

樹木の内部CO₂フラックス

—樹液による木部内のCO₂輸送から葉緑組織による固定まで—[‡]

静岡大学 農学部フィールドセンター
飯尾 淳弘*

樹木では、非同化器官の呼吸で発生したCO₂の一部が樹液に溶けて樹液流とともに輸送され、呼吸とは別の場所で放出、あるいは固定される可能性がある。このような樹木内部のCO₂フラックスの実態を把握するため、最近発表された論文を中心にレビューを行った。その結果、(1) 根や幹から多量のCO₂が樹木の上部へ輸送される、(2) 固定量は葉の光合成量に比べて小さく、輸送されたCO₂の大部分は樹冠部の細い幹や枝から放出される傾向が見えてきた。これまでの器官レベルのガス交換測定は、その場所の呼吸能力を正しく評価できていない可能性がある。ただし、温帯の若い落葉広葉樹の研究が多いため、種や生育環境、樹齢による違いを今後さらに調べていく必要がある。

1. はじめに

森林における地上部非同化器官（枝や幹）の呼吸は総生産量（GPP）の7–50%を占めると考えられており^{1,2)}、森林の炭素循環や動態を考えるうえで欠かせない要素である。枝や幹の呼吸は、内樹皮にある篩部や形成層、木部の柔組織で主に行われる（図1A）。細胞あたりの呼吸活性は内樹皮のほうが木部より数倍から数十倍も高いが³⁾、太い枝や幹では木部の体積が大きいため、器官全体の呼吸を考えると木部の呼吸も重要になる。木部は樹液の通り道であるが、完全に水で満たされているわけではない。温帯の樹木では木部体積の18~26%をガスで満たされた間隙が占めている⁴⁾。気相のCO₂拡散速度は液相の1万倍も高いため、樹体内におけるCO₂の移動は、こうした細胞間隙を使って主に気相の状態で行われると考えられている。

枝や幹の呼吸は一般的にチェンバー法（チェンバーと呼ばれる箱で幹や枝を囲み、チェンバー内のCO₂濃度変化から樹皮表面のCO₂フラックス（E_A）を測定する方法）で測定される（図1A, C）。チェンバー法では、呼吸で発生した全てのCO₂は放射方向にすみやかに移動して、チェンバーに捕捉されることを仮定している。しかし、形成層や木部では細胞間隙が少なく、ガスの透過性が非常に低い^{5,6)}、柔組織の呼

吸で発生したCO₂はすぐには放出されず木部に蓄積される。その濃度は大気の数倍~700倍以上になるため⁷⁾、蓄積されたCO₂の一部は樹液に溶け、蒸散とともに上方向へ輸送される可能性がある。実際に、樹液流の盛んな日中に幹のE_Aを測定すると、高温であるにも関わらずE_Aが上昇しない、または低下する現象がよく観察される⁸⁾。さらに*Pinus densiflora*では、切断された幹を用いた樹液流の制御実験によって、E_Aの低下の原因が樹液流であることが直接的に示された⁹⁾。そのため、チェンバー法の仮定には問題があり、枝や幹の実際の呼吸能力を過小評価する危険性が指摘されてきた。Teskeyらの総説によれば、この問題はチェンバー法が初めて幹呼吸の測定に使用された1930年代にすでに指摘されていたようである⁷⁾。

チェンバー法は、生態系の最も大きなCO₂放出源である土壌呼吸（根呼吸+微生物呼吸）の測定にもよく使用される（図1B）。根にも木部の外側にガス透過性の低い皮層（内皮）や表皮があるため¹⁰⁾、幹と同様に呼吸で発生したCO₂が蓄積し、樹液によって輸送される可能性がある。また、安定同位体を使った実験によって、根は土壌水中の溶存無機炭素（DIC）を吸収できることが確認されている¹¹⁾。そのため、微生物呼吸で発生したCO₂も土壌水に溶けて根から吸収され、地上部へ輸送されるかもしれない。つまり、上述した

[‡] 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: aaio@ipc.shizuoka.ac.jp

チェンバー法の過小評価の問題は土壌呼吸に対しても起こりうる。

こうしたチェンバー法の問題を検証し改善するには、樹液によるCO₂の輸送フラックスを調べる必要がある。輸送フラックスは、樹液流量と樹液のDIC濃度 ([CO₂*], mmol l⁻¹) の積で計算できる。しかし、[CO₂*]と樹液流量の関係を調べるためには、樹液を採取するためのコアサンプリングを高い頻度で行う必要があり、樹木へのダメージが大きい。樹液流のない夜間と日中のE_Aの比較から輸送フラックスを推定する方法も提案されたが^{12,13}、日中には水ストレスや呼吸基質(炭水化物、酸素)の欠乏など、樹液流以外の影響でE_Aが変化する可能性がある¹⁴⁻¹⁶。また、形成層のガス透過性が極端に低い場合には、E_Aは必ずしも木部の[CO₂*]の状態を反映しないため^{17,18}、E_Aの変化からCO₂の輸送フラックスを推定するのは危険である。こうした事情から、チェンバー法の抱える問題は常に認識されながらも長らく放置されてきた。しかし、近年に小型の非分散型赤外線吸収 (NDIR) センサーが開発され、木部の細胞間隙内CO₂濃度 ([CO₂]_{xylem}) を非破壊的に短いインターバルで連続測定できるようになった。樹液はゆっくりと移動するため、木部内の気相と液相は平衡状態にあると考えられており、[CO₂*]は[CO₂]_{xylem}から計算することができる¹⁹(次節参照)。[CO₂*]とE_A、樹液流量の関係を分析可能になったことで、温帯に生育する若い広葉樹を中心に、樹液によるCO₂輸送の実態を調べた研究が増えつつある。

多くの樹木は枝や幹の皮層や木部に葉緑組織をもっており、呼吸で発生したCO₂を光合成によって再固定することができる²⁰(厳密には、ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼの働きによって、暗所でもCO₂固定が起こるが、その量的重要性についてはよくわかっていない)。枝や幹の大部分は樹冠(樹木の葉が占有する空間、図1)の下にあるうえに、外樹皮の光透過性が低いため、その光合成能力は葉に比べるとかなり低い。しかし、若い樹木では幹の肥大成長や冬芽の形成に少な

らず貢献していることが知られている²¹。また、水のロスが少なくCO₂が豊富という葉とは対照的な特徴をもつため、乾燥による気孔閉鎖や落葉で蒸散できない場合でも光合成を行うことが可能であり、厳しいストレス時の生産の維持に貢献すると考えられている²⁰。樹液で輸送されたCO₂はそのまま外部へ放出されるのではなく、こうした木部の葉緑組織の光合成によって固定される可能性がある。また、放出されることなく葉まで到達したCO₂は、葉柄や葉脈、葉身にある葉緑組織によって固定されるだろう。木部から供給されるCO₂を利用した光合成も、呼吸と同様に、チェンバー法や渦相関法などの植物体表面のガス交換を利用した手法では検出することはできない。もし、木部内のCO₂を利用した光合成が大きい場合には、CO₂の発生から固定までを樹木の内部で完結する“内部CO₂フラックス”があることになり、これまでの研究は森林のGPPを過小評価し、生態系呼吸量(R_E)を過大評価していることになる。

このように、ガス交換測定を主体としたこれまでの研究は、内部CO₂フラックスの存在を見落としており、生態系の呼吸や炭素循環プロセスを正しく評価できていない可能性がある。内部CO₂フラックスの重要性を明確するには、樹木のどの部分でどのくらいのCO₂が輸送され、また固定されるのかといった内部CO₂フラックスの実態を把握する必要がある。しか

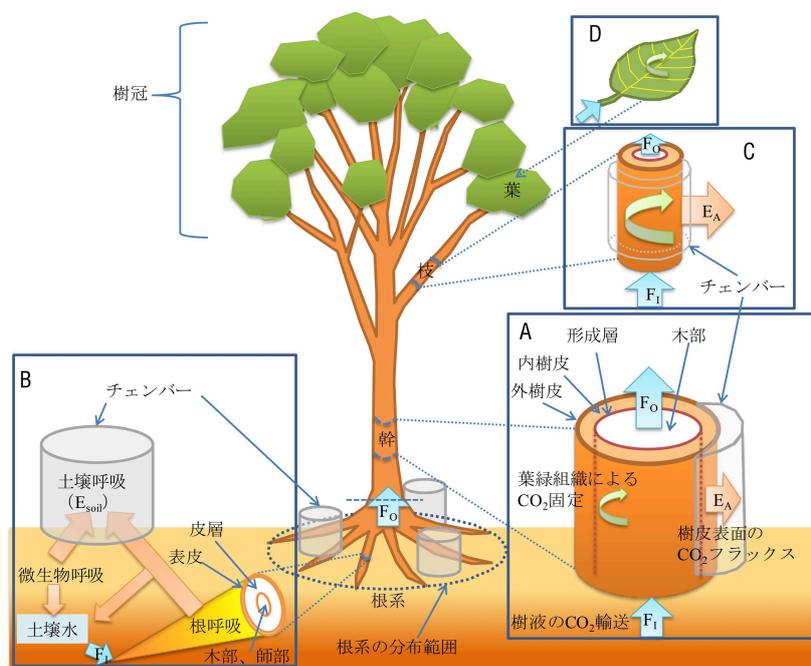


図1 幹、枝、土壌の呼吸で発生したCO₂の行方 貯留フラックス(ΔS)は省略した

し、これまでに内部CO₂フラックスを調べた研究は個別の器官に注目しており、樹木全体の視点で分析していない。2008年に発表された総説でも、[CO₂]_{xylem}やガス拡散抵抗など、内部CO₂フラックスに関連する要因のレビューが中心であった⁷⁾。そこで、本論では、最近に発表された内部CO₂フラックスの論文のレビューを器官別に行い、輸送から固定、放出まで内部CO₂フラックスの一連のサイクルを整理した。そして、樹木の内部CO₂フラックスの全体像を概観し、そのガス交換測定と炭素循環における重要性について考察した。

2. 樹液によるCO₂輸送フラックスの定量方法

樹液に溶解したCO₂はCO_{2(aq)}やHCO₃⁻、CO₃²⁻として存在する。木部内の気相と液相は平衡状態にあると仮定すると¹⁹⁾、ヘンリーの法則より、細胞間隙内CO₂分圧 ([CO₂]_{xylem}, %) と樹液の溶存無機炭素 (DIC) 濃度 ([CO₂*], mol l⁻¹) には以下の関係が成り立つ：

$$[\text{CO}_2^*] = \{1 + K_1/10^{\text{pH}_{\text{sap}}} + K_1 \cdot K_2 / (10^{\text{pH}_{\text{sap}}})^2\} \cdot K_H \cdot [\text{CO}_2]_{\text{xylem}} \quad (1)$$

K₁、K₂はそれぞれHCO₃⁻とCO₃²⁻の溶解係数、K_Hはヘンリー係数、pH_{sap}は樹液のpHである。溶解係数とヘンリー係数は木部温度 (T_{xylem}, °C) に依存するため、[CO₂*]は[CO₂]_{xylem}とpH_{sap}、T_{xylem}に依存することになる (図2)。CO₂の溶解量はpH_{sap} > 6で急激に高くなるが、これはpH_{sap} > 6でHCO₃⁻が、pH_{sap} > 8ではCO₃²⁻が形成されるためである。ただし、これまでに報告された樹木のpH_{sap}の範囲は4.5~7.4であり、CO₃²⁻はほとんど存在しないと考えられている⁷⁾。

[CO₂]_{xylem}の測定には、CO₂電極や小型のNDIRセンサー (GMP221、バイサラ社) が使用される。しかし、CO₂電極は精度が低く壊れやすい²²⁾ので、野外では耐久性の高いNDIRセンサーの使用が推奨されている。電極やNDIRセンサーは[CO₂]_{xylem}を短いインターバル (秒~分) で測定可能であり、環境要因とCO₂フラックス (式3、後述) の関係を詳細に分析するのに適している。

しかし、NDIRセンサーを木部に挿入するためには、直径約2 cm、深さ5 cm

の穴を開ける必要があるため、細い枝や幹へ適用できないという欠点がある。また、傷害呼吸によって[CO₂]_{xylem}を過大評価する危険性があるが、その程度についてはよくわかっていない²³⁾。

枝や幹のCO₂フラックス (樹皮表面のCO₂フラックス、樹液によるCO₂輸送フラックス) を測定するためには、ある幅をもったセグメントを考える必要がある (図1A, C)。セグメントの正味のCO₂輸送フラックス (F_T, μmol CO₂ m⁻³ s⁻¹) は、下から樹液によって持ち込まれるCO₂ (F_I) と上から持ち出されるCO₂ (F_O) の差として計算される：

$$F_T = F_O - F_I = f_s \cdot V \cdot \Delta[\text{CO}_2^*] \cdot 1000 / 3600$$

ただし F_T ≥ 0 (2)

f_sとVはそれぞれセグメントの樹液流量 (l h⁻¹) と体積 (m³)、Δ[CO₂*]はセグメント上端と下端の[CO₂*]差 (mmol l⁻¹) である (フラックスの単位は通常、面積あたりで表されるが、マスバランス式を構築して樹液によるCO₂輸送を加味した呼吸フラックスを計算するために (次節、式3)、ここでは例外的に体積あたりで表す)。樹皮や木部のガス拡散抵抗が小さく、かつ多量のCO₂が下から持ち込まれる場合や、木部のCO₂貯留能力が非常に大きい場合には、セグメント上端の[CO₂*]が下端よりも小さくなり (Δ[CO₂*] < 0)、F_Tは負の値を示すかもしれない。そのような場合には、F_TはCO₂の放射拡散速度や下から持ち込まれたCO₂の放出フラックス、貯留フラックスと関連すると

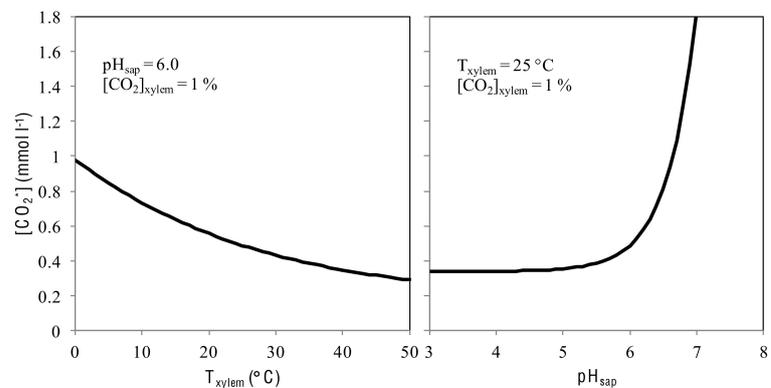


図2 木部温度 (T_{xylem}) と樹液のpH (pH_{sap}) が、樹液の溶存無機炭素濃度 ([CO₂*]) に与える影響

T_{xylem}に対する依存性 (左図) は式(1)より、気相のCO₂濃度 ([CO₂]_{xylem}) = 1%、pH_{sap} = 6.0の条件で計算した。pH_{sap}に対する依存性 (右図) は、[[CO₂]_{xylem} = 1%、T_{xylem} = 25°Cの条件で計算した。

考えられる(次節参照)。しかし、これまでに $F_T < 0$ のケースは報告されておらず、そのプロセスについて詳しいことはわかっていない。根の F_T を測定する場合には、根系全体をひとつのセグメントとみなして、地際の $[CO_2]_{\text{xylem}}$ と土壌間隙内 CO_2 濃度を測定する²⁴⁾(図1B)。根系の F_T を土壌表面の CO_2 フラックス(E_{soil} , $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ ground s}^{-1}$)と比較する場合には、単位を合わせるために式(2)の V を根の分布範囲(m^2)に置き換える。

最近、木部内の CO_2 輸送フラックスを樹皮表面の CO_2 と O_2 フラックスの比(みかけの呼吸商、AQR)から推定する新しい方法が発表された²⁵⁾。 O_2 は CO_2 よりも水に溶けにくい(20°C で CO_2 の28分の1)性質に着目した方法で、 O_2 フラックスが実際の呼吸能力(R_S)に相当する(O_2 は水に全く溶けない)と仮定すると、樹液による CO_2 の持ち去りが多い場合には $AQR < 1$ 、木部内の CO_2 輸送がない場合は $AQR = 1$ (ただし、呼吸の基質は全て炭水化物であると仮定)、下から CO_2 が持ち込まれる場合には $AQR > 1$ となる。野外で必要な設備がガスサンプリング用のチェンバーだけなので、多点の測定や機器の持ち込みが困難な場所での測定に向いている。しかし、AQRを推定するためには、樹体からチェンバーへのガス拡散が定常状態になるまで(1日以上)待つ必要があり、NDIRセンサーのようにフラックスの時間変化を詳細に知ることはできない。また、 CO_2 と異なり O_2 は大気中に豊富にあるため、呼吸による O_2 の微量変化を計測するためには、質量分析計などの高価な機器を必要とする。詳細については原著²⁵⁾を参照されたい。

3. 幹、根、枝における木部内の CO_2 輸送

セグメント内の全ての CO_2 フラックスは以下のマスバランス式で表わされる²⁶⁾：

$$R_S = E_A + F_T + \Delta S \quad (3)$$

R_S は呼吸フラックス、 E_A は外部へ放出されるフラックス(樹皮表面の CO_2 フラックス)、 F_T は樹液の CO_2 輸送フラックス、 ΔS はセグメントへの貯留フラックスである(単位は全て $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$)。チェンバー法で測定されるのは E_A であり、通常は呼吸のみを測定するために暗処理される。これまでのガス交換測定をベースにした研究は $E_A = R_S$ と仮定してきたことに

なる。 ΔS は $[CO_2^*]$ の時間変化と幹の含水量から計算される。樹液に CO_2 が貯留される場合は $\Delta S > 0$ となり、樹液から CO_2 が放出される、または希釈される場合に $\Delta S < 0$ となる。 ΔS の変化は F_T や E_A と比べて小さいため²⁶⁻²⁸⁾(図3A)、今のところあまり重要視されていない。本論でも ΔS の説明は省略する。

幹では F_T を含めた各 CO_2 フラックスの日変化が詳しく調べられている。 F_T は樹液流量とよく似た日変化パターンを示し、*Platanus occidentalis*では蒸散の盛んになる日中に R_S の70%にも達する^{26,27)}(図3)。対照的に、チェンバー法で測定される E_A は日中にむしろ低下している。そのため、 E_A は R_S の10~50%程度であり、チェンバー法は呼吸能力を過小評価することがわかる。こうした傾向は、同じ落葉広葉樹の*Fagus grandifolia*や*Liquidambar styraciflua*、*Populus deltoides*でも確認されている²⁶⁻²⁸⁾。 F_T の増加には、樹液流量だけでなく $\Delta[CO_2^*]$ (セグメント上端と下端の溶存有機炭素濃度、 $[CO_2^*]$ の差)の増加が関与しており(式2)、それは土壌水による樹液の希釈で促進される²⁹⁾。多くの森林では土壌間隙内 CO_2 濃度($[CO_2]_{\text{soil}}$)は0.1~2%の範囲にあり³⁰⁾、幹の木部間隙内 CO_2 濃度($[CO_2]_{\text{xylem}}$) (~26%)よりかなり低い。そのため、土壌水の $[CO_2^*]$ も樹液より低くなる。蒸散が盛んになると、 $[CO_2^*]$ の低い土壌水が幹(セグメント)に引き込まれて樹液が希釈され、呼吸で発生した CO_2 の溶解、つまり $\Delta[CO_2^*]$ の増加が促進される。希釈の程度が大きいと、樹液の $[CO_2^*]$ は日中に大きく低下する^{27,28,31)}。そのような場合には、 $\Delta[CO_2^*]$ の増加が促進される一方で、外気と木部の CO_2 濃度勾配が小さくなるので E_A が低下し、 E_A と R_S の差が大きくなるだろう。 F_T が増加し E_A が R_S よりも小さくなる背景には、樹液流量だけでなく土壌水の $[CO_2^*]$ も関与している²⁷⁾。

その一方で、夜間や雨天など樹液流がほぼ停止した状態では $F_T = 0$ となるため、 E_A と R_S はほぼ一致する^{26,28)}(図3)。夜間や雨天の R_S はチェンバー法で推定できるだろう。しかし、一日の温度変化が小さいため、 R_S の温度依存性を調べるのが難しく、日中の R_S の推定も困難である。もし推定できたとしても、日中に水ストレスや呼吸基質(炭水化物、酸素)の欠乏で R_S が低下する場合には^{14,16)}、 R_S を過大評価してしまうだろう。一日を通して R_S を再現するためには、やはり F_T を考慮したほうがよい。また、 F_T を考慮することで、水ストレスや基質欠乏の R_S に対する影響

を評価できる²⁸⁾。これまで呼吸フラックスの環境応答は温度のみの単純なモデルで表現されることが多く、こうしたストレスの影響は考慮されてこなかった。樹液によるCO₂輸送の実態を明らかにすることは、モデルの高度化にもつながる。

幹のF_Tは、*P. occidentalis*や*P. deltoides*など温帯に生育する落葉広葉樹で多く調べられており、日積算R_Sに占める割合は14~55%と報告されている²⁶⁻²⁸⁾。また、熱帯の常緑広葉樹や暖温帯の針葉樹では、みかけの呼吸商(AQR)が季節を通して測定されており、雨季、乾季を問わずR_Sの19~43%が輸送または貯留されることが明らかになっている^{25,32)}。地上部非同化器官の呼吸量は森林総生産量(GPP)の7~50%を占めると考えられており、バイオマスの大きな幹の呼吸はその大部分を占める。かなりのCO₂が幹から上へ輸送されている可能性がある。

根系のF_Tについては、土壌表面のCO₂フラックス(E_{soil})と同じくらい大きいことが、*P. deltoides*の人工林で報告されている²⁴⁾。また、*Quercus robur*では、環状剥離によって根呼吸を抑制するとF_Tが日中に大きく低下し、その低下量はE_{soil}の約20%に達した³³⁾。*Pinus taeda*や*Picea abies*でも、土壌呼吸で発生したCO₂の多くが幹のE_Aや[CO₂]_{xylem}に含まれることが報告されている^{23,34)}。根系のF_Tと樹液の[CO₂*]の日変化パターンは幹の場合とよく似ており、樹液流のない夜間には[CO₂*]の増加が確認されている^{24,33)}。根の表皮も樹皮と同様にガス拡散抵抗が高く、幹とよく似たプロセスで樹液によるCO₂の持ち去りとE_{soil}の低下が起きていると考えられる。土壌呼吸はGPPの40~80%を占める³⁵⁾ことを考えれば、根からも多量のCO₂が地上部へ輸送されている可能性が高い。チェンバー法を使ったこれまでの研究は土壌の呼吸能力も過小評価しているかもしれない。

*P. abies*では、幹の[CO₂]_{xylem}とE_{soil}、地温の季節変化が測定されており、それらの相関分析から、根の成長の盛んな時期に根系のF_Tが増加することが示唆された²³⁾。おそらく、成長呼吸が活発になることで根の[CO₂]_{xylem}が高くなり、CO₂の樹液への溶解量が増えるのだと思われる。幹でも肥大成長の盛んな時期に[CO₂]_{xylem}が高くなるのが多数の種で報告されており³⁶⁾、同じようにF_Tが増加するかもしれない。また、根の[CO₂]_{xylem}は幹直径に比例して増加することが、*P. occidentalis*で報告されている²⁷⁾。太い樹木は

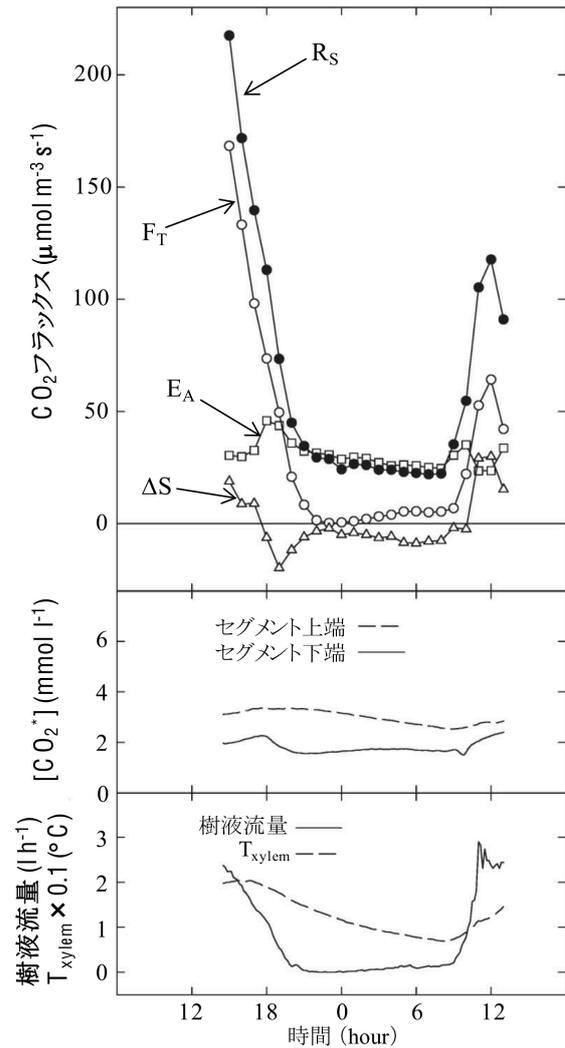


図3 CO₂フラックス、樹液の溶存無機炭素濃度 ([CO₂*])、樹液流量、木部温度 (T_{xylem}) の日変化
*Platanus occidentalis*の幹で2002年の10月中旬に測定された。文献26のFig. 3を改変 (出版社の許諾済み)

根のバイオマスが大きいために呼吸量も大きい。さらに、細い樹木と比べて木部や外樹皮が厚くガス拡散抵抗が高いため、[CO₂]_{xylem}が高くなりやすい。太い樹木ほど根や幹のF_Tが大きくなる可能性がある。チェンバー法の誤差は、成長期や太い樹木で特に大きくなるかもしれない。

根系内を輸送されるCO₂には、根呼吸で発生したものと、土壌水に含まれる微生物呼吸で発生したCO₂がある(図1B)。根呼吸と微生物呼吸では利用する炭素プールが異なるため(前者は樹体内の炭水化物を、後者はリターに含まれる有機物を利用する)、炭素循環プロセスを正確に再現するためには、どちらが主要なソースなのか明確にする必要がある。*P. taeda*の人工林のように[CO₂]_{soil}が幹の[CO₂]_{xylem}と同じくら

い高い(1.8~7.2%)森林では、土壌水の寄与が大きく、微生物呼吸が F_T の大部分を占める場合がある³⁴⁾。しかし、先に述べたように、多くの森林では $[CO_2]_{soil}$ は $[CO_2]_{xylem}$ よりも低い。そのため、 F_T の大部分は根呼吸に由来すると考えられている。実際に、*P. occidentalis*では根呼吸が F_T の90%以上を占めていた²⁴⁾。また、*Eucalyptus*属の人工林では同位体分析から、根呼吸は蒸散の増加に伴って低下するが、微生物呼吸は低下しないことが確認されており³⁷⁾、根呼吸が F_T の主要なソースであることを裏付けている。チェンバー法は土壌呼吸のなかでも主に根呼吸を過小評価すると考えられる。

枝については、*P. occidentalis* (枝直径1~3 cm)で F_T のポテンシャルが測定されており、 R_S の19~70%を占めると報告されている²⁹⁾。これは太い幹と同じくらい大きな割合であるが、この実験では、ポテンシャルを測定するために $[CO_2^*]$ がほぼゼロの溶液を枝に吸水させている。野外では、幹から枝へ多量の CO_2 が持ち込まれるはずであり、枝の $[CO_2^*]$ はゼロよりも高く、樹液に溶ける CO_2 の量はずっと少ないと予想される。その上、枝は幹よりも木部の割合が小さくガス透過性も高いので、枝自身の呼吸で発生した CO_2 が蓄積されにくい。結果的に、枝では F_T が R_S に占める割合は幹よりも小さくなると予想される。実際に*Betula pendula*と*Fagus sylvatica*の枝(直径1~2 cm)では、枝を切断して樹液を停止させても E_A が増加しないことから、 F_T は無視できるほど小さいと結論されている³⁸⁾。

呼吸 CO_2 の樹液による輸送と放射方向の拡散を組み込んだ呼吸フラックスの再現モデルでは、樹冠部の細い幹について、下から多量の CO_2 が持ち込まれる場合には E_A が R_S を上回り、 CO_2 の放出場所になる可能性が指摘されている³⁹⁾。これは幹のみを対象に構築されたモデルだが、同様のことは枝にも当てはまるだろう。もし、このモデルの予測が正しければ、チェンバー法は太い幹や根系の R_S を過小評価するだけでなく、枝や細い幹の R_S を過大評価することになり、樹木の垂直的位置に関わらず呼吸能力を正しく評価できないこととなる。これまで、多くの研究がチェンバー法で E_A の垂直変化を測定し、上部にある枝や幹ほど若いために細胞あたりの呼吸能力(ここでは E_A)が高くなると報告してきた⁴⁰⁾。しかし、そこには樹液によって輸送された CO_2 が上乘せされている可能性があり、 R_S の垂直変化は、実際にはもっと小さいのかも

しれない。枝や細い幹について F_T と E_A の関係を野外で実測した例はまだないので、今後はこうした予測を野外調査で検証していく必要があるだろう。

このような CO_2 の輸送と放出のバランスの変化は、木部のサイズに対してだけでなく、温度変化に対しても起こりうる。呼吸フラックスが温度上昇とともに指数関数的に増加することはよく知られた事実だが、温度が上昇すると木部では CO_2 の溶解量の減少(ヘンリーの法則、図2)と拡散速度の増加(フィックの法則)が同時に進行するために、 CO_2 の放出が促進される²⁹⁾。そのため、高温域ほど R_S に占める E_A の割合が高くなる。このように、樹液による CO_2 輸送は E_A の値だけでなく、その温度依存性にも影響を与える。

4. 輸送された CO_2 の行方

根や幹から樹液によって上方向に輸送された CO_2 の行方は、途中で大気中に放出されるか(図1A、Cの E_A)、または木部や葉の葉緑組織の光合成によって固定されるか(図1A、C、Dの固定)の2通りである。このような CO_2 の行方の調査には、炭素同位体(^{13}C 、 ^{14}C)を植物に吸収させてその行方をトレースする方法が適している。枝や葉の葉緑組織が木部内の CO_2 を固定できることは、1970年に発表された*Pinus elliotii*の実生を用いたトレース実験ですでに確認されている⁴¹⁾。しかし、木部内の CO_2 の行方を、定量的に調べた研究はこれまでにほとんどない。また、稚樹や苗木を対象とした実験が多いため、森林全体の炭素循環と結びつけて考えることが難しかった。大きな樹木を対象にしたトレース実験は、Bloemenらによってごく最近に初めて行われた⁴²⁾。その実験では、*P. deltoids*の若木(樹高7~11m)の根元へ樹液と同程度の濃度に調整した ^{13}C ラベル溶液を直接注入して、根系や幹から輸送された CO_2 の行方を調べている。その結果、樹木全体における ^{13}C の固定量は注入した量の6~17%であり、根系や幹から上へ輸送された CO_2 の一部は固定されることが明らかになった。若い*P. deltoids*の人工林で、土壌呼吸で発生した CO_2 の約50%が幹へ輸送されたという報告がある²⁴⁾。研究サイトが異なるので乱暴かもしれないが、その報告とBloemenらの結果と合わせて考えると、固定量は土壌呼吸の3~9%に相当する計算になる。ただし、Bloemenらの実験では根元より上にある幹から新たに加わる CO_2 は考慮されていないので、木部内を輸送される全ての CO_2 で考えると固定

量はもっと大きくなるだろう。また、カルビンサイクルのCO₂固定酵素（ルビスコ）は¹³Cよりも¹²Cを好む性質があるので、実際の固定量はさらに大きくなる可能性がある。

Bloemenらの実験では、器官別（枝、葉、幹）の固定量も分析されており、枝が主要な固定の場であることが明らかにされた。大きな樹木では、一般的に枝よりも幹のバイオマスのほうが大きい。しかし、枝は樹冠の下にある幹よりも日射量が多く、光合成を行ううえで都合がよい。また、枝のほうが幹よりも若いために樹皮の光透過率が高く、葉緑組織の密度も高い^{7,20,43}。葉と比較した場合には、炭素の固定効率的は枝のほうがはるかに低いが、前節で説明したように枝はCO₂を蓄積しにくいいため、根系や幹から持ち込まれたCO₂の大部分は葉に到達する前に放出されてしまうのだろう^{42,44,45}。こうした特徴を考えると、枝で固定量が大きいのは当然かもしれない。樹液によるCO₂輸送は、葉緑組織をもたない根で発生したCO₂を枝まで持ち込んで固定することが可能であり、樹木の炭素利用効率を高めると考えられる。

では、こうした木部内CO₂の固定量は、外気CO₂を利用した葉の光合成量と比べてどのくらいの大きさなのだろうか。*P. deltoides*と*P. occidentalis*の枝や葉では、ラベル溶液の吸水と葉のガス交換測定が同時に行われ、木部内CO₂の固定量と葉の光合成量が比較されている。その結果、木部内CO₂の固定量は、光合成量の0.2~6%にすぎないことが明らかにされた^{44,46}。特に、*P. deltoides*の枝を用いた実験では、幹の樹液[CO₂*]の2~3倍に相当する溶液を吸水させ、そのうちの55%が固定されたにも関わらず、その固定量は葉の光合成量のわずか2%であった⁴⁵。木部内を輸送されるCO₂が個体の成長やGPPに与える影響はそれほど大きくないのかもしれない。ただし、若い個体では枝や幹の光合成が肥大成長や冬芽の形成に重要な役割を果たすことが明らかになっている²¹。枝や幹の葉緑組織は、その場の呼吸で発生したCO₂を主に利用しており、木部内を輸送されたCO₂の寄与は小さいのかもしれない。

5. まとめ

*Populus deltoides*や*Platanus occidentalis*といった温帯の若い落葉広葉樹を中心に、根や幹の呼吸で発生したCO₂の10~50%以上（日積算ベース）が樹液に溶け

て、枝や葉へ輸送される事実が明らかにされつつある。CO₂の輸送フラックス（F_T）は蒸散量が大きくなるほど大きくなる傾向があり、これまで呼吸フラックス（R_S）に等しいと仮定されてきた幹や土壌表面のCO₂フラックス（E_A、E_{soil}）は、晴天の呼吸能力を大きく過小評価している危険性がある。木部の径が小さくなるとCO₂が貯留されにくくなるため、上部へ輸送されたCO₂の大部分は、樹冠部の枝や細い幹から放出される可能性が高い。その結果、チェンバー法は樹冠部の呼吸能力を過大評価するかもしれない。このように、チェンバー法は器官の場所に関わらずその呼吸能力を正しく評価できない可能性がある。そのため、R_Sを測定する場合にはF_Tを同時に測定して、誤差の程度を確かめる必要がある。

樹液によるCO₂輸送の影響を評価する方法として、これまでにマスバランス式や、みかけの呼吸商、安定同位体を利用する方法が提案されている。しかし、どの方法も輸送フラックスの推定に多くのパラメータや仮定を必要とする。マスバランス式（式2、3）に関しては、下から持ち込まれるCO₂量が大きくなると、R_SとF_Tの推定精度が低下することが指摘されている²⁷。この問題を解決するには、セグメントの下から持ち込まれるCO₂とセグメントの中で発生したCO₂を分離する必要があるが、その方法はまだ確立されていない。樹液によるCO₂輸送の実態調査と平行して、異なる手法による推定値の比較や仮定の妥当性の評価など、手法の検証と改良を行う必要がある。

輸送されたCO₂の一部は枝や幹の葉緑組織や葉によって同化される。しかし、その同化量は、外気CO₂を利用した葉の光合成量の6%以下であり、あまり大きくないようである。木部内のCO₂輸送が森林の総生産量（GPP）や生態系呼吸量に与える影響は小さいかもしれない。

ただし、こうした樹木の内部CO₂フラックスの調査は、限られた種で短期的にしか行われていない。*Abies grandis*や*Pseudotsuga menziesii*のような蒸散量の小さい種では、樹冠を除去して蒸散を停止させても幹のE_Aと[CO₂]_{xylem}がほとんど変化せず、F_Tが非常に小さい可能性が示唆されている⁴⁷。内部フラックスは、蒸散量以外にも、[CO₂]_{xylem}、温度、pH、木部や樹皮の拡散抵抗、葉緑組織の光合成能力、光環境、葉と非同化部のバイオマス比など、多くの要因に依存している（式1、2）。それぞれの要因は、種や生育環

境、季節、齢によって変化するため⁷⁾、内部フラックスもそれに応じて複雑に変化すると予想される。例えば、幹の太い老齢木では、 $[\text{CO}_2]_{\text{xylem}}$ やガス拡散抵抗が大きくなる一方で、樹冠の葉密度が低下して枝への日射量が増えるので、GPPに占める内部フラックスの重要性は、若齢林よりも大きくなるかもしれない。また、高標高の森林では生育期間が短いためにGPPが低標高よりも低くなるが、高標高では気温が低いために樹液への CO_2 の溶解量が増え(図2)、内部フラックスは低標高よりも大きくなるかもしれない。このように、今回の報告事例よりも輸送量、固定量ともに大きくなる可能性もあり得ると考える。内部フラックスの研究はまだ始まったばかりであり、今後、さまざまな種、生育環境で長期的に研究を行う必要があるだろう。

謝辞

この研究は、科学研究費若手研究B(18780114)と新学術領域研究S(22114513)の支援を受けて行われた。ジョージア大学のRobert O. Teskey博士には、マスバランス式の解釈に関する質問に対し、丁寧に答えて頂いた。また、静岡大学の水永博己博士と榎本正明博士には有益なコメントを頂いた。ここに記して感謝する。

Received March 13, 2014, Accepted March 26, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

- Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Clark, D.A. and Sanford, R.L. (1994) Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minuartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia* 100, 213-220.
- Cavaleri, M.A., Oberbauer, S.F. and Ryan, M.G. (2006) Wood CO_2 efflux in a primary tropical rain forest. *Global Change Biol.* 12, 2442-2458.
- Pruyn, M.L., Harmon, M.E. and Gartner, B.L. (2003) Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the central cascades of Oregon. *Oecologia* 137, 10-21.
- Gartner, B.L., Moore, J.R. and Gardiner, B.A. (2004) Gas in stems: abundance and potential consequences for tree biomechanics. *Tree Physiol.* 24, 1239-1250.
- Hook, D.D., Brown, C.L. and Wetmore, R.H. (1972) Aeration in trees. *Bot. Gazette* 133, 443-454.
- Sorz, J. and Hietz, P. (2006) Gas diffusion through wood: implications for oxygen supply. *Trees*, 34-41.
- Teskey, R.O., Saveyn, A., Steppe, K. and McGuire, M.A. (2008) Origin, fate and significance of CO_2 in tree stems. *New Phytol.* 177, 17-32.
- Negisi, K. (1978) Daytime depression in bark respiration and radial shrinkage in stem of a standing young *Pinus densiflora* tree. *J. Jap. For. Soc.* 60, 380-382.
- Negisi, K. (1979) Bark respiration rate in stem segments detached from young *Pinus densiflora* trees in relation to velocity of artificial sap flow. *J. Jap. For. Soc.* 61, 88-93.
- 原 襄 (1994) 植物形態学 朝倉書店 pp180
- Ford, C.R., Wurzbarger, N., Hendrick, R.L. and Teskey, R.O. (2007) Soil DIC uptake and fixation in *Pinus taeda* seedlings and its C contribution to plant tissues and ectomycorrhizal fungi. *Tree Physiol.* 27, 375-383.
- Levy, P.E., Meir, P., Allen, S.J. and Jarvis, P.G. (1999) The effect of aqueous transport of CO_2 in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiol.* 19, 53-58.
- Bowman, W.P., Barbour, M.M., Turnbull, M.H., Tissue, D.T., Whitehead, D. and Griffin, K.L. (2005) Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO_2 efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. *New Phytol.* 167, 815-828.
- Saveyn, A., Steppe, K. and Lemeur, R. (2007) Drought and the diurnal patterns of stem CO_2 efflux and xylem CO_2 concentration in young oak (*Quercus robur*). *Tree Physiol.* 27: 365-374.
- Saveyn, A., Steppe, K. and Lemeur, R. (2007) Daytime depression in tree stem CO_2 efflux rates: Is it caused by low stem turgor pressure? *Ann. Bot.* 99, 477-485.
- Spicer, R. and Holbrook, N.M. (2007) Effects of carbon dioxide and oxygen on sapwood respiration in five temperate tree species. *J. Exp. Bot.* 58, 1313-1320.
- Maier, C.A. and Clinton, B.D. (2006) Relationship between stem CO_2 efflux, stem sap velocity and xylem CO_2 concentration in young loblolly pine trees. *Plant Cell Environ.* 29, 1471-1483.
- Cerasoli, S., McGuire, M.A., Faria, J., Mourato, M., Schmidt, M., Pereira, J.S., Chaves, M.M. and Teskey, R.O. (2009) CO_2 efflux, CO_2 concentration and photosynthetic refixation in stems of *Eucalyptus globulus* (Labill.). *J. Exp. Bot.* 60, 99-105.
- Hari, P., Nygren, P. and Korpilahti, E. (1991) Internal circulation of carbon within a tree. *Can. J. For. Res.* 21, 514-515.
- Pfanz, H., Aschan, G., Langenfeld-Heyser, R., Wittmann, C. and Loose, M. (2002) Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* 89, 147-162.
- Saveyn, A., Steppe, K., Ubierna, N. and Dawson, T.E. (2010) Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants. *Plant Cell Environ.* 33, 1949-1958.
- McGuire, M.A. and Teskey, R.O. (2002) Microelectrode technique for in situ measurement of carbon dioxide concentrations in xylem sap of trees. *Tree Physiol.* 22, 807-811.

23. Etzold, S., Zweifel, R., Ruehr, N.K., Eugster, W. and Buchmann, N. (2013) Long-term stem CO₂ concentration measurements in Norway spruce in relation to biotic and abiotic factors. *New Phytol.* 197, 1173-1184.
24. Aubrey, D.P. and Teskey, R.O. (2009) Root-derived CO₂ efflux via xylem stream rivals soil CO₂ efflux. *New Phytol.* 184, 35-40.
25. Angert, A. and Sherer, Y. (2011) Determining the relationship between tree-stem respiration and CO₂ efflux by δO₂/Ar measurements. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25, 1752-1756.
26. McGuire, M.A. and Teskey, R.O. (2004) Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external fluxes of CO₂. *Tree Physiol.* 24, 571-578.
27. Teskey, R.O. and McGuire, M.A. (2007) Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. *Plant Cell Environ.* 30, 570-579.
28. Saveyn, A., Steppe, K., McGuire, M.A., Lemeur, R. and Teskey, R.O. (2008) Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoides* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia* 154: 637-649.
29. McGuire, M.A., Cerasoli, S. and Teskey, R.O. (2007) CO₂ fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters, and temperatures. *J. Exp. Bot.* 58, 2159-2168.
30. Amundson, R.G. and Davidson, E.A. (1990) Carbon dioxide and nitrogenous gases in the soil atmosphere. *J. Geochemical Exploration* 38, 13-41.
31. Teskey, R.O. and McGuire, M.A. (2002) Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant Cell Environ.* 25, 1571-1577.
32. Angert, A., Muhr, J., Negron Juarez, R., Alegria Muñoz, W., Kraemer, G., Ramirez Santillan, J., Barkan, E., Mazeh, S., Chambers, J.Q., and Trumbore S.E. (2012) Internal respiration of Amazon tree stems greatly exceeds external CO₂ efflux. *Biogeosciences* 9, 4979-4991.
33. Bloemen, J., Agnessens, L., Van Meulebroek, L., Aubrey, D.P., McGuire, M.A., Teskey, R.O. and Steppe, K. (2014) Stem girdling affects the quantity of CO₂ transported in xylem as well as CO₂ efflux from soil. *New Phytol.* 201, 897-907.
34. Moore, D.J.P., Gonzalez-Meler, M.A., Taneva, L., Phippen, J.S., Kim, H.S. and DeLucia, E.H. (2008) The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide. *Oecologia* 158, 1-10.
35. Bond-Lamberty, B. and Thomson, A. (2010) A global database of soil respiration data. *Biogeoscience* 7, 1915-1926.
36. Pruyn, M.L., Gartner, B.L. and Harmon, M.E. (2003) Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *New Phytol.* 154, 359-372.
37. Grossiord, C., Mareschal, L. and Epron, D. (2012) Transpiration alters the contribution of autotrophic and heterotrophic components of soil CO₂ efflux. *New Phytol.* 194, 647-653.
38. Wittmann, C. and Pfanz, H. (2007) Temperature dependency of bark photosynthesis in beech (*Fagus sylvatica* L.) and birch (*Betula pendula* Roth.) trees. *J. Exp. Bot.* 58, 4293-4306.
39. Holtta, T. and Kolari, P. (2009) Interpretation of stem CO₂ efflux measurements. *Tree Physiol.* 29, 1447-1456.
40. Damesin, C., Ceschia, E., Le Goff, N., Ottorini, J.M. and Dufrêne, E. (2002) Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytol.* 153, 159-172.
41. Zelawski, W., Riech, F.P. and Stanley, R.G. (1970) Assimilation and release of internal carbon dioxide by woody plant shoots. *Can. J. Bot.* 48, 1351-1354.
42. Bloemen, J., McGuire, M.A., Aubrey, D.P., Teskey, R.O. and Steppe, K. (2013) Transport of root-respired CO₂ via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO₂ efflux in trees. *New Phytol.* 197, 555-565.
43. Aschan G., Wittmann C. and Pfanz H. (2001) Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* 15, 431-437.
44. McGuire, M.A., Marshall, J.D. and Teskey, R.O. (2009) Assimilation of xylem-transported ¹³C-labelled CO₂ in leaves and branches of sycamore (*Platanus occidentalis* L.). *J. Exp. Bot.* 60, 3809-3817.
45. Bloemen, J., McGuire, M.A., Aubrey, D.P., Teskey, R.O. and Steppe, K. (2013) Assimilation of xylem-transported CO₂ is dependent on transpiration rate but is small relative to atmospheric fixation. *J. Exp. Bot.* 64, 2129-2138.
46. Stringer J.W. and Kinnerer T.W. (1993) Refixation of xylem sap CO₂ in *Populus deltoides*. *Physiol. Plant.* 89, 243-251.
47. Ubierna N., Kumar A.S., Cernusak L.A., Pangle R.E., Gag P.J. and Marshall J.D. (2009) Storage and transpiration have negligible effects on δ¹³C of stem CO₂ efflux in large conifer trees. *Tree Physiol.* 29, 1563-1574.

Internal CO₂ Flux in Trees: from Transport of CO₂ by Xylem Sap to its Fixation by Chlorenchyma

Atsuhiko Iio*

Center for education and research in field science, Agricultural faculty, Shizuoka University