

研究レポート

No. 93

樹木葉の CO₂ を吸収するための巧みな戦略

上村 章

はじめに

大気の CO₂ 濃度の上昇⁽⁷⁾に伴う将来の地球温暖化が懸念されています。温暖化の森林への直接的な影響に加え、樹木は光合成により CO₂ を吸収固定し成長することから、森林の CO₂ 吸収源としての評価が求められています。CO₂ 吸収源としての評価の方法には、いくつかの方法がありますが⁽¹⁴⁾、環境の変化に応じて将来の動向を予測するためには、CO₂ 吸収の最も基礎にある葉の光合成反応を組み込んだモデルによって CO₂ 吸収量を模擬推定する方法が重要となります。しかし、この方法は、1 枚の葉の光合成能力やその時々にとどのくらいその能力を発揮できるかが、様々な条件によって異なってくるといったデータ変数取得の難しさを持ちます。具体的には、その難しさは、1) 森林はいろいろな年齢のいろいろな種類の樹木で構成されていて、それぞれ光合成能力が異なること、2) 1 本の樹木は、その大きな個体サイズの中に非常に多くの葉を着け、個体（樹冠）の中にできる“明

るい暗い”などといった環境の勾配によって 1 枚 1 枚の葉の光合成能力が異なること、3) 気象環境の変化によって発揮できる光合成能力に違いがあること、4) 光合成能力は葉齢とともに変化することから生じます。樹種によってどれくらい違い、その違いはどこからくるのかを明らかにし、森林の CO₂ 吸収を評価するためには生理生態学的な研究を積み重ねていく必要があります。

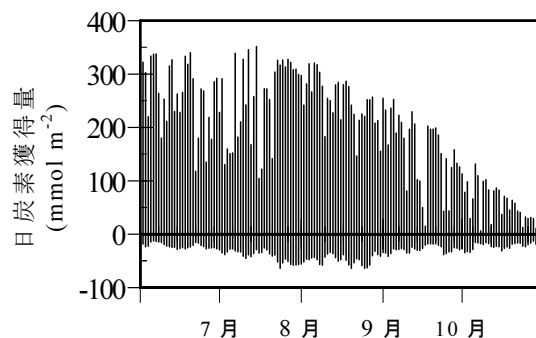
一方、樹木は、人間と同様にストレスを受けます。上手にストレスと付き合っているかを元気にやっつけられるか（光合成能力を十分発揮できるか）は、いかにストレスを回避したり耐えたりできるかによります。人間と違うのは、樹木はその場から離れてストレスを回避することができないということです。そのため樹木はストレスの回避や耐性を持つための巧みな機構をもっています。今回のレポートでは、ブナという落葉広葉樹で得られた研究成果を中心に、樹木の持つストレスに対処し効率的に CO₂ を吸収するための巧みな機構を紹介します。

光合成について

ここで、光合成について復習しておきましょう。光合成は、光エネルギーを使って、空気中の CO_2 と根から吸収された水から糖類（炭水化物）を合成するといった反応です。結果的には、植物体の乾燥重量の約半分が炭素でできており、その炭素が光合成によって吸収された CO_2 由来ということになります。様々な環境要因によって光合成の速度は影響を受けますが、その名のごとく光の強さが最も重要です。しかし、光が強ければ強いほど良いというわけではなく、晴天日の光の強さ（約 $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF）の $1/3 \sim 1/4$ 程度の強さで良く、それ以上の光はかえってストレス傷害（光ストレス）を与えることがあります。また、低温⁽²⁾や乾燥⁽³⁾などの他のストレスによって光合成速度が低下し利用される光エネルギー量が減少すると、さらに光が過剰となって、より低い光の強さでも光ストレスを与えることもあります。光ストレスに弱い種は、葉に毛を持ったり葉の配置を変えたりといった形態的適応によりストレスを軽減することも知られています⁽¹⁾。

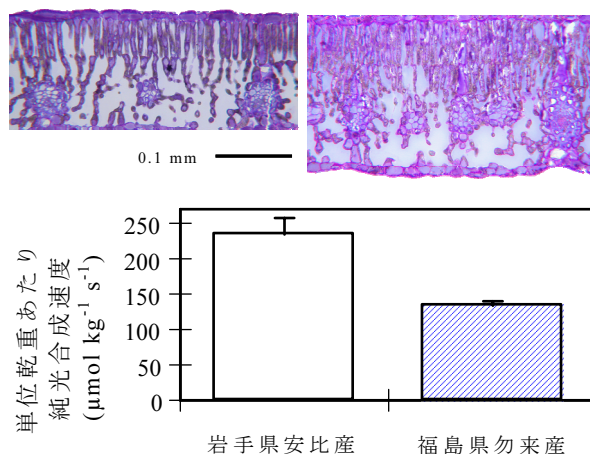
葉による CO_2 吸収量－ブナの陽葉の場合－

「人が放出する CO_2 を吸収するためにはどれくらいの樹木（森林）が必要か？」という問いには、樹種、樹齢や生育地による違い、幹や土壌の呼吸による CO_2 放出なども考慮しなければならないので難問ですが、葉の光合成による吸収量だけを問題にして条件を限定すれば、ブナを例に計算してみることができます。そこで、問いを「夏の晴れた日に、大人一人が呼吸で放出する CO_2 を光合成で吸収するためには、どれくらいのブナの陽葉（明るい所にある葉）が必要か？」とします。さらに正確に言うと、ある地域（ここでは福島県勿来）に生育するブナ成木の陽葉と限定しなければなりま



図－1 ブナ陽葉の日炭素獲得量（単位葉面積あたり）の季節変化。光と光合成速度、温度と呼吸速度の関係式と気象データより算出。マイナスは日呼吸量。福島県いわき市勿来試験地。

せん。日最大値が $11 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光合成速度を持つブナの陽葉は、(天気の良い夏の) 1日に葉面積 1m^2 あたり 300mmol (13.2g)ほどの CO_2 を吸収します(図－1)⁽¹⁰⁾。これは、 20cm^2 の面積を持つ1枚の葉では、 0.0264g の CO_2 を吸収することになります。人の呼吸による1日の CO_2 放出量を 900g とすると、 $34,000$ 枚の葉、面積でいうと約 $8.2\text{m} \times 8.2\text{m}$ の葉が必要ということになります。



図－2 安比（左）と勿来（右）ブナ陽葉の葉断面と単位乾重あたり純光合成速度。

ブナという1つの樹種の中でも、生育している地域（例えば、日本海側と太平洋側）、場所によって葉の形態的特性や光合成能力

が異なります⁽⁴⁾ (図-2)。これはそれぞれの地域の環境に応じた遺伝的分化の結果であると考えられています。また、樹木では、小さな稚樹個体と 10m をこえるような大きな成木個体で光合成の環境変化に対する反応性が異なることが知られています。

樹種による光合成能力の違い

ブナの葉と他の樹種の葉の光合成能力は異なります。同じ落葉広葉樹といった分類の中でも、外見的に様々な葉の形が見られるように、同じ陽葉でも光合成能力は樹種によって大きく異なります。季節の変化に伴う光合成速度の変化も樹種によって異なります (図-3)。日本には、針葉樹 40 種、広葉樹 1100 種ほどの樹種があります。森林総合研究所つくばの樹木園に生育する 41 種の陽葉の光合成速度を比較すると、同じ面積当たりで比べても、大きいものと小さいもので約 2.3 倍の違いがありました⁽⁸⁾。

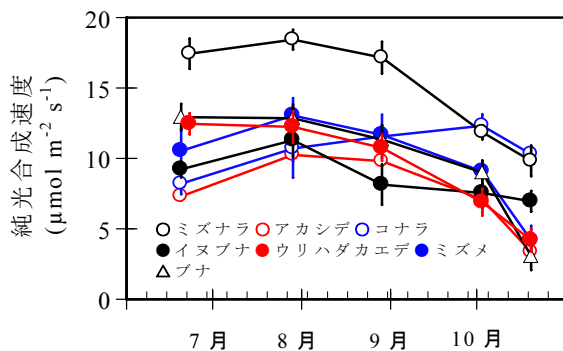


図-3 落葉広葉樹 7 種の純光合成速度 (光飽和、大気 CO_2 濃度) の季節変化。成木陽葉。勿来試験地。

森林は、裸地から原生な状態に近い状態といった、森林の移り変わり (遷移) の段階に応じて構成する樹種が変化します。遷移初期に見られる種 (例えばシラカンバ、ミズメ) と遷移後期に見られる種 (例えばブナ、イヌブナ、イタヤカエデ) で、光合成能力や光合成の環境変化に対する反応性が異なることが知られています。

個体としての CO_2 吸収を高める

樹木は、地面面積 1m^2 あたりにどれぐらいの葉面積 (m^2) をつけているのでしょうか? (これを Leaf Area Index: LAI と呼びます) 福島県の落葉広葉樹林に生育するブナ、イヌブナ、ミズメという 3 樹種 (樹高約 14m) を調べた結果、それぞれ 5.3 、 5.5 、 $4.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ でした⁽⁹⁾。熱帯林から北方林のいろいろな森林タイプでは、 $4 \sim 12 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ の値になります⁽⁵⁾。

例えば、LAI が $4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ということは、葉を水平にぎっしり隙間なくしきつめると 4 つの層ができるということを意味します。ブナ陽葉一枚の光の透過率は、約 5 % なので⁽⁹⁾、層毎の葉の性質が一定、光の反射が無いと仮定すると、一番上の層が $2000 (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$ という強い光を受けても、二番目の層で 100、三番目の層で 5 となり、三番目の層以下では、十分な光合成ができず、葉を作るコストや呼吸によるエネルギー消費を考えると着けていても無駄になるだけということになります。

樹木は、この問題を葉の着く角度や空間的な配置を変えることによって対処しています⁽¹³⁾。葉が真上から来る光に対して、直角でなく 45° の角度を持っているとしましょう。そうするとその葉の受ける直達の光の強さは約 7 割になり、あとの約 3 割は葉の下方に透過できることになります。その葉自体の受ける光の強さが減りますが、前述のように光合成には、晴天日の光の強さの $1/3$ 程度で良く、さらに強光ストレスも減らすことができるので、下方への透過と一挙両得ということになります。

個体内での葉の性質の変化

1 つの個体内の葉の性質は、一定ではなく変化します^(9, 13)。この変化は、樹冠内に生じる環境の勾配に応じて限られた資源を有効に使い光合成を効率的に行うための適

応的变化です。どの程度変化できるか、すなわち葉の可塑性の大きさは、遷移初期種と後期種、非耐陰性種と耐陰性種などの違いで異なることがわかってきました⁽⁹⁾。

遷移後期種であるブナは、葉の可塑性が大きく、例えば、樹冠最下部葉と比べて、樹冠最上部葉は、単位葉面積あたりの葉乾重(LMA)は 3.9 倍、窒素含量は 3.0 倍高くなります。一方、ブナと比べて、遷移初期種であるミズメは、葉の可塑性が小さく、LMA は 2.3 倍、窒素含量は 2.0 倍高くなりました。樹冠内の光強度の変化を調べてみると、ブナと比べてミズメは、より樹冠の下方まで強い光を透過していました。樹冠内の光合成量の分布を見てみると、ブナが樹冠の上部で、ミズメが比較的樹冠全体で光合成を行っていることがわかりました(図-4)。可塑性の小さなミズメは、光を樹冠内により透過させる樹冠構造を持ち、樹冠全体で光合成を行うことによって、個体としての CO₂ 吸収量を高めていると考えられます。このように樹木は、葉の可塑性と樹冠構造をうまくリンクさせています。

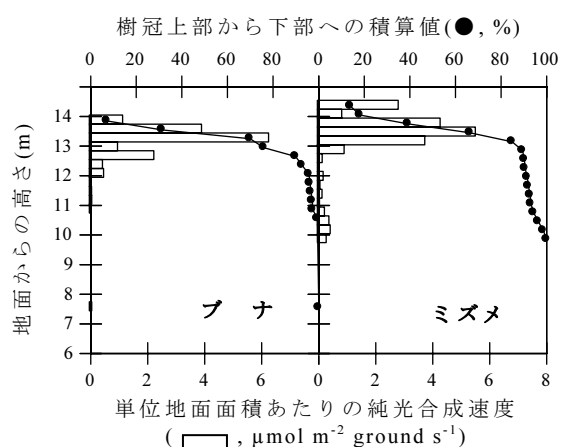


図-4 8月の晴れた日中の単位地面面積あたりの純光合成速度の垂直的变化。

水ストレスによる光合成能力の低下

「雨が降らなければ葉は枯れる」(写真-1)ということから、みなさんも植物にとっての水の重要性はご存じだと思います。水



写真-1 2006年夏の28日間無降雨時に見られたブナの葉の枯れ。北海道支所樹木園。

ストレス(乾燥ストレス)の重要な点は特に次の2点にあります。1) 土壌に水分が十分あっても植物は水ストレスを感じることがある、2) 枯れてしまうまでいかなくても、葉の水分が不足気味になると光合成は低下する場合があります、長期的に続けば成長は影響を受けるということです。日本のように比較的雨が良く降る環境下でも水ストレスへの対処が重要なのです。

水は光合成の原料として使われるだけではありません。水は、水蒸気の形で、主に葉の裏にある気孔と呼ばれる穴から放出されます。これは、蒸散と呼ばれます。気孔は、開け閉めできる小さな穴です。気孔は、ブナ陽葉では、1mm×1mmの中に約200~250個もありますが、気孔が最も大きく開いても60μm²ほどの大きさしかなく、その合計開孔面積は、葉の面積の1.4%ほどしかありません。しかし、ブナ陽葉は、光合成が最も行われているときでさえ、蒸散によって、光合成に必要な水の量の250倍以上の水を蒸散により失っています。モデル計算によると、6月から10月までの5ヶ月間に、葉面積1m²あたり196kgの水が放出されていました⁽¹⁰⁾。

土壌に水分が十分ある場合でも、葉は水不足になり気孔を閉じることがあります。

それは、土壌から根、幹、枝を通じて葉に水を送るまでには、水の通過を妨げる抵抗があり、葉の蒸散速度が速いと供給が間に合わなくなるからです。特に高さが高い樹木で抵抗は増します。葉からの蒸散速度を決める要因は、気孔の開き具合と大気の乾燥度（水蒸気飽差）です。

植物は、水を失いしおれては困るので、気孔を閉じて蒸散を抑える反応を示します。ここで大きな問題が生じます。気孔は、水の通り道だけでなく、光合成のもう一つの原料である CO_2 の通り道であるということです。水不足で気孔を閉じれば、光合成速度も低下してしまうのです。水の不足は、原料不足として光合成に直接影響を与えるもっと前に、気孔閉鎖によって光合成を間接的に制限するのです。

水の供給に関しては、水を通す管（道管）の通水性そのものも重要ですが、道管の面積と葉の面積のバランスも重要となります。道管の面積に対する葉の面積の割合が大きいと、1つの道管に対する通水に関する負担が大きくなり、葉に対する水の供給効率が悪くなります。このようなバランスの違いの影響は、ブナとイヌブナの当年枝レベルでも観察され（図-5）、ブナと比べて、道管面積に対して多くの当年枝合計葉面積を持つイヌブナは、大きな光合成の気孔制限を持っていました⁽¹⁰⁾。

水ストレスを軽減する

葉を取りまく環境は、季節とともに変化します。また、葉の性質も、展開、成熟、老化と、時間（葉齢）とともに変化します。この物理的・生物的要因の時間に伴う変化により、光合成能力がどの程度発揮できるか、その時々ストレスの大きさが異なってきます。

水の損失は、植物にとって死活問題であるので、水ストレスを避けたり、耐えたり

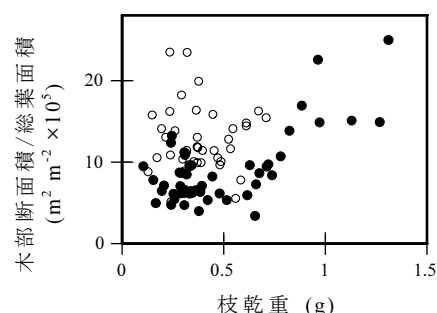


図-5 ブナ（○）とイヌブナ（●）当年枝の総葉面積に対する当年枝基部の木部面積の割合の違い。横軸は、当年枝乾重。

するいくつかの機構を備えています。そのような機構は、根幹枝葉の形態的特性や葉の性質に変化をもたらします。

根からの水の吸収力は、葉が水を吸い上げる力によります。葉は、脱水するほど水を吸い上げる力が増加しますが、ある値以上低下してしまうと細胞が圧力を失いしおれてしまいます。植物は、細胞の堅さなどといった形態的特性を変えたり、浸透調節といって細胞にとけ込む溶質の濃度を高くしたりして、吸水力を増すという適応反応を持っています。これにより細胞圧を維持しつつより脱水に耐え、吸水力を増すことができるようになります。葉は、置かれた環境に応じてこれらの適応機構を発揮できることがわかっています⁽¹²⁾。

春の展葉期から夏期にかけては、大気の乾燥度が増加します。すなわち、夏に春と同じように気孔を開いていると蒸散による葉からの水の損失が大きくなってしまいます。かといって、気孔を閉じると光合成速度が低下してしまいます。ブナやイヌブナでは、その季節的な蒸散要求の増加に対して、土壌－幹－葉の間の木部の通水性を増加させたり、浸透調節を行ったりして気孔開度を低下させずに光合成を行っていることが明らかになりました⁽¹¹⁾。

おわりに

日本の冷温帯植生の優占樹種であるブナは、“森林と環境”を述べるときの代表的樹種となっています。温暖化による気象変動は冷温帯域で強いと予測され、ブナへのその影響が懸念されています⁽⁶⁾。北海道においても、ブナは、黒松内地域を北限として渡島半島部に分布しています。計画対象森林の天然林蓄積量で見ると 1575 万 m³ と北海道は全都道府県の中で最も多くなります(林野庁)。この森林のゆくすえを科学的に予測する必要があります。

ここまで、根付いたらその場所から動くことができず、その場所で成長していくしかない樹木が、いかにストレスを軽減し、効率的に光合成を行っているかを見てきました。それは、進化と共に長い年月をかけて得てきた機能なのでしょう。今の環境に恒常性を保ち、その環境の中で絶妙なバランスで生育しているなら、温暖化のような急速な変化には適応できないと思われます。

引用文献

- (1)Ishida A. et al. (2001) Light-use properties in two sun-adapted shrubs with contrasting canopy structures. *Tree Physiol.* 21:497-504
- (2)北尾光俊 (2004) アカエゾマツは春先、一時的に低温障害を受けやすくなる、森林総合研究所北海道支所 研究レポート、No.85
- (3)北尾光俊 (2004) 乾燥ストレスが光合成に与える影響、森林総合研究所北海道支所 研究レポート、No.75
- (4)小池孝良・丸山温 (1998) 個葉から見たブナ背腹性の生理的側面、植物地理・分類研究、46:23-28
- (5)Larcher W. (2003) *Physiological Plant Ecology*. 4th Edition. Springer. pp166
- (6)松井哲哉他 (2006) 温暖化による日本のブナ林への影響予測、森林総合研究所北海道支所 研究レポート、No.89
- (7)松本陽介他 (2006) 森林総合研究所構内における 1989 年～2004 年の大気の CO₂ 濃度の観測、森林総合研究所研究報告、No.399
- (8)松本陽介他 (1999) 日本産広葉樹 41 樹種の当年性陽葉における最大ガス交換速度のスクリーニング、森林立地、41:113-121
- (9)Uemura A. et al. (2006) Coordination of crown structure, leaf plasticity and carbon gain within the crowns of three winter-deciduous mature trees. *Tree Physiol.* 26:633-641
- (10)Uemura A. et al. (2005) Simulated seasonal changes of CO₂ and H₂O exchange at the top canopies of two *Fagus* trees in a winter-deciduous forest, Japan. *For. Ecol. Manage.* 212:230-242
- (11)Uemura A. et al. (2004) Linkage between seasonal gas exchange and hydraulic acclimation in the top canopy leaves of *Fagus* trees in a mesic forest in Japan. *Trees* 18:452-459
- (12)Uemura A. et al. (2000) Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiol.* 20:945-951
- (13)宇都木玄 (2006) 林冠内の葉の分布には、どんな意味があるのか？森林総合研究所北海道支所 研究レポート、No.90
- (14)宇都木玄 (2006) 森林における CO₂ 出入りの仕組みは複雑だ、森林総合研究所北海道支所 研究レポート、No.80

研究レポート NO. 93

発行 平成 19 (2007) 年 2 月 14 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/>

