

炭素循環 むかし・いま・みらい*

林 隆 久**

Carbon Circulation on the Earth

Takahisa HAYASHI

(平成13年9月受理)

1. は じ め に

炭素は、原子量がほぼ12からなる、原子番号6番の元素である。和名では、「炭のもと」と記し、英語名カーボン (carbon) はラテン語の「木炭」が語源である。炭素元素は結晶化し、炭・白墨・ダイヤモンドなどさまざまな形状をとりうるが、たいていは水素、酸素、窒素、イオウ、リンなどと結合して有機化合物となり、生物 (有機) 体を構成している。地球上で最も多量に存在する炭素の有機化合物は、セルロースであり、これは大半が高等植物それも樹木に存在する。

2. 循環している炭素

地球上の大半の炭素 (99.9%以上) は炭酸塩として海洋底や海洋をはじめとする地球内部に存在している。計算上では僅かに0.02%程度の炭素が循環しているにすぎない。植物は大気中の二酸化炭素と水からグルコースをはじめとする糖類を合成することが出来る。この反応を炭素固定と呼ぶが、これは植物が太陽エネルギーを利用して光合成反応を行うことができるためである。植物は、さらに土壌中の無機イオンも利用し、アミノ酸や脂質など生物に必要な個々の分子を合成し、さらにそれらを高分子につなぎ合わせて、細胞や多細胞体を形作る。植物が持つ、他の生物に依存しない元素 (栄養) 摂取のしくみを独立栄養と呼ぶ。もちろん、森林を形成している樹木も独立栄養の能力を持っている。人間をはじめとする動物全般、カビ類、バクテリア等の生物は、植物が合成した炭素化合物 (有機化合物) を摂取することによってその生命体を形成しうる (従属栄養)。従って、地球上の生物は、植物の存在無しには生きられない。

3. 炭素を固定する生物

樹木は、樹種によっては果実や葉を形成することにほとんどのエネルギーを消費してしまうものもあるが、セルロースを主とする木質資源を樹幹に長期間貯め込むものが一般的である。草本植物は、1年経てば枯れて再び二酸化炭素と水に分解されるが、樹木は、何十年・何百年もの間炭素を固定した状態で生き長らえる。さて、樹木が炭素をどのようにして貯留していくのか、それは樹幹の成長のしくみに

* 第56回木研公開講演会 (平成13年5月18日) において講演

** 木質生命科学部門遺伝子発現分野 (Laboratory of Gene Expression)

Key words: Cellulose, Woody plants, CO₂, Genome

鍵がある。樹幹はその表層組織のみが生きており、外側に向かって炭素を細胞壁として貯蔵していく。毎年、樹幹が太くなっていく所以である。内部は、そのほとんどが細胞の亡がらであり、生きた細胞は存在しないが、強固な細胞壁が縦横につながっている。我々は、これを木材として、家屋の柱や材料に用いている。非常に強固な生物材料である。その成分は、セルロースを主としてリグニンやヘミセルロースからなる。

4. セルロースの代謝

地球上で最も多い有機化合物はセルロースである。植物、主として樹木によって生産・蓄積されている。セルロースは、生物的・化学的・物理的にも難分解性の高分子複合体として、長期に渡って安定に存在しうる。しかしながら、高等植物のセルロース生合成の仕組みについては、生化学的メカニズムはほとんど分かっていない。セルロースを分解するセルラーゼの遺伝子については、セルラーゼがセルロースを合成する時期・部位で発現していることが遺伝子の解析技術によって明らかとなった。このことは、セルロースの生合成過程において、分解反応も必要であるということを示している。

植物のセルロース合成酵素遺伝子は、もともと綿繊維細胞由来の cDNAs のランダムシーケンスのデータから、微生物セルロース合成酵素遺伝子 (*BcsA*) のホモログとしてクローニングされたものである^{1,2)}。そのミュータントについては、アラビドプシスを用いて解析されつつあるが、分子育種に結びつくものはない。グルコース残基が重合していくためには、基質である UDP-グルコースが大量に供給される必要がある。シンクの場合は、シュクロースシンターゼ (UDP-グルコース+フラクトース=シュクロース+UDP) が共役して UDP-グルコースをセルロース合成酵素に供給していることが示唆されている。*Acetobacter xylinum* (セルロース合成菌) においては、植物由来のシュクロースシンターゼを発現させることによって、セルロースの生産量を数倍量上げることに成功しているが³⁾、植物では不明である。いずれにしても、植物セルロース生合成の生化学的メカニズムが全く解明されておらず、その制御機構が分からないため、その前駆体のレベルを操作することでセルロースの分子育種を試みているのが現状である。

5. 炭素循環 むかし

地球は隕石の衝突と蓄積によって46億年前に形成され、その揮発成分が原始大気（大半是水蒸気と二酸化炭素）となった。原始の時代は、地表近くではマグマオーシャンによって熱せられてガスとなり、超低温の上空では冷却されて雨となり、ガスと雨の状態を繰り返していたようである。丸山茂徳氏と磯崎行雄氏によると、約40億年前に原始海洋が出来ることによって、大量の二酸化炭素が海洋に溶解、大気中の二酸化炭素の減少とともに大気による温室効果が無くなったと解析されている⁴⁾。その後、光合成生物が出現して二酸化炭素を有機物に換え、その代わりに酸素を放出し、現在のように酸素濃度は約20%に、そして二酸化炭素濃度は約0.03%になった。光合成細菌が海洋で大量発生し、それが死滅したものが石油として堆積し、植物・樹木が堆積して地層の中で嫌氣的に堆積したものが石炭であると考えられている。特に石炭紀の時期は、地球上の大陸は森林によっておおわれていたが、これを分解する動物・カビ・微生物が十分に発達・進化していなかったのであろう。シロアリの出現は、Cretaceous period (白亜紀) ごろと考えられている (図1)。

人類文明の発祥の地、エジプト、メソポタミア、インダス、黄河のそれぞれの地域は、もともと森林におおわれていた。人は、生活のために木を切り、家を建て、燃料に使うだけでなく、レンガや陶器を作るために大量の木材を消費した。その結果、特に文明の発祥地は砂漠化が進行している。文明は、確実に二酸化炭素の排出量を増大させているのである。炭素循環を正常化させるために、森林・樹木と人

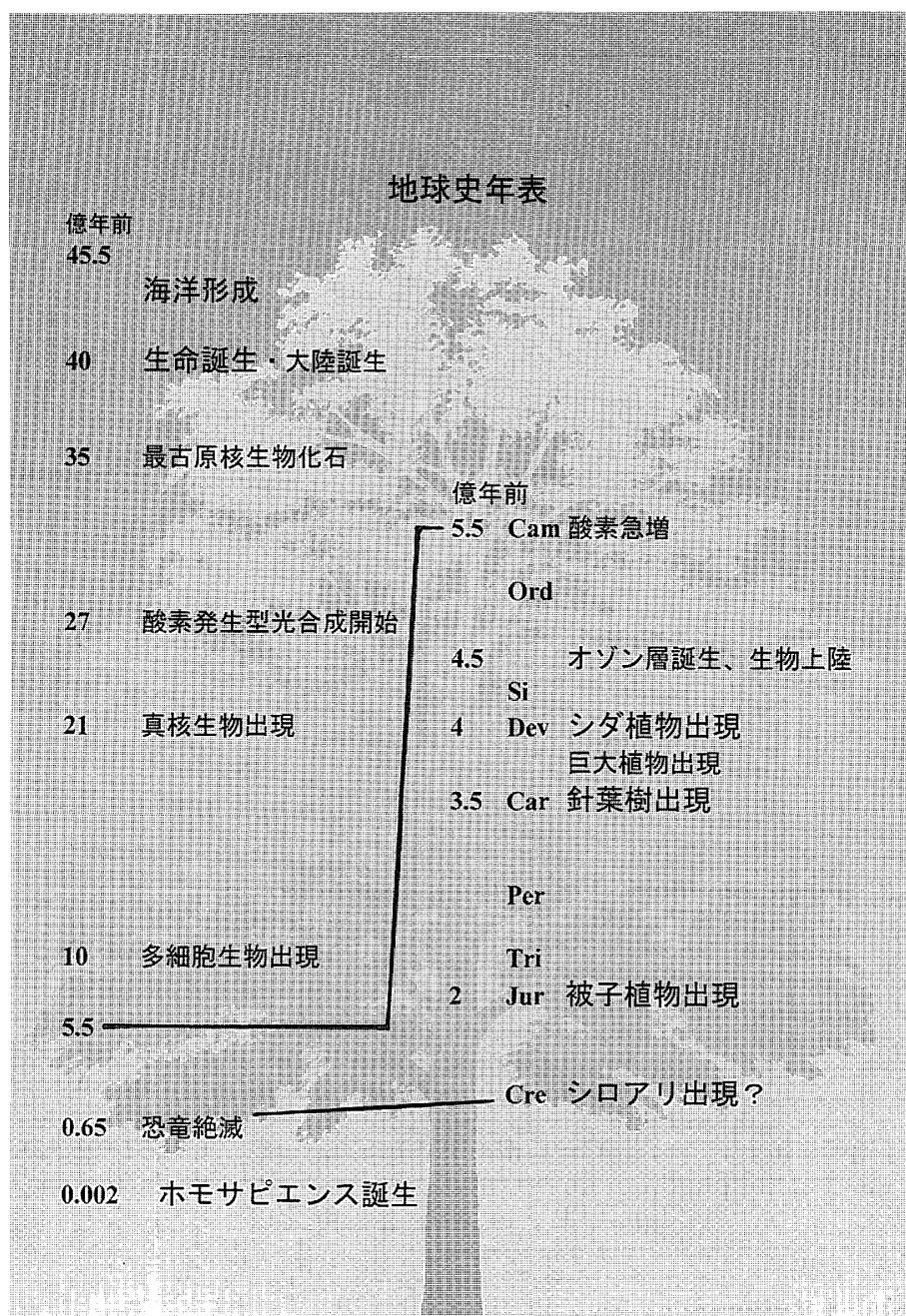


図1 地球史年表

間との関わりが問われている。

6. 炭素循環 いま

現在問題となっている地球温暖化は、1760年に英国で始まった産業革命以降、排出されつづけている二酸化炭素が原因である。二酸化炭素は、地表から放出される赤外線を熱に変換して大気中に閉じ込めるため、地球に温室効果をもたらす。従って、大気中の二酸化炭素濃度0.01%の差が数℃前後の温度変化をもたらすのである。産業革命以前の大気中二酸化炭素濃度は約0.0275%だったが、1997年には約

0.0365%となり、地表上の温度は3.0°C上昇した。このままだと2100年には0.0780%にまで増加し、さらに地表上の温度は2.5°C以上上昇すると考えられている。日本人は、家屋を電化（照明・冷蔵庫・洗濯機・エアコン・テレビなど）し、ガスを使い、自動車を持つだけでなく、それらの産業に努めたことから、地球上たぐいまれなる炭素エネルギー消費国となっている。我が国の二酸化炭素放出量は、炭素換算で1人あたり約2.5トン、国全体で3.3億トンとなっている。ちなみに、発展途上国の化石エネルギー消費の増加も深刻になりつつある。例えば現在の中国は全体で1.8億トンの炭素を放出しているが、ライフスタイルの変化とともに2100年にはその6倍に達することが予測されている。2100年の最悪のシナリオは、地球上の二酸化炭素の濃度が0.1%以上増加し、温度が5°C以上上昇する。大気中の二酸化炭素濃度と地表温度の関係については、単に平均温度の変化だけではなく、寒暖の差が大きくなり、局地的に寒冷化したり、猛暑になったりするようである。

産業革命以降、化石燃料使用の拡大に伴い、二酸化炭素排出量の増大が地球規模での温暖化をもたらした、社会的な問題となってきている。この二酸化炭素を削減する方策としては、1) 二酸化炭素排出の抑制策、2) 再生可能エネルギーの導入、3) 二酸化炭素吸収源の活性化策が考えられている。エネルギー効率の高い燃料電池は利用されつつある。再生エネルギーの導入としては、化石燃料から原子力への転換は安全性に問題があるため、細々ではあるが太陽光、水力、風力、バイオマス、地熱などのエネルギー化を試みているのが現状である。我が国は、省エネ対策が結構進んでいるけれども、地球破局のシナリオを自ら正すためには、国民1人あたりの化石燃料の消費量を半分にしなければならない。果たして、できるだろうか？

炭素は酸素と反応して酸化されることにより、強大なエネルギーを生み出すことができるため、生物はこのエネルギーを利用して活動し、巨大化し、進化してきた。平均的な日本人ひとりが、米・パンなどの食物を摂取し、呼吸として放出する二酸化炭素中の炭素量は年間約80キログラムで、平均年齢77歳まで生きたとして、約6.4トンの炭素を二酸化炭素として放出することになる。例えば4人家族の家ならば、約200坪の庭を持ち、そこに植物・樹木をぎっしり植えれば、4人の人間が放出する二酸化炭素は、全て固定できるという計算が成り立つ。

7. 炭素循環 みらい

森林を二酸化炭素の吸収源として見ると、地球上の森林は約600億トン/年の炭素を光合成により吸収し、その半分を植物自身の呼吸によって大気中に放出していることから、実際の炭素固定量は約300億トン/年と推定される。しかし、森林生物による落葉・枯死体の分解等によってその固定量を全て放出しており、現在定常状態では森林の炭素収支はプラスマイナスゼロと算出されている。只木良也氏によると、森林破壊による大気中への二酸化炭素の放出は炭素量として30億トン/年にも上ると概算している。化石燃料の燃焼による炭素放出量は約60億トン/年であるため、年間約90億トンの炭素が大気中に放出されていることになる。現在、大気中には約7,000億トンの炭素が二酸化炭素の形で存在している。そのうち、約4分の1が計算上、化石燃料由来と考えられる。

地球環境対策として、現在砂漠化している土地や森林伐採後の土地に植林して、人工林を増やすことが試みられている。現在のところは、植林されている樹木の大半は、紙・パルプ原料にすることを目的とした、アカシア・マングロウやユーカリなどの早生樹である。森林を木材生産の場として考えるならば、パルプ・木質構造物として利用するだけでなく、再生可能エネルギー源としても利用できるようになるかもしれない。人工林によって増大した木質資源は、蓄積しすぎるならば、エネルギーに転換することにより、大気中の二酸化炭素量の調節も可能となるだろう。

樹木の炭素固定能力が弱いことを津山孝人氏らが発見した⁵⁾。それによると、木本植物は草本植物の

20%程度の炭素固定速度しかないそうである。しかしながら、樹木の葉は草本植物と同じレベルの光合成関連酵素活性、電子伝達能力および生化学的機能を保持しており、何故固定レベルが低いのが謎である。もし、地球上の森林の7%が、草本植物と同じ炭素固定能（5倍）を獲得した樹木に置き換わるとすると、化石燃料によって放出される年間約60億トンの炭素は全て森林に固定できるようになるだろう。樹木のバイオテクノロジーによって、セルロースを高度に蓄積する樹木を作り出すことは、可能になりつつある。

8. 樹木ゲノムプロジェクトの現状

現代はゲノムの時代と言われている。生物の遺伝情報を探り、その機能を明らかにすることが育種に利用できる。木本植物は多年生であるとともに個体サイズが大きいが、遺伝子組換えなどの分子育種が急速に発展しつつある。森林は炭素の生物学的シンクであるとともに、再生可能資源である。森林のキャパシティーを上げるには、林木の機能を高めることが課題となる。

スギのゲノムサイズは約 $6 \times 10^9 \sim 1 \times 10^{10}$ とヒトの2倍から3倍、マツは 2×10^{10} とヒトの10倍近くの大さきがあるが、遺伝子の数で見ると、ヒトの3万から4万個に対してシロイヌナズナは3万個弱と2/3ほどである。つまり、針葉樹ゲノムの全塩基配列の解読には、ヒトゲノムプロジェクトの数倍から十倍の労力が必要である。

1998年に米国の Sederoff を中心とする研究グループが、テーダマツの圧縮あて材および木部由来の cDNA ライブラリーから1,192クロンの部分塩基配列を決定し、公開した⁶⁾。そして、現在までに9,715クロンの部分塩基配列が dbEST データベースに登録されている (<http://www.cbc.umn.edu/Research/Projects/Pine/DOE.pine/index.html>)。

また、ジョージア大学でテーダマツの150,855クロンをシークエンスし、アノテーション作業によって、最大42,000種類の遺伝子が見積もられている⁷⁾。

ニュージーランドでも EST プロジェクトが進んでおり⁸⁾、現在までにラジアータマツから30万クロン、ユーカリから10万クロンの EST データが蓄積されている。

スウェーデンでは、ポプラを研究材料として EST プロジェクトが進んでいる⁹⁾。今日までに、(活動期および休眠期の)形成層、幼葉、成熟葉、花芽、引張あて材、老化組織由来の cDNA ライブラリーより33,446クロンがすでにシークエンスされた。さらに、成長点や根、心材や樹皮などのその他多数の組織由来の cDNA ライブラリーデータが蓄積されつつあり、一部のデータは GenBank に公開される予定 (<http://www.biochem.kth.se/PopulusDB/frame2.html>)。

我が国では、「スギのゲノム解析とその高度利用に関する基礎的研究」という表題でプロジェクトが動いており、これまでに1,398個の特異的な EST 塩基配列が決定され¹⁰⁾、ホームページ上で公開されている (<http://www.ffpri.affrc.go.jp/labs/cjgenome/database/cjdatae.html>)。

引用文献

- 1) J.R. PEAR, Y. KAWAGOE, W.E. SCHRECKENGOST, D.P. DELMER and D.M. STALKER: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **93**, 12637 (1996)
- 2) Y. IHARA, F. SAKAI and T. HAYASHI: *Wood Res.*, **84**, 1 (1997)
- 3) T. NAKAI, N. TONOUCHI, T. KONISHI, Y. KOJIMA, T. TSUCHIDA, F. YOSHINAGA, F. SAKAI and T. HAYASHI: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 14 (1999)
- 4) 丸山茂徳、磯崎行雄: 生命と地球の歴史、岩波新書 (1998)
- 5) M. TSUYAMA, H. KOBAYASHI, M. SHINYA, H. YAHATA, and Y. KOBAYASHI: *J. Forest Res.*, **1**, 79 (1996)
- 6) I. ALLONA, M. QUINN, E. SHOOP, K. SWOPE, S.S. CYR, J. CARLIS, J. RIEDL, E. RETZEL, M.M. CAMPBELL,

- R. SEDEROFF and R.W. WHETTEN : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, 9693 (1998)
- 7) W.W. LORENZ and J.F.D. DEAN : Tree Biotechnology in the next Millenium, Stevenson, Washington, USA, p. 30 (2001)
- 8) A. SHENK, A. GRIERSON, I. HAVUKKALA and J.D. WATSON : *FRI Bulletin*, **203**, 76 (1997)
- 9) F. STERKY, S. REGAN, J. KARLSSON, M. HERTZBERG, A. ROHDE, A. HOLMBERG, B. AMINI, R. BHALERAO, M. LARSSON, R. VILLARROEL, M. VAN MONTAGU, G. SANDBERG, O. OLSSON, T.T. TEERI, W. BOERJAN, P. GUSTAFSSON, M. UHLEN, B. SUNDBERG and J. LUNDEBERG : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, 13330 (1998)
- 10) T. UJINO-IHARA, K. YOSHIMURA, Y. UGAWA, H. YOSHIMARU, K. NAGASAKA and Y. TSUMURA : *Plant Mol. Biol.*, **43**, 451 (2000)