）を紹介する。なお、最近は、UAV（通称ドローン）と蛍光反応を組み合わせたスケール・アップ研究が進んできた。

#### 経緯

第一著者は東京勤務時に、農業環境技術研究所で、ちょうど始まったイネを対象にした Rice-FACE プロジェクト（小林 2001）へ部分的に参加しており、野外での操作実験（Kobayashi 2015）の意義は理解していた。ここで、FACE とは“開放系 CO<sub>2</sub> 増加：Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment” 実験を意味する。しかし、森林では、日本は規模も予算も無理だと感じていた。そのような状況で、文科省の人・自然・共生プロジェクト（通称、RR2002）が、2001年秋の日米会議の結果として、高二酸化炭素（CO<sub>2</sub>）の影響評価が始まった（高木・小池 2003）。アメリカでは Lemon（1983）や Acock and Allen Jr.（1985）らが従来までの研究の問題点をまとめていた。さらに、Arp（1991）の衝撃的な“シンク・ソース問題”（根系の抑制効果）の指摘に対応して、1993年には既に Duke-FACE 施設が稼働し、我々でも予想できる結果は、Nature 誌に公開されていた（Oren et al. 2001）。このような背景の中で、野外での操作実験の重要性は認識していたが（小池ら 1995、小池 2010）、正直なところ、どう見ても二番煎じの上、膨大な予算がかかる研究の話は難しいと感じた。

しかし、当時、“アジアで実施できる唯一の地域である”との米国からの強い要請の課題であり、結局、実行することになった。当初、予算は約2億/年ということで、仕方なく引き受け、日浦・苫小牧林長（当時）と共に苫小牧研究林のミズナラー斉林を整備して、海外並み（＝ある程度、林冠の形成された場所）の FACE 試験を予定していた。

ところが、予算決定時になって、“アッ”と驚いた。予算額は初めの“話し”の1/10であった。直ちに「実施困難である」と申し出た。しかし、「財務省へ出てしまっている」という事務

局（東京大学生産技術研究所）からの連絡で、不本意ながら、実験苗畑に小規模の施設を設定することにした。幸いに、この内容を学部2年時から関心を持って学んで来た博士課程への進学希望者が現れた。それは、著者の1名、江口則和氏であった。規模は小さくても、温暖化を引き起こすとされる温室効果ガスの筆頭であるCO<sub>2</sub>の生理解剖学的影響を野外で調査するFACEを開始した。江口氏の指導教員の船田良氏と研究員の渡邊陽子氏は、木部構造に注目して研究に参加された（小池ら 2014a, Watanabe et al. 2010, 2016）。

## 施設の構築

本研究では、後発の利点を活かし、門司（1968）、Aoki and Yabuki（1977）、また Oren ら（2001）の研究から、土壌条件に注目した施設を設定した。世界最大規模のFACEが成果を挙げていた米国東海岸南部のデューク大学の Ram Oren 教授らの先行研究によると、土壌がCO<sub>2</sub>付加効果の制限になる事は、ロブローリーパイン（*Pinus taeda*）での成果から明確であった（Oren



図1. 建設中のFACE（地面の白い部分は苫小牧研究林産の火山灰土壌）（上田氏提供）

et al. 2001)。そこで、日本=火山国ということから日浦、高木、佐藤氏らと協議し、苫小牧研究林から、軽石状であったが、未成熟火山灰土壌を客土してFACEリング内に2つの土壌を設けた（図1）。ただ大きな“障害”は、膨大な予算を必要とするCO<sub>2</sub>ガスの問題であった。予算額の80%はガス代という制約から、CO<sub>2</sub>ガスの供給は、光補償点を基準に日中のみ行い、風速3m/sec以上になるとCO<sub>2</sub>付加を停止した。CO<sub>2</sub>付加の設定にはR. Oren 教授から、スイス・バーゼル大学の Ch. Körner 教授の web-FACE の紹介を受け（Pepin and Körner 2002）、結局、スイスの山岳FACEの原理を採用する事になった。施設の制約から、樹

高5mが限界であり、育成期間は（主軸が木化した）2年生の苗木を植え込んでも、最長で5年以内に実験を終える必要があった。なお、システム全体を“コピー機レンタル”方式と見なす調達課の対応で、当初困難であったガス供給が可能になった。

しかし、人・自然・共生プロジェクト（Research Revolution 2002から5ヶ年）の推進会議では、「環境変動に関する研究は、10年以上の継続調査が前提である。わずか5年間の研究に意味があるのか?」という評価委員会の指摘もあって、継続維持に苦慮した。結局、民間の資金（住友財団）の支援も含め、科学研究費（基盤A）、そして、2009年からは新設された新学術領域研究（研究領域提案型）の計画班に、九州大学・理学/生命科学研究院の射場厚教授の推挙もいただき、寺島一郎教授（東京大学理学研究科）の率いる課題に向かって「開放系大気CO<sub>2</sub>増加環境での樹木等の光合成と木部生産機能のパラメータ化」を掲げて成果を得ることが出来た（Koike et al. 2015; 2018）。理学系領域の課題への参加のきっかけは、伊豆田編著の「植物と環境ストレス」の“地球温暖化と植物”（小池 2006）で紹介した解説にあった。この内容から、分子・生化学研究からのスケールアップ（個体、群落、地球レベル）の流れの中で、個葉・群落部分での計画に参加できた。

## 研究の概要

研究自体は3期に渡って行われ、前期（2002~2006年度）は、種多様性の高い東アジアを意識して、カラマツを含む落葉広葉樹11樹種（強光利用、弱光利用種、中間種）\*へのCO<sub>2</sub>付加実験を行った。その後、掘り取り・試験地の整備を行ない、科研費と住友財団（=中期；2006~2008年度）の研究に向けて、苫小牧研究林から約5m深から、よく風化した火山灰土壌

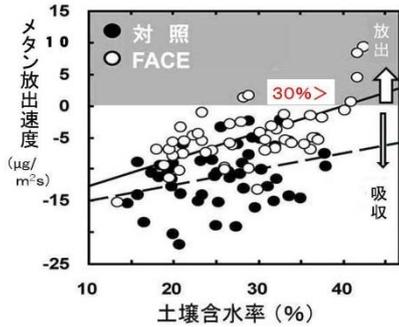


図 2. 土壌含水率とメタン発生(Kim et al. 2011)  
褐色森林土・火山灰土のデータを併せた

1) 高 CO<sub>2</sub> では上層木の繁茂、気孔開度低下に伴い蒸散が抑制されて、土壌含水率が上昇した (Eguchi et al. 2004)。その結果、土壌含水率が褐色森林土、火山灰土壌混合土であっても約 30% を越えると、土壌中へのリターを介する基質量の増加も伴って、高 CO<sub>2</sub> では土壌からのメタン発生も確認された (Kim et al. 2011, 小池 2016; 図 2)。

2) 高 CO<sub>2</sub> では気孔が閉じ気味に成ることから、シラカンバでは蒸散が抑制され、結果として葉柄の道管直径は低下したが、枝と幹部では変化が無かった (Eguchi et al. 2008)。これは、枝、幹では、個葉サイズがやや低下しても、葉量、枝量とも増加するため、高 CO<sub>2</sub> の影響が出なかったためであろう。詳細な木部の解剖の結果、散孔材のウダイカンバとイタヤカエデ、環孔材のミズナラでは高 CO<sub>2</sub> に対して統計的な有意差を見いだせなかったが、環孔波状材のハリギリでは、予想に反して高 CO<sub>2</sub> での道管径の増加が見られた (Watanabe et al. 2010)。直径が増加し、支えることのできる葉量が増えたため、葉のサイズが大きくなって、結果として樹冠レベルでの蒸散量が増加したと考えた。なお、カラマツの仮道管径にも影響は見られなかった (渡邊ら 2009, Watanabe et al. 2016)。

3) 生産力に直結する葉面積指数 (LAI; m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>) は、CO<sub>2</sub> 付加後の 3 年間は高 CO<sub>2</sub> で増加した。予想に反して火山灰土壌区で顕著であった (小池ら 2013)。興味深かったのは、

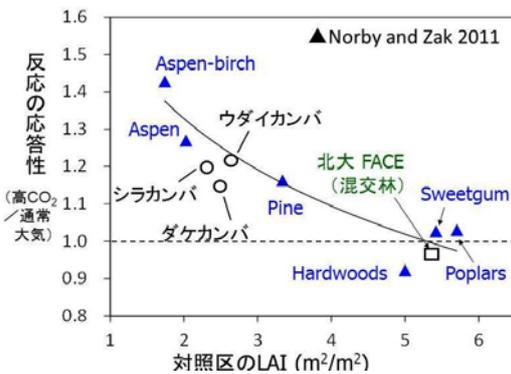


図 3. 葉面積指数 (LAI) の高 CO<sub>2</sub> での増加率  
(小池ら 2013, 化学と生物から作成) 白抜きは、北大 FACE のデータ、それ以外は Norby & Zak 2011 から作成した。

a) 火山灰区に植栽されたケヤマハンノキが 2 年目から虫害に遭い、3 年目夏の強烈な虫害 (主にハンノキハムシ) で枯れて“消えて”しまったこと、b) 4 年目になって記録的乾燥年に遭遇したが、高 CO<sub>2</sub> 区での落葉が少なく、高 CO<sub>2</sub> での水利用効率の増加を反映する結果が見られたこと、である。世界の FACE との比較から (図 3)、北大 FACE の成果も、世界レベルでの研究を支援する結果になった。後述のように、この成果が、国際貢献にも繋がった (Terrer et al. 2019)。

中期には、基盤研究 A と住友財団の支援を得て CO<sub>2</sub> 付加を継続できた。これらの予算によって、成長の遅いブナに対する CO<sub>2</sub> 付加は、11 年に渡る継続研究が可能になった (小池ら 2014a, Agathokleous et al. 2016)。この間に以下の 2 つの課題を解明した (成果は、上記から継続する番号で表記する)。

4) 高 CO<sub>2</sub> 環境下での更新稚樹の耐陰性の上昇があるかどうかを調べた (Kitao et al. 2016a)。耐陰性に関して、高 CO<sub>2</sub> 環境での呼吸量の抑制 (= 拡散の制御) ではなく、光-光合成曲線の初期勾配が増加し (気孔制限が少ない)、光補償点は暗い方に移動していた。

5) カンバ類など遷移前期で強光利用種が上層を占めていた状況から、台風などを想定して、上層木を秋口に伐採し、木部のデータを得ると同時に、成長の遅さと高い耐陰性によって下層に置かれたブナの環境応答を調べた (Watanabe et al, 2016)。上層木の除去直後には光阻害を受けなかったが、伐採直後の光合成は、葉の窒素含量が低く気孔通道性も小さく、高 CO<sub>2</sub> で生育した個体の光合成速度は低かった。2年を経ると高 CO<sub>2</sub> での個体の光合成速度が回復し、通常大気での個体よりやや高い光合成速度を示した。これらの結果から、伐採直後の低い光合成の理由として、日陰にあった前年までの葉の前形成 (前年に葉の構造を決める性質) の影響 (Koike et al. 1997) も追記したい。Watanabe et al. (2016) らの発見は、高 CO<sub>2</sub> 環境での攪乱の影響を解明した数少ない研究と言える (Norby and Zak 2011)。

註：利用した樹種の光利用特性 (Koike 1988 などを参照に選定した)

強光利用種：カラマツ、ケヤマハンノキ、ダケカンバ、ウダイカンバ、シラカンバ、

弱光利用種：イタヤカエデ、ブナ、シナノキ、

中間種：ミズナラ、ハリギリ、ヤチダモ

第3期は、植物の高 CO<sub>2</sub> 応答を徹底解明する分野縦断コンソーシアム、新学術領域研究 (寺島一郎代表) の分担研究として、はじめに述べたように 2009~2013 年度に渡って取り組んだ。第1期を踏まえ、有望な造林種としてグイマツ雑種 F<sub>1</sub> (強光利用種, 以下 F<sub>1</sub>)。そして、ブナ目 (ブナ科+カバノキ科) の強光利用種：ダケカンバ、ウダイカンバ、シラカンバ、弱光利用種として、第一期から継続してきたブナ、中間種としてミズナラを対象とした。また、土壤環境などは第一期と同じである (著者・佐藤によって苫小牧研究林から 6m 深の火山灰土を客土；深さ約 20cm まで混入した。以下、カンバ類の LAI の種間差と虫害に関連した研究 (未発表) に取り組む一方で、高 CO<sub>2</sub> では、3年生 F<sub>1</sub> 幼木の地上部発達が促進され、結果として風害に遭いやすくなることを示唆する結果を得た (Watanabe et al. 2013)。

なお、新学術の推進会議で、気孔開閉に関連してオゾン (O<sub>3</sub>) への反応と CO<sub>2</sub> への反応が類似であるとの指摘 (射場教授) と、大気中の 2 倍濃度の O<sub>3</sub> を 8 年間付加した結果、約 50 年生のヨーロッパブナでは樹幹内の成長が抑制され、体積では 44% の成長抑制が 2010 年には確認された (Pretzsch et al. 2010)。これを契機に対流圏オゾン研究を天井部の開いたオープン・トップ・チェンバー (OTC) による実験に加え、開放系オゾン付加システムを構築した研究を、東京農工大学農学部の伊豆田教授を代表として環境省・地球環境研究推進費によって行う事になった (小池ら 2014b)。以下、国際貢献として代表的な成果、2 件 (Nature Climate Change; Scientific Report) の概要を紹介する。NCC 誌へは FACE のバイオマス・データを、Sci. Rep. 誌へは高 O<sub>3</sub> での気孔コンダクタンスデータを提供した。

## 開放系施設を利用した国際貢献

### 1) 高 CO<sub>2</sub> の影響

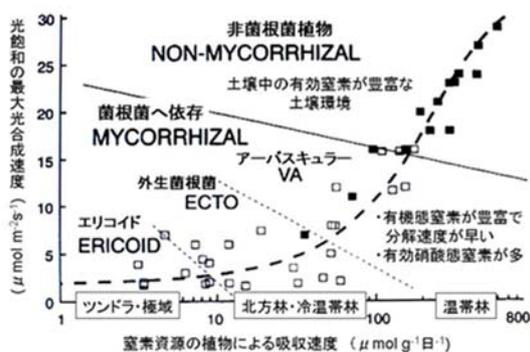


図 4. 地域別の窒素吸収速度と最大光合成 (Woodward & Smith 1994 より作成)

高 CO<sub>2</sub> 実験は植生への CO<sub>2</sub> 上昇の影響を定量するための重要な情報を提供している。多くの高 CO<sub>2</sub> 実験は、養分が植物バイオマスへの高 CO<sub>2</sub> 影響の地域による程度を制限することを示唆しているが、これらの制限の全球的な程度は実験的に明らかにされていない。このことは植物の CO<sub>2</sub> 吸収の能力の予測を難しくしている。古くは、F.I. Woodward ら (1994) によって示されたが、J. Aber (1989) の指摘にある陸上生態系の生産制限要因は窒素であるという考えから、さらに外生菌根菌

(ECM: ectomycorrhiza) も含む共生微生物を介した、その活動によってリンの重要性が指摘された (図 4 ; Woodward and Smith 1994)。

そこで我々は世界 138 ケ所の高 CO<sub>2</sub> 付加実験に基づいて、高 CO<sub>2</sub> の植物バイオマスに対する影響をデータ解析によって全球的に予測した。約 65%の地球上の植生における CO<sub>2</sub> 施肥の

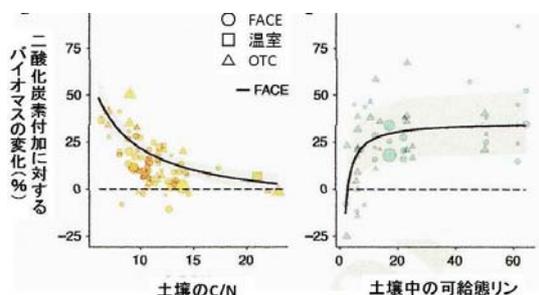


図 5. 高 CO<sub>2</sub> でのバイオマス増加に関与する窒素とリン(P)の効果 (Terrer et al. 2019 より作成)

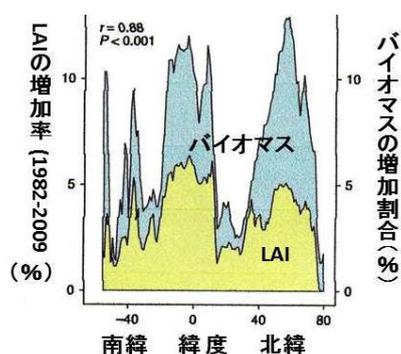


図 6. 緯度別の LAI とバイオマスの増加予測 (Terrer et al. 2019 から作成)

の増加に裏付けられる (Koike 1993, Koike et al. 1995) (光合成生産 = 個葉の光合成機能 × 機能的な葉面積)。全球レベルでも温帯地域の LAI の増加が予測された (図 6)。

新学術領域でも指摘され、上記の様に、ミュンヘン工科大学からは驚愕の測定値 (ヨーロッパパプナの成長は大気 2 倍量のオゾンで約 44 %低下した) が報告された (Pretzsch et al. 2010)。このような対流圏オゾンの影響評価の結果は無視できない。

個葉・個体での成長は評価してきたが (Koike et al. 2013, 小池ら, 2014b)、広域の評価に関しては、著者の 1 名、北尾の卓越したアイデアと深山等フラックスメンバーによって森林総合研究所 (以下「森林総研」) の CO<sub>2</sub> フラックス・モニタリング施設の成果を利用し、O<sub>3</sub> 影響の広域評価を行った (Kitao et al. 2016b)。次の記載は地球環境研究推進費に関連した東京農工大学のプレスリリースの概要である。

## 2) オゾン影響の広域評価

森林総研は、東京農工大学、北海道大学と共同で、森林におけるオゾンの影響を東アジアで初めて明らかにした。東アジア地域の工業発展により、我が国においても (O<sub>3</sub> や PM<sub>2.5</sub> などの越境大気汚染が問題となっている。大気汚染物質である O<sub>3</sub> は、1970 年代から光合成機能を阻害することで樹木の成長を抑制することが苗木の実験からわかっていたが (Furukawa et al. 1984)、実際の森林に対するオゾンの影響については明らかになっていなかった。森林総研で

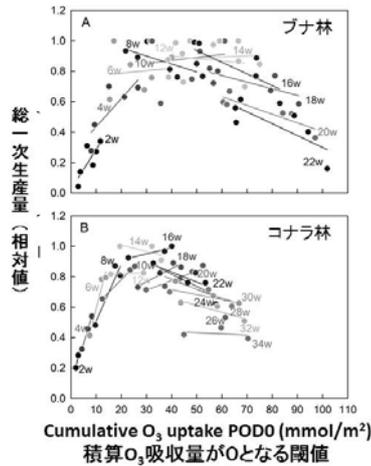


図 7. 日本列島におけるブナ林とコナラ林の週ごとの積算 O<sub>3</sub> 吸収量が 0 となる閾値と相対的 GPP (総一次生産量) との関係 (Kitao et al. 2016 から作成)

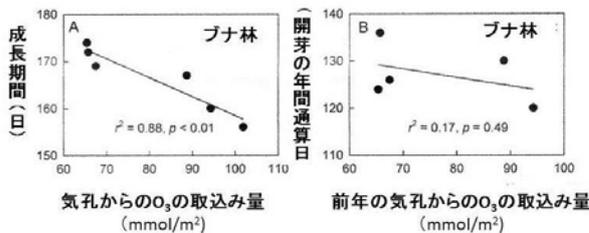


図 8. 気孔からの O<sub>3</sub> の吸収量(PODO)と成長期間との関連 (Kitao et al. 2016)

は、森林の CO<sub>2</sub> 吸収・放出量 (CO<sub>2</sub> フラックス) を測定するため、日本各地の森林にフラックス観測タワーを設置している (<http://www2.ffpri.affrc.go.jp/labs/flux/index.html>)。そこで、フラックス観測データを利用して森林のオゾン吸収量と CO<sub>2</sub> 吸収量との関係を数年にわたって調べた (図 7)。その結果から、苗木の実験ではオゾン耐性が比較的高いことが知られるコナラが優占する森林ではオゾンの成長抑制影響は見られなかったが、オゾン耐性が低いとされるブナの森林では、当年の O<sub>3</sub> 吸収量の多い年には、秋の林分レベルでも葉の老化が促進され、CO<sub>2</sub> を吸収する力が早く失われることが明らかになった (図 8)。

我が国を含む東アジア地域では、将来的に O<sub>3</sub> 濃度がさらに上昇することが予測されている (Izuta 2017)。本研究によって森林への O<sub>3</sub> 影響が広域レベルでも証明されたことで、我が国の森林の健全性を維持するためには、周辺国と連携した大気汚染対策が重要であることが科学的に裏付けられた。

## 要約

1. 森林樹木を対象にしたアジアで唯一の開放系 CO<sub>2</sub> 増加 (FACE) 実験 (北大 FACE) の経緯と 3 つの期間を含む研究の概要を紹介した。同時に、開放系オゾン (O<sub>3</sub>) 付加実験施設での成果もまとめた。
2. 米国スタンフォード大学の Terrer, César 博士の呼びかけに呼応して、北大 FACE の第 3 期のバイオマス・データを提供した。ここで、世界中の成長の制限要因として、従来から指摘のあった窒素での制限が 65 %、従来、検討されていなかったリンの制限が約 25 %であることが解った。2100 年に想定される CO<sub>2</sub> レベルは、植物バイオマスは現在の約 12 %増加させることが予測された。
3. オゾンの成長制限は、葉の老化速度の促進として現れるが、従来と異なり、個葉光合成との関係ではなく、CO<sub>2</sub> フラックス・モニタリング・データを利用して広域評価を行った。個葉の気孔コンダクタンスを基礎にした吸収量ベースの推定からも指摘されたが、ブナの成長は、既に、オゾンによって抑制されていることが、初めて解明できた。

## 謝辞

2002 年からの開放系実験を可能にした文科省の研究資金 (RR2002、科学研究費、特に新学術領域研究)、住友財団、そして、環境省の地球環境研究推進費の支援に感謝する。また、笹賀一郎・元センター長、博士研究員の皆様や農学研究院・環境科学院の大学院生諸氏からは、書ききれない貢献を得た。本実験にかかわる実験施設の設計・作成には、上田龍四郎氏 (大和空調~ダルトン KK) の全面的な支援を得た。また、細かな部品についても常に速やかな納品を

行ってくださった林 達郎氏（ダルテック KK）らに対して、記して感謝する。

なお、本研究に早くから関心を持って下さり、各種の御指導を賜った及川武久氏（筑波大学名誉教授：地球環境変化特別プロジェクト生物系責任者）の御支援に第一著者・小池は、感謝したい。初期成果の概要は、及川教授の御支援によって、第一回 IGBP 研究集会にて発表した（Koike 1993）。

## 引用文献

- Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P and Melillo JM (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience* 39: 378—386
- Acock B and Allen Jr. LH (1985) Crop responses to elevated carbon dioxide concentrations. USDE DOE/ER-0238: 53-97.
- Agathokleous E, Watanabe M, Eguchi N, Nakaji T, Satoh F and Koike T (2016). Root production of *Fagus crenata* Blume saplings grown in two soils and exposed to elevated CO<sub>2</sub> concentration: an 11-year free-air-CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) experiment in northern Japan. *Water, Air, & Soil Pollution*, 227: 187. DOI: 10.1007/s11270-016-2884-1
- Aoki M, Yabuki K (1977) Studies on the carbon dioxide enrichment for plant growth, VII. Changes in dry matter production and photosynthetic rate of cucumber during carbon dioxide enrichment. *Agricultural Meteorology* 18: 475-485.
- Arp WJ (1991) Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environment* 14: 869-875.
- 江口則和・上田龍四郎・笹賀一郎・小池孝良（2004）FACE（開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加）を用いた落葉樹への高 CO<sub>2</sub> 付加実験. *北方林業* 56: 4-7.
- Eguchi N, Funada R, Ueda T, Takagi K, Hiura T Sasa K and Koike T (2005) Soil moisture condition and growth of deciduous tree seedlings native to northern Japan raised under elevated CO<sub>2</sub> with a FACE system. *Phyton* 45: 133-138.
- Eguchi N, Morii N, Ueda T, Funada R, Takagi K, Hiura T, Sasa K and Koike T (2008) Changes in petiole hydraulic structure and leaf water flow in birch and oak saplings in an enhanced CO<sub>2</sub> environment. *Tree Physiology* 28:287-295.
- Furukawa A, Katase M, Ushijima T and Totsuka T (1984) Inhibition of photosynthesis of poplar species and sunflower by O<sub>3</sub>. *Research Report of National Institute of Environmental Studies for Japan* 65: 77-87.
- Izuta T (2017) *Air Pollution Impacts on Plants in East Asia*, Springer Verlag. pp.322.
- Kim YS, Watanabe M, Imori M, Sasa K, Takagi K, Hatano R and Koike T (2011) Reduced atmospheric CH<sub>4</sub> consumption by two forest soils under elevated CO<sub>2</sub> concentration in a FACE system in northern Japan. *Japanese Journal of Atmospheric Environment* 46:30–36.
- Kitao M, Hida T, Eguchi N, Tobita H, Utsugi H, Uemura A, Kitaoka S and Koike T (2016a) Light compensation point in shade-grown seedlings of deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Biology* DOI: 10.1111/plb.12400
- Kitao M, Yasuda Y, Kominami Y, Yamanoi K, Komatsu M, Miyama T, Mizoguchi Y, Kitaoka S, Yazaki K, Tobita H, Yoshimura K, Koike T and Izuta T (2016b) Increased phytotoxic O<sub>3</sub> dose accelerates autumn senescence in an O<sub>3</sub>-sensitive beech forest even under the present-level O<sub>3</sub>. *Scientific Reports*, 32549doi:10.1038/srep32549
- 小林和彦（2001）FACE（開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加）実験, *日本作物学会紀事* 70: 1-16.
- Kobayashi K (2015) FACE-ing the challenges of increasing surface ozone concentration

- in Asia. *Journal of Agricultural Meteorology* 71: 161-166.
- Koike T (1988) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biology* 3:77-87.
- Koike T (1993) Ecophysiological responses of the northern tree species in Japan to elevated CO<sub>2</sub> concentrations and temperature. First IGBP Symposium (Oshima Y. ed.), Japan Promotion of Sciences, Tokyo, 425-430.
- 小池孝良・森 茂太・高橋邦秀・及川 武久 (1995) 温暖化研究の手法とその動向, 森林立地 37: 28-34.
- Koike T, Kohda H, Inoue MT, Mori S, Takahashi K and Lei TT (1995) Growth responses of the cuttings of two willow species to elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Plant Species Biology* 10: 95-101.
- Koike T, Miyashita N and Toda H (1997) Effects of shading on leaf structural characteristics in successional deciduous broadleaved tree seedlings and their silvicultural meaning. *Forest Resources Environment* 35: 9-25.
- 小池孝良・江口則和・笹賀一郎 (2005) FACE (開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加) を用いた冷温帯落葉樹への高 CO<sub>2</sub> 付加実験. 日本光合成研究会会報 43:8-12.
- 小池孝良 (2006) 地球温暖化と植物、伊豆田 猛編集「植物と環境ストレス」、コロナ社、東京、88-144.
- 小池孝良 (2010) 森で実験、気候変動の影響. 日経サイエンス 2010 年 6 月:112-119.
- Koike T, Watanabe M, Hoshika Y, Kitao M, Matsumura H, Funada R and Izuta T (2013) Effects of ozone on forest ecosystems in East and Southeast Asia. In: Matyssek R. et al. eds., *Climate Change, Air Pollution and Global Challenges: Understanding and Solutions from Forest Research, A COST action*, Elsevier, 371-390.
- 小池孝良・渡辺 誠・渡邊陽子・江口則和・高木健太郎・佐藤冬樹・船田 良 (2013) 植物の高 CO<sub>2</sub> 応答: 高 CO<sub>2</sub> 環境に対する落葉樹の応答. *化学と生物* 51: 559-565.
- 小池孝良・渡辺 誠・渡邊陽子・船田 良・佐野 雄三・高木健太郎・日浦 勉・笹賀一郎・佐藤冬樹 (2014a) 開放系 CO<sub>2</sub> 増加実験 (FACE: Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment) による森林樹木への高濃度 CO<sub>2</sub> の影響評価: 札幌実験苗畑の例 (2002-2013)、北方森林保全技術 32:28-31.
- 小池孝良・渡辺 誠・星加康智・玉井 裕・高木健太郎・市川 一・門松昌彦・佐藤冬樹・小池孝良 (2014b) 対流圏オゾンの森林への影響評価に関する研究概要: 札幌実験苗畑の例、北方森林保全技術 32:32-34.
- Koike T, Watanabe M, Watanabe Y, Agathokleous E, Mao QZ, Eguchi N, Takagi K, Satoh F, Kitaoka S and Funada R (2015) Ecophysiology of deciduous trees native to Northeast Asia grown under FACE (Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment), *Journal of Agricultural Meteorology* 71: 174-184.
- 小池孝良 (2016) 間伐の放置は温暖化を加速する: 高 CO<sub>2</sub> 環境とメタン放出、森林技術 891: 26-29.
- Koike T, Kitao M, Hikosaka K, Agathokleous E, Watanabe Y, Watanabe M, Eguchi E and Funada R (2018) Photosynthetic and Photosynthesis-Related Responses of Japanese Native Trees to CO<sub>2</sub>: Results from Phytotrons, Open-Top Chambers, Natural CO<sub>2</sub> Springs, and Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment, In: Adams WW and Terashima I (eds.) *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis and Feeding the Plant*, Chapter 15, Springer-V, 425-449
- Lemon ER (1983) CO<sub>2</sub> and plants. AAAS selected symposium 84, Westview Press, Colorado. pp.280
- 門司正三 (1968) 植物の生産力、化学と生物 6: 130-139.

- Norby RJ and Zak DR (2011) Ecological lessons from Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE) experiments. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 42(1), DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144647
- Oren R, Ellsworth DS, Johnsen KH, Phillips N, Ewers BE, Maier C, Schäfer K.VR, McCarthy H, Hendrey G, McNulty SG and Katul GG (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Nature* 411: 469–472.
- Pepin S and Körner Ch (2002) Web-FACE: a new canopy free-air CO<sub>2</sub> enrichment system for tall trees in mature forests. *Oecologia* 133: 1–9.
- Pretzsch H, Dieler J, Matyssek R and Wipfler P (2010) Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation. *Environmental Pollution* 158: 1061–1070.
- 高木健太郎・小池孝良(2002) 第9回日米セミナー：地球変動ワークショップ「陸域生態系における炭素循環マネジメント」報告、*北方林業* 54:15-18.
- 高木健太郎・江口則和・上田龍四郎・笹賀一郎・小池孝良 (2004) 樹木を用いた開放系大気 CO<sub>2</sub> 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
- Terrer César, Jackson R, Prentice I, Keenan T, Kaiser C, Vicca S, Fisher J, Reich P, Stocker B, Hungate B, Penuelas J, McCallum I, Soudzilovskaia N, Cernusak L, Talhelm A, Van Sundert K, Piao S, Newton P, Hovenden M, Blumenthal D, Liu Y, Müller C, Winter K, Field C, Viechtbauer W, Van Lissa C, Hoosbeek M, Watanabe M, Koike T, Leshyk V, Polley H and Franklin O (2019) Nitrogen and phosphorus constrain the CO<sub>2</sub> fertilization of global plant biomass. *Nature Climate Change*, on line: <https://www.nature.co>
- Watanabe M., Mao Q, Novriyanti E, Kita K, Takagi K, Satoh F and Koike T (2013) Elevated CO<sub>2</sub> enhances the growth of hybrid larch F<sub>1</sub> (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) seedlings and changes its biomass allocation. *Trees* 27: 1647-1655.
- Watanabe M, Kitaoka S, Eguchi N, Watanabe Y, Satomura T, Takagi K, Satoh F and Koike T (2016) Photosynthetic traits of Siebold's beech seedlings in changing light conditions by removal of shading trees under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Biology* doi:10.1111/plb.12382
- 渡邊陽子・若林啓太・船田 良・北岡 哲・里村多香美・江口則和・小池孝良 (2009) 開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加(FACE)装置で生育させたカラマツの木部構造の変化, 第 59 回日本木材学会大会 (松本), 研究発表要旨集 (ISSN 1349-0532), A15-1000
- Watanabe Y, Satomura T, Sasa K, Funada R and Koike T (2010) Differential anatomical responses to elevated CO<sub>2</sub> in saplings of four hardwood species. *Plant & Cell Environment* 33: 1101 – 1111.
- Watanabe Y, Wakabayashi K, Kitaoka S, Satomura T, Eguchi N, Watanabe M, Nakaba S, Takagi K, Sano Y, Funada R and Koike T (2016) Response of tree growth and wood structure of *Larix kaempferi*, *Kalopanax septemlobus* and *Betula platyphylla* saplings to elevated CO<sub>2</sub> concentration for 5 years exposure in a FACE system. *Trees* 30: 1569-1579.
- Woodward FI and Smith TM (1994) Global photosynthesis and stomatal conductance: modelling the controls by soil and climate. *Advanced in Botanical Research* 20: 1-41.