

森林の光合成に伴う炭素や水の動き

— 森林—大気間のガス交換研究とは—

鎌倉 真依
Mai KAMAKURA

先端理工学部環境生態工学課程 講師

Lecturer, Ecology and Environmental Engineering Course



1. はじめに

植物は、約4億年前に陸上に進出し、同時に葉の表皮に“気孔”という構造を進化させた。アンデス山脈に生育するミズニラなど、気孔を持たずに陸上生活を行う植物も一部存在するが、多くの陸上植物は、気孔から光合成に必要な CO_2 を取り込み、同時に蒸散作用によって大気中に水蒸気を放出している。例えば、1分子の CO_2 を取り込もうとすると、それと引き換えにおよそ200分子もの水分子が植物体内から放出される（注：気温 30°C 、相対湿度60%、大気中の CO_2 濃度400 ppm、気孔内の CO_2 分圧が大気の70%などと仮定した場合）。このように、植物が、葉の気孔を介して大気との間で CO_2 や水蒸気など様々なガスを交換し、その速度を調節する作用を「植物のガス交換機能」とよぶ。地球温暖化問題が懸念される現代社会において、 CO_2 交換は温室効果の抑止に、蒸発散は地表面の熱環境の緩和や水循環にそれぞれ貢献しており、植物のガス交換機能を定量的に評価する重要性は益々増している。

2. 不均一な気孔開閉・光合成

植物のガス交換は、細胞内で生じる時間的にも空間的にもミクロな生化学反応が積み重なり、個葉か

ら個体、個体群、群落（生態系）へ、すなわちよりマクロなスケールへ繋がっていくという、時空間的な連続性の中で生じている。一枚の葉の中で生じている反応に着目すると、光合成および蒸散のメカニズムについては、これまでに数多くの研究があり、Farquhar らによって開発された生化学反応モデル（Planta 1980）が現在も広く一般に用いられている。また、西暦2000年代以降は、世界中の森林にフラックスタワーが建てられ、微気象学的手法（渦相関法）を用いて森林生態系—大気間の $\text{CO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 交換量が観測されるようになった。そして、Farquhar モデルを基にした植物生理生態学と気象学の発展・融合により、Farquhar モデルを組み込んで個葉（細胞）から森林生態系スケールまでの植物と大気環境との相互関係を統合的に評価する試みも行われるようになった。しかし、その一方で、Farquhar らの個葉光合成モデルは、葉の中の全ての気孔が“同調的に”開閉するという仮定の上に成り立っているが、近年の植物生理学的研究から、実際には葉の内部の維管束鞘延長部という構造の有無によって、気孔の開閉特性に違いがあることも明らかになった。維管束鞘延長部が葉内を垂直に分断している「異葉層」を持つ種では、 $\text{CO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ などのガスが葉内を均一に拡散することができず、水分ストレス下で、一枚

の葉の中で“不均一（非同調的）な”気孔開閉・光合成が生じる（Mott et al. Trends Plant Sci. 2000, 図1A）。一方、維管束鞘延長部のない「等圧葉」を持つ種では、常に“均一な”気孔開閉が起こる（Terashima Photosynth. Res. 1992, 図1B）。過去の植物の分布調査から、異圧葉を持つ種は温暖・乾燥地域、等圧葉を持つ種は高温・湿潤地域に多く存在するといわれ（Wylie Am. J. Bot. 1952）、異圧葉の気孔は、維管束鞘延長部の存在によって乾燥シグナルに対して迅速に応答できる可能性も示唆されているが（Terashima Photosynth. Res. 1992）、気孔開閉特性と生育環境との関係についての実証的報告はなかった。また、個葉スケールで生じる不均一な気孔の開閉は、森林生態系全体のガス交換にも影響を与えることがフラックス観測と数値モデルから示唆されているため（Kosugi et al. Tree Physiol. 2009）、気孔開閉特性を明らかにする重要性が指摘されていた。

筆者は、個葉において実際に生じている気孔開閉特性を捉え、植物のガス交換機能を定量的に評価するためには、従来行われてきた研究手法、すなわち個葉の光合成・蒸散速度および葉の平均的な気孔開度の指標である気孔コンダクタンスを測定するガス交換測定だけでは捉えることのできなかった、植物の生理生態的な特性について明らかにしていく必要があると考えた。また、森林生態系といったより大きな時空間スケールでのガス交換過程の理解・予測に繋げるためにも、個葉・個体スケールでの詳細な測定・観測が必要不可欠であった。そこで、不均一な気孔開閉特性の実態について把握し、またそれが個葉ガス交換機能にどのような影響を与えるのかを定量的に評価することを目的として研究を行った。

3. 熱帯および冷温帯の林冠木における不均一な気孔開閉

半島マレーシア熱帯雨林では、強光・乾燥ストレスに対する応答として、昼間に林冠木（森林上層の木）の葉の光合成速度が低下する「光合成日中低下（昼寝現象）」が見られることが古くから知られている。筆者は、不均一な気孔の開閉は乾燥ストレスに対する気孔応答であり、光合成日中低下と共に生じるのではないかと仮説を立て、その検証を行った。半島マレーシア熱帯雨林に生育する主要な異圧葉樹種を対象に、個葉ガス交換速度の実測とシミュレーションを行うと同時に、スンプ法を用いて葉の表皮のレプリカを取り、気孔開度の観察・画像解析から各樹種の気孔開度の分布様式を調べた。個葉ガス交換速度の実測値とシミュレーション値との比較から、葉温や飽差の急激な上昇に伴って生じた日中の光合成低下量は、不均一な気孔の開閉によって説明することができ（図2A）、気孔開度の直接観察からも実際に不均一な気孔開度の分布が生じていることを確認した（図2B, Kamakura et al. Tree Physiol. 2011）。また、乾燥ストレスを受けやすい森林上層に分布する樹種の方が、中層や下層に分布する樹種よりも、不均一な気孔開閉を伴う光合成日中低下が

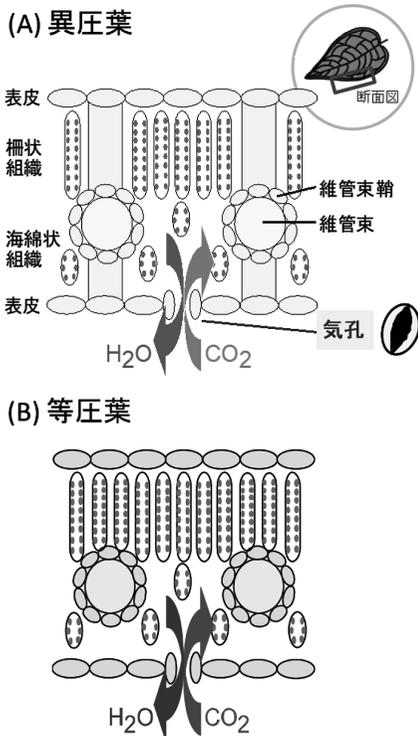


図1 (A) 異圧葉および (B) 等圧葉の断面の模式図

起こりやすいことも明らかにした (Kamakura et al. J. Plant Res. 2015). 次に, 日本の冷温帯落葉樹林の林冠構成樹種を対象として, 熱帯と同様の測定を行ったところ, 気孔開度の不均一性および光合成の日中低下量の程度は, 測定日より異なっていること

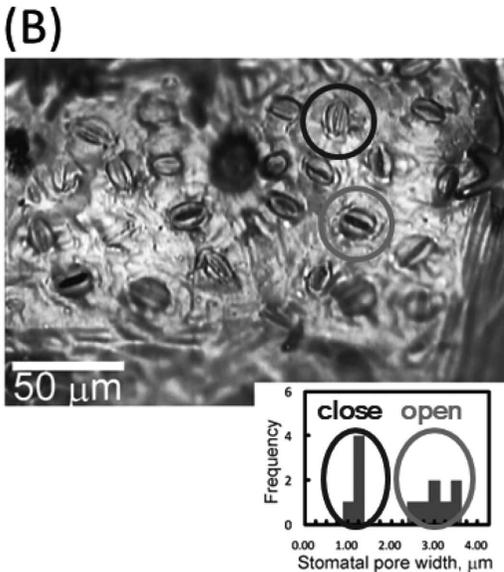
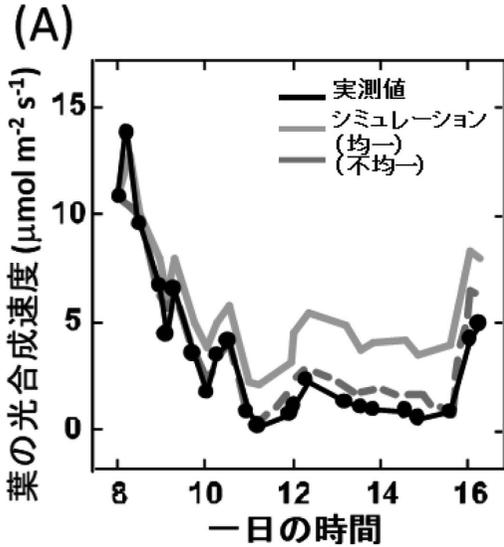


図 2

- (A) 熱帯林冠木の葉の光合成速度の実測値と気孔開閉が均一または不均一と仮定した場合のシミュレーション値. 実測値は, 気孔開閉が不均一な場合のシミュレーション値と一致した.
- (B) 葉における不均一な気孔開度.

が分かった. 不均一な気孔の閉鎖が起こるのは乾燥ストレスの厳しい日のみで, 葉温や飽差が比較的長く湿潤な環境条件では, 均一な気孔の閉鎖と共に緩やかな光合成低下が起こっていた. 従って, 不均一な気孔の開閉が起こるかどうかは, あらかじめ樹種や生育条件によって決められているのではなく, 同一樹種や個体であっても, 乾燥条件(葉の水分量)に応じて気孔開閉特性が柔軟に変動することが示唆された (Kamakura et al. J. Plant Res. 2012, Kamakura et al. Tropics 2021).

また, 不均一な気孔開度の分布が葉の光合成速度に与える影響を明らかにするために, ポットに植栽したミズナラ苗を用いて, 個葉ガス交換速度の日変化を測定するとともに2次元クロロフィル蛍光画像測定を行い, 個葉の光合成電子伝達速度の時空間的な変動を調べた. 電子伝達速度は, 朝方は葉全体で均一な値を示したが, 光合成日中低下時には不均一な気孔の閉鎖とともに不均一な分布を示した (図3). このパッチ状の電子伝達速度の分布のスケールは, 実際の葉における不均一な気孔開度分布の空間スケールと連動していると推測された (Kamakura et al. Tree Physiol. 2012).

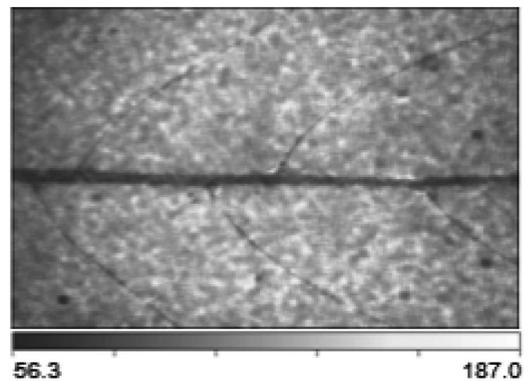


図 3 光合成日中低下時の葉における電子伝達速度の分布. 不均一な分布を示した. スケールは, 葉内の電子伝達速度の大きさを, 最大値と最小値 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) とともに示す.

気孔が不均一に閉鎖すると, 均一に閉鎖した場合よりも単位葉面積当たりの光合成速度が低下する.

森林生態系全体のガス交換速度は、主に林冠木のガス交換速度に依存するので、気孔開閉特性の違いによって生じる光合成日中低下量の違いは、森林生態系スケールの光合成量にも影響を与える可能性がある。そこで、半島マレーシア熱帯雨林において、林冠木の個葉スケールで生じる不均一な気孔閉鎖が、森林生態系の CO₂ 交換量に影響を与えるかについて調べた。本研究の観測地では、渦相関法により樹冠上の CO₂・H₂O の吸収・放出量を連続観測している。このデータを拡張 Big-Leaf モデル (Kosugi et al. Agric. Forest Met. 2005) を用いて解析したところ、乾燥日の日中に林冠木の個葉で生じた不均一な気孔閉鎖が、森林生態系の CO₂ 交換量にも影響を与えている可能性が示唆された (Kamakura et al. Personal communication)。

4. 森林のガス交換を制御する樹体内の水分生理メカニズム

気孔を介したガス交換機能研究により、植物は体内の水分環境維持のために気孔開度、ひいては光合成を制御していることが分かった。しかし、森林生態系のガス交換機能をより正確に理解するためには、水分の“出口”である気孔制御だけでなく、“入口”となる根から葉への水輸送にも着目し、森林のガス交換を制御する内部メカニズムを明らかにする必要がある。土壌-植物-大気連続系 (Soil-Plant-Atmosphere-Continuum, SPAC) へと輸送される水の輸送速度は、土壌から大気への水ポテンシャル勾配 (水輸送の駆動力) と通水コンダクタンス (水の通りやすさ) の積によって求められる (Boyer Ann. Rev. Plant Physiol. 1985)。乾燥ストレスに対して、植物には、浸透調節により葉細胞の膨圧を維持して葉の水ポテンシャルを維持する種 (例: ミズナラ, 福井ら 水文学会誌 2007) や、浸透調節を行わずに素早く気孔を閉鎖する種 (例: ヒノキ, 渥美ら 日林誌 2002) が存在する。また、樹体内に水分を貯留して根からの吸水遅れを緩和している可能性が複数の樹種において指摘されている (e.g. Car-

rasco et al. Tree Physiol. 2015, Ishii et al. Fun. Ecol. 2014)。このように、樹種ごとに特徴づけられる水利用様式は、森林のガス交換特性を究極に支配する要因と考えられる。しかし過去に研究例は僅かしかなく、また樹体内貯留については概念モデルや観察に基づいたものが殆どであるため、実測に基づいて樹木の通水性の制御機構の実態を定量的に解明する必要がある。そこで筆者は、樹体内のどの部分に貯留組織が存在し、蒸散速度にどの程度貢献しているのかを定量的に評価することを目的として研究を行った。

5. 樹体内貯留水の蒸散への利用

滋賀県南部の樹齢 60 年のヒノキを対象として、個体の水利用特性および樹体内貯留水の蒸散への貢献度について調べた。幹上部 (20 m) と下部 (1 m) において、従来の樹液流速の観測に加えて、水輸送の「駆動力」となる幹の水ポテンシャルの連続観測を世界に先駆けて行った。その結果、朝方は、蒸散開始に伴って、幹上部の水ポテンシャルが先に低下し、幹下部はそれより約 1 時間遅れて反応した。すなわち、蒸散開始時には、ヒノキ個体は土壌から水の吸収を行わず、幹に貯留された水を蒸散に利用していることが分かった。また夕方、幹下部の水ポテンシャルのゼロ地点への回復は、幹上部よりも 0.5~1 時間遅れた。従って、蒸散停止後も、根からの吸水が継続され、翌日蒸散に利用する水を幹内に再充填していることが示された。日中の幹への貯留量は、1 日の蒸散量の 5~6% であった (Kamakura et al. Ecohydrol 2021)。

6. おわりに

森林生態系スケールにおける蒸散量の推定は、メカニズムを考慮していない流域水収支法から微気象学的手法を用いたタワーフラックス観測へと進展した。これにより、世界各地で森林-大気間の CO₂・H₂O 交換量の把握は進んだが、樹木の水分生理メカニズムについてはいまだに詳細に理解できていな

い。筆者の研究では、これまで乖離があった樹木のミクロな水分生理学的研究と、マクロな生態系スケールでの森林の蒸発散研究とを、新しい観測手法、解析およびモデルの構築等によって、スケール横断的に繋いでいくことが目標である。気候変動が人間社会や生態系、生物多様性に影響を及ぼし始めている現代において、環境変動に対する陸域生態系の応答の予測や管理を推進していくことは、地球システム研究の重要な使命である。筆者は今後も、ガス交換を規定する要因である森林生態系の営みを詳細に観測し、その実態に基づいてミクロ（細胞）からマクロ（生態系）スケールに至る森林生態系のガス交換機能を評価する研究を継続して行っていきたいと考えている。

引用文献

- [1] 渥美裕子, 玉井重信, 山本福壽, 山中典和. 冷温帯林構成樹種 20 種の葉の水分特性. 日本林学会誌 84: 271-275 (2002).
- [2] Boyer J. S. Water transport. Annual Review of Plant Physiology 36: 473-516 (1985).
- [3] Carrasco L. O. and others. Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. Tree Physiology 35: 354-365 (2015).
- [4] Farquhar, G. D., von Caemmerer, S. and Berry, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta 149: 78-90 (1980).
- [5] 福井佑介, 小杉緑子, 松尾奈緒子, 高梨 聡, 谷 誠. 生育地, 生活形態の多様な樹種における水利用様式の比較. 水文学資源学会誌 20: 265-277(2007).
- [6] Ishii H. R., Azuma W., Kuroda K. and Sillett S. C. Pushing the limits to tree height: could foliar water storage compensate for hydraulic constraints in *Sequoia sempervirens*?. Functional Ecology, 28: 1087-1093 (2014).
- [7] Kamakura M., Kosugi Y., Takanashi S., Matsumoto K., Okumura M. and Philip E. Patchy stomatal behavior during midday depression of leaf CO₂ exchange in tropical trees. Tree Physiology 31: 160-168 (2011).
- [8] Kamakura M., Kosugi Y., Muramatsu K. and Muraoka H. Simulations and observations of patchy stomatal behavior in leaves of *Quercus crispula*, a cool-temperate deciduous broad-leaved tree species. Journal of Plant Research 125: 339-349 (2012).
- [9] Kamakura M., Kosugi Y., Takanashi S., Tobita H., Uemura A. and Utsugi H. Observation of the scale of patchy stomatal behavior in leaves of *Quercus crispula* using Imaging-Pam chlorophyll fluorometer. Tree Physiology 32: 839-846 (2012).
- [10] Kamakura M., Kosugi Y., Takanashi S., Uemura A., Utsugi H. and Abd Rahman K. Occurrence of stomatal patchiness and its spatial scale in leaves from various sizes of trees distributed in a South-East Asian tropical rainforest in Peninsular Malaysia. Tree Physiology 35: 61-70 (2015).
- [11] Kamakura M., Tsuruta K., Azuma A. W. and Kosugi Y. Hydraulic architecture and internal water storage of Japanese cypress using measurements of sap flow and water potential. Ecohydrology 14: e2325 (2021).
- [12] Kamakura M., Kosugi Y., Takanashi S., Matsuo N., Uemura A. and Lion M. Temporal fluctuation of patchy stomatal closure in leaves of *Dipterocarpus sublamellatus* at upper canopy in Peninsular Malaysia over the last decade. Tropics 30: 41-51 (2021).
- [13] Kosugi Y., Tanaka H., Takanashi S., Matsuo N., Ohte N., Shibata S. and Tani M. Three years of carbon and energy fluxes from Japanese evergreen broad-leaved forest. Agricultural and Forest Meteorology 132: 329-343 (2005).
- [14] Kosugi Y., Takanashi S., Matsuo N. and Abd Rahim N. Midday depression of leaf CO₂ exchange within the crown of *Dipterocarpus sublamellatus* in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. Tree Physiology 29: 505-515 (2009).
- [15] Mott K. A. and Buckley T. N. Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. Trends in Plant Science 5: 258-262 (2000).
- [16] Terashima I. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. Photosynthesis Research 31:195-212 (1992).
- [17] Wylie R. B. The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. American Journal of Botany 39: 645-651 (1952).

