



Title	高 CO ₂ 濃度が CAM 型植物のガス交換速度と CO ₂ 収支量に与える影響
Author(s)	川満, 芳信; 中山, 博之; 竹内, 誠人; 村山, 盛一
Citation	琉球大学農学部学術報告 = The Science Bulletin of the Faculty of Agriculture. University of the Ryukyus(46): 15-27
Issue Date	1999-12-01
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3660
Rights	

高CO₂濃度がCAM型植物のガス交換速度とCO₂収支量に与える影響

川満芳信*・中山博之*・竹内誠人*・村山盛一*

Yoshinobu KAWAMITSU, Hiroyuki NAKAYAMA, Makoto TAKEUCHI and Seiichi MURAYAMA : Effects of CO₂ concentration on gas exchange rate and CO₂ balance in some CAM Plants

キーワード : CO₂収支量, コダカラベンケイソウ, 高CO₂濃度, パイナップル, ガス交換速度, リンゴ酸, セイロンベンケイソウ, セイタカベンケイソウ

Key words : CAM, CO₂ balance, CO₂ concentration, Pineapple, *Kalanchoe pinnata*, *K. digremontiana*, *K. gastonis bonnierer*, Gas exchange rate

Summary

This paper described that the effects of CO₂ concentration on gas exchange rate and CO₂ balance in four CAM plants, including a pineapple, *Kalanchoe pinnata*, *K. digremontiana* and *K. gastonis bonnierer*. We measured the gas exchange rate at 350, 700, 1400 and 2800 ppm of CO₂, 25/30°C of night/day temperature, and 20 to 40 Klx of light intensity. In addition, malate content and PEP carboxylase activity were determined at each CO₂ levels. The gas exchange rate and CO₂ balance of the pineapple in Phase-1 increased with the rise in the CO₂ concentration. Whereas in *K. pinnata*, *K. digremontiana* and *K. gastonis-bonnierer*, the gas exchange rate and CO₂ balance were not changed as CO₂ concentration were increased from 350 to 2800 ppm. At the enriched CO₂ conditions, the increase in total CO₂ balance of pineapple was higher than those of *K. pinnata*, *K. digremontiana*, and *K. gastonis bonnierer*. At 2800ppm of CO₂, the increased CO₂ balance relative to those at 350 ppm was 246% for pineapple, 147% for *K. pinnata*, 158% for *K. digremontiana*, and 128% for *K. gastonis bonnierer*. We concluded that the effect of the CO₂ concentration in the pineapple was remarkable.

*琉球大学農学部生物生産学科

琉球大学農学部学術報告 46 : 15~27 (1999)

はじめに

現在、地球上のCO₂濃度は徐々に上昇している。琉球大学農学部で測定したところ、1999年5月現在で日中362ppm前後で推移している。大気CO₂濃度が植物に与える影響については様々な角度から検討され、特に、C₃、C₄植物に関しては数多く研究され、その結果、高CO₂濃度はC₃植物の光合成速度および乾物生産を促進すると云われる(川満, 1996)。C₄植物については大気CO₂濃度で既に光合成速度が飽和に達しているため、CO₂濃度の上昇による影響は僅かである(川満, 1996)。このように高CO₂濃度の影響に関する研究は多くあるものの、熱帯、亜熱帯地域や乾燥、半乾燥地で栽培もしくは自生しているCAM植物に関する研究例は少なく、沖縄等の亜熱帯地域におけるパインアップル生産に与える影響についてはほとんど明らかにされていない。しかし、将来遭遇するであろう地球環境の変化を予測し、高CO₂濃度がCAM植物の生理、生態面に与える影響を様々な角度から明らかにしておく必要がある。

本稿では熱帯、亜熱帯地域に生息し、特異的な光合成代謝経路を有する4種のCAM型植物について、現在の大気CO₂濃度である350ppmから倍の700, 1400, 2800ppmに上げ、CAM型ガス交換およびCO₂収支量、および葉の有機酸含量の日変化を測定し、CAM型光合成とCO₂濃度上昇との関係を検討した。

材料および方法

供試材料はPCK型CAM植物であるパインアップル(*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne)系統N67-10を、NADP-ME型であるセイロンベンケイソウ(*Kalanchoe pinnata* Pers.)、コダカラベンケイソウ(*K. digremontiana* Hanet et perr), セイタカベンケイソウ(*K. gastonis bonnierer*)を用いた。パインアップルは、1995年3月6日に沖縄県農業試験場名護支場より入手したえい芽苗を、病虫害駆除のため1週間日陰で乾かし、3月17日に発根促進剤インドール酪酸(塩野義製薬、オキシベロン)の10ppm液に2時間浸漬後、赤色土(国頭マージ)を詰めた1/2000aワグネルポットに植え付けた。セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイタカベンケイソウは葉をパミスサンドを詰めたバット内で発芽させ、草高約20cmの苗をバーミキュライトを詰めた1/5000aワグネルポットに植え付け、ガラス室内で育成した。灌水は土壌の乾き具合を見て適宜行った。施肥は液肥を週1回の割合で1ポット当たり500ml与えた。その組成は、6mM Ca(NO₃)₂·4H₂O, 12mM KNO₃, 2mM KH₂PO₄, 2mM MgSO₄·7H₂O, 25μM H₃BO₃, 10μM MnSO₄·4H₂O, 20μM ZnSO₄·7H₂O, 0.5μM CuSO₄·5H₂O, 0.5μM H₂MoO₄, 0.1mM FeNa-EDTAであった。

CO₂交換速度測定

図1にCAM型光合成測定装置の概略を示した。CO₂交換速度の測定は、陽光ランプ(D-400, 東芝)を光源とするグロスチャンバー内で、自作の通気式同化箱を用いて行った。陽光ランプとチャンバーの間には熱線をカットするため深さ6.5cmの水槽を設置した。陽光ランプは同化箱との距離や照射方向を調整し葉面における光むらが生じないようにした。グロスチャンバー内の温度は、ラジエーターをクーリクス(CTE-82W, ヤマト)と連結し、温度制御した水を循環させて行った。グロスチャンバー内の温度はガス交換速度測定条件温度に設定した。

本測定システムを被測定ガスの流れに沿って概説すると以下の通りである(図1)。まず、空気を室外に設置したコンプレッサー(ACP)により取り込み、圧力調整器(PR)で圧力を調整しマスフローコントローラー(MFC)で流量を調整した後、CO₂濃度は30% CO₂ボンベ(N₂ balance)から添加し制御した。添加量はマスフローコントローラー(MFC)で調節し、CO₂濃度を均一にするため取り込んだ外気と添加空気をミキシングボックス(Mixing Box)内で攪はんした。その後、混合空気は厚さ15mmのアクリ

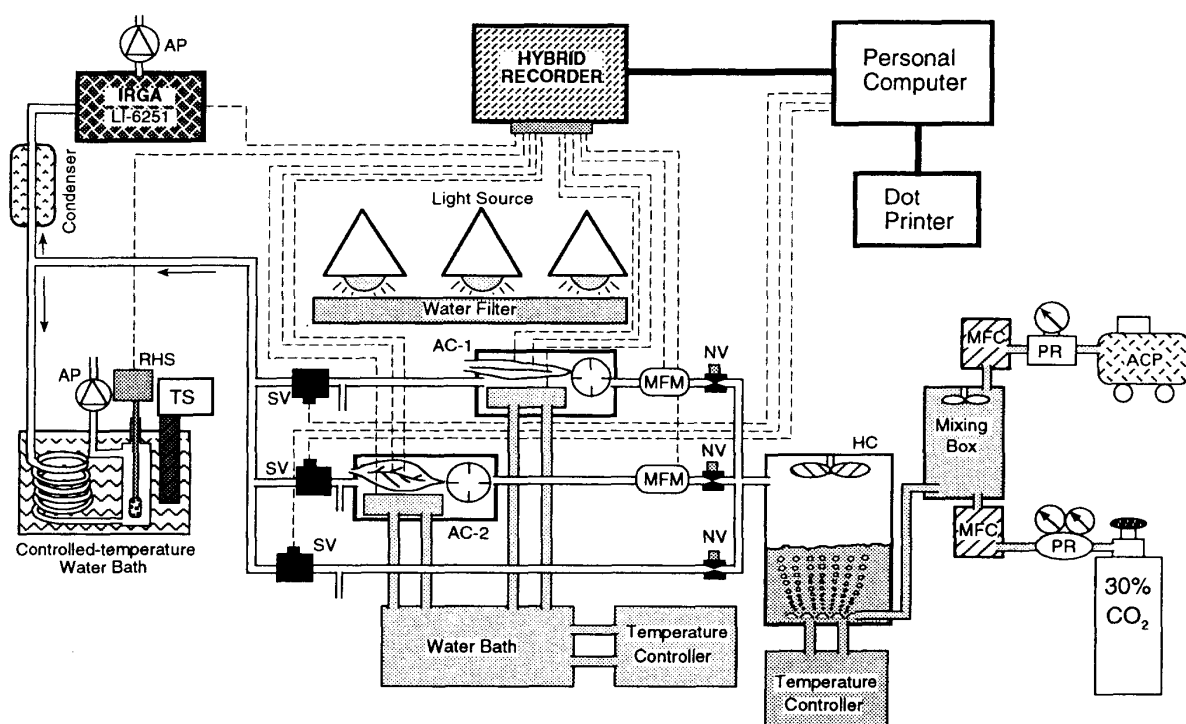


Fig. 1. Schematic diagram of gas exchange system for CAM Plants.

AC: Assimilation Chamber ACP: Air Compressor AP: Air Pump
 HC: Humidity Controller IRGA: CO₂ Analyzer MFC: Mass Flow Controller
 MFM: Mass Flow Meter NV: Needle Valve PR: Pressure Regulator
 RHS: Relative Humidity Sensor SV: Solenoid Valve TS: Thermostat

ル樹脂製の湿度制御装置(HC)(別名:バブリング装置)に送られ、装置内の水温で飽和の水蒸気圧空気を作成した。水温はクールニクス(CTE-82W, ヤマト)を用いて制御し、同化箱や通気系パイプ内で結露しないように同化箱温度に比べ5℃以上低く設定した。バブリング装置内の空気拡散部は導入空気が水と接触する面積および時間が最大になるように、穴のサイズや数を決定した。また、装置内上部にはファンを設置し、導入空気が設定水温で飽和するようにした。バブリング装置を通過した空気は3つの系路に分かれ、2系統は同化箱へ、1系統はCO₂濃度および相対湿度のレファレンスガスとして比較ガス経路に流した。

同化箱の流入空気量はニードルバルブで調整した後、マスフローメーター(MFM)(SEF-1, エスツェク)で計測され、信号はハイブリッドレコーダー(HR-3500, 横川)に送られた。同化箱は各々の供試材料の測定葉に合わせて形状を決め、ラノリンとパラフィンの混合物(85:15, w/w)を用いて同化箱内を密閉した。同化箱内は温度制御のためラジエーターを設置し、クールニクスで水温を制御した水を循環させ、同化箱内の温度を厳密に制御できるようにした。また、同化箱内に小型ファンを設置し、箱内のCO₂濃度および湿度が均一になるように攪はんした。葉温は葉の裏側に銅-コンスタンタン熱電対(Φ=0.1mm)を密着して、また、同化箱内の気温は光線の影響が生じないように葉の影に熱電対を設置し測定した。

CO₂濃度と相対湿度計測のため、エアポンプを用いてCO₂濃度測定用と湿度計測用に個別に吸引した。空気中のCO₂濃度は分析計が水蒸気の影響を受けるため冷凍庫を用いて除湿した後、赤外線式CO₂分析計(LI-6251, ライカー)で測定した。湿度は相対湿度計(HMP-113Y, バイサラ)を用いて測定した。相対湿度は外気温の影響を受けるため、恒温水槽内でコイル状の銅パイプを通過させ恒温状態で測定した。恒温水槽の水温はサーモスタット(TS)を用いて、様々な条件下でも結露しないように35℃に設定した。測定ガスと比較ガスは、3分20秒ごとに電磁弁で切りかえて比較ガス、同化箱1、同化箱2の順

にCO₂濃度と湿度を測定した。すなわち、10分に1回、1時間に6回、1日に144回のデータを一個体につきサンプリングした。電磁弁の制御はパーソナルコンピューター(PC-9801, NEC)により行った。測定されたCO₂濃度、相対湿度、葉温、同化箱内気温、流量は、すべてハイブリットレコーダーを経由してコンピューターに送られ、CO₂交換速度と蒸散速度、気孔伝導度を算出し、プリンターで印刷すると同時にフロッピーディスクにも保存した。

有機酸含量

パインアップルの場合、サンプリングはガス交換速度測定に用いた葉と同様の葉を別の同化箱内にセットし、被測定葉と同様に高温、高CO₂の条件下で処理し、サンプリング毎に同化箱の蓋を開け直径2cmのコルクボーラで採取した。その他の供試材料は、ガス交換測定条件と同様のCO₂濃度、温度条件に設定したグロースチャンバーにガス交換測定個体とは別の植物体を入れガス交換測定に用いた葉と同じ部位の葉から直径2cmのコルクボーラで採取した。各条件で2~3日間処理した後にサンプリングを行った。採取は、葉の先端から基部に向かって順次ディスクを打ち抜いた。設定温度は、明期30℃、暗期25℃で、光条件はパインアップルが40klx、その他の供試材料は20klxであった。日長は明期11時間、暗期13時間であった。

リンゴ酸含量は、サンプルを採取後、直ちに生重を測定し、酵素反応を停止させるため蒸留水で10分間煮沸した。その後、乳鉢で摩砕し3000rpmで10分間遠心分離した。その上澄み液をフィルター(孔径0.45μm)で濾過したものを高速液体クロマトグラフィー(検出部CDD-6A, ポンプLC-6A, カラムS CR-102H, 島津)を用いて定量した。

結 果

図2は暗期25℃、明期30℃、明期の光強度は40klxの条件下におけるパインアップルのCO₂交換速度、気孔伝導度の日変化である。まず、本研究で供試したパインアップルのガス交換速度の特徴について述べる。CAM型ガス交換速度の特徴として、1) 夜間にCO₂を吸収し、昼間にCO₂交換を停止させ、通常の緑色植物に見られるCO₂交換の日変化とは全く逆の動きをとる、2) リンゴ酸が夜間に蓄積され、昼間に消失する、3) 気孔は夜間に開き、昼間に閉じる、などが上げられる。Osmond (1978)は、CAM植物のCO₂交換の日変化パターンを体内の生化学的炭素代謝特性との関連で4つのPhase(相)に分別した。すなわち、暗期のCO₂吸収期をPhase-1、暗期から明期に変わる時期のCO₂吸収期をPhase-2、明期のCO₂交換抑制期をPhase-3、明期の後半のCO₂交換期をPhase-4と呼んだ。パインアップルのCO₂交換の日変化は、暗期にCO₂を吸収し、暗期から明期への移行期にCO₂吸収の上昇がみられ、明期前半はCO₂交換が抑制され、明期の後半にCO₂吸収を再開するCAM型光合成特有のCO₂交換の日変化パターンである。また、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイトカベンケイソウにおいてもパインアップルと同様にCAM型植物特有の日変化パターンを示した(図3~5)。また、CO₂濃度を変更してもCAM型光合成の日変化パターンは変わらなかった。

各供試個体でガス交換の日変化パターンを比較すると、パインアップル、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウは各Phaseが明瞭であるのに対し、セイトカベンケイソウは暗期25℃、明期30℃、光強度20klx、CO₂濃度350ppm条件下ではPhase-4がほとんど認められなかった。また、Phase-1におけるCO₂交換速度はパインアップルが暗期開始後約2時間で最高値に達したのに対し、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイトカベンケイソウは暗期開始後6~8時間で最大値を示した。各供試個体ともCO₂交換速度の最高値を過ぎると低下した。パインアップル、セイロンベンケイソウは最高値がPhase-1でみられたのに対し、コダカラベンケイソウはPhase-2およびPhase-4で見られた。コダカラベンケイソウは他の植物に比べてPhase-2の期間が長く、Phase-3が短く、Phase-4の開始が早いこ

とが特徴的である。しかし、CAM植物において温度や光強度条件がCO₂交換速度の日変化に影響を与えることが知られているため、本測定条件がコダカラベンケイソウやセイタカベンケイソウのCO₂交換速度の最適環境であるかは確定できない。

気孔伝導度は気孔の開閉程度を表し、値が低い場合は気孔は閉じ、高い場合は開いている。各供試材料の気孔伝導度を見ると、CO₂交換速度と同様にCAM型植物に独特な暗期に気孔を開き、明期に閉じる日変化パターンであった。

CO₂濃度の影響についてみると、各供試材料とも濃度が上昇するにつれCO₂交換速度は上昇した。しかし、CO₂濃度に対する反応は供試材料間で異なった。パイナップルでは、Phase-1においてCO₂濃度の上昇に伴いCO₂交換速度も上昇したが、他の3種においては顕著な変化は見られなかった。Phase-2, Phase-4においても、CO₂濃度の上昇にともないCO₂交換速度は上昇した。パイナップルにおけるPhase-1のCO₂交換速度の最高値は350ppmで8 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であり、700ppmでは13 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ に上昇し、1400ppmでは18 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ に増大した。Phase-2, Phase-4においてはCO₂濃度が倍加するとCO₂交換速度も約2倍になり、本研究では濃度を2800ppmまで上げたがパイナップルにおいてはPhase-2, Phase-4における飽和現象は見られなかった。

セイロンベンケイソウとコダカラベンケイソウではPhase-1のCO₂交換速度へのCO₂の影響は少なく、逆に、2800ppmではCO₂交換速度は低下する傾向もみられた。Phase-2, Phase-4ではCO₂濃度の上昇に伴いCO₂交換速度は直線的に上昇し、1400ppmから2800ppmにかけて飽和する傾向が見られた。

セイタカベンケイソウにおいてはCO₂濃度の上昇にともなうPhase-1の変化はほとんどなく、Phase-4においては350ppmでCO₂吸収が見られなかったのに対し、CO₂濃度の上昇にともないPhase-4におけるCO₂吸収が現れた。セイタカベンケイソウではPhase-4でのCO₂交換速度の飽和現象は見られなかった。

気孔伝導度は各供試材料ともCO₂濃度が上昇すると低下し、C₃, C₄植物と同様に高CO₂濃度に反応し気孔は閉じた。各供試材料において、CO₂濃度の気孔伝導度に対する影響は、Phase-2, Phase-4に比べPhase-1における影響が著しかった。図は省略したが、他の条件下におけるガス交換の日変化もこれと同様であった。

CAM植物ではPhase-1で吸収したCO₂を葉肉細胞の液胞中にリンゴ酸として蓄える。パイナップル

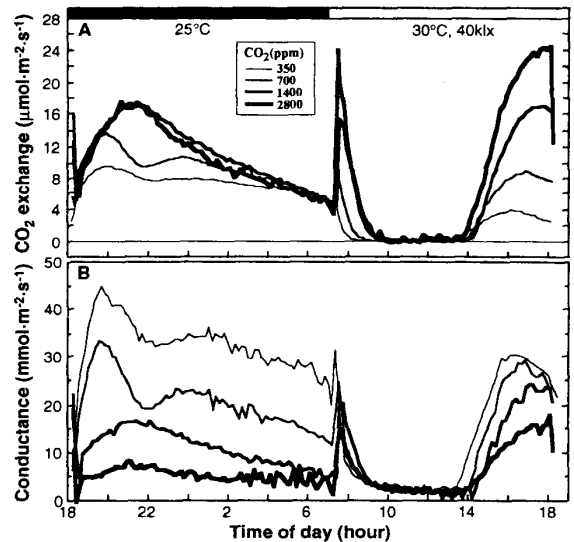


Fig. 2. Effects of CO₂ concentration on the time changes in CO₂ exchange and leaf conductance in Pineapple. Day/night temperature and light intensity during light period were 30/25°C and 40 Klx, respectively.

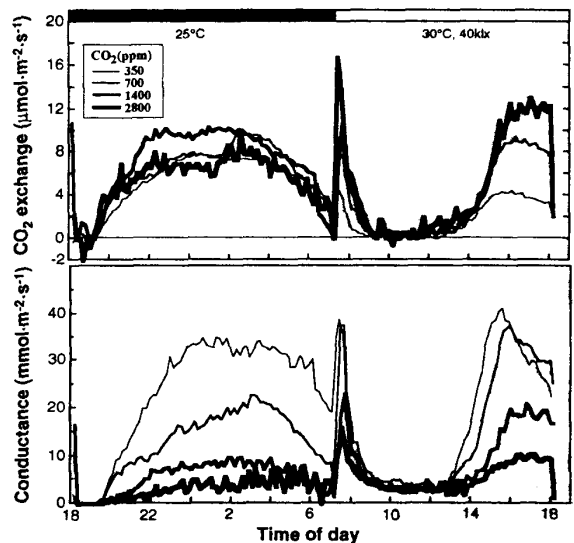


Fig. 3. Effects of CO₂ concentration on the time changes in CO₂ exchange and leaf conductance in *K. pinnata*. Day/night temperature and light intensity during light period were 30/25°C and 40 Klx, respectively.

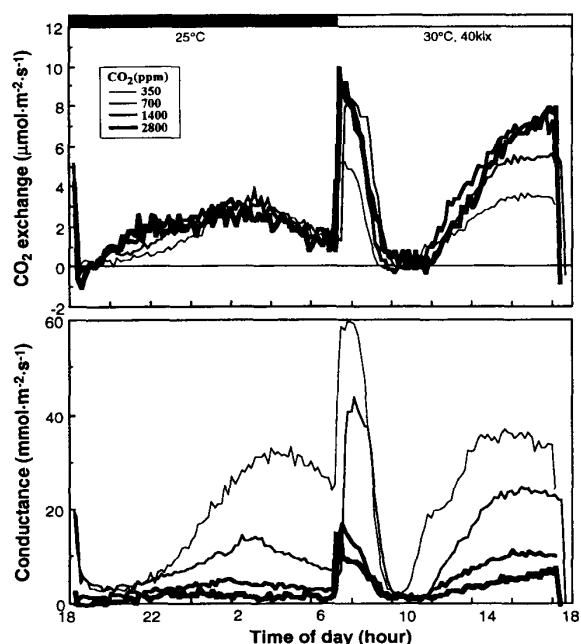


Fig. 4. Effect of CO₂ concentration on diurnal changes in CO₂ exchange and leaf conductance in *K. digremontiana*. Day/night temperature and light intensity during light period were 30/25°C and 40 Klx, respectively.

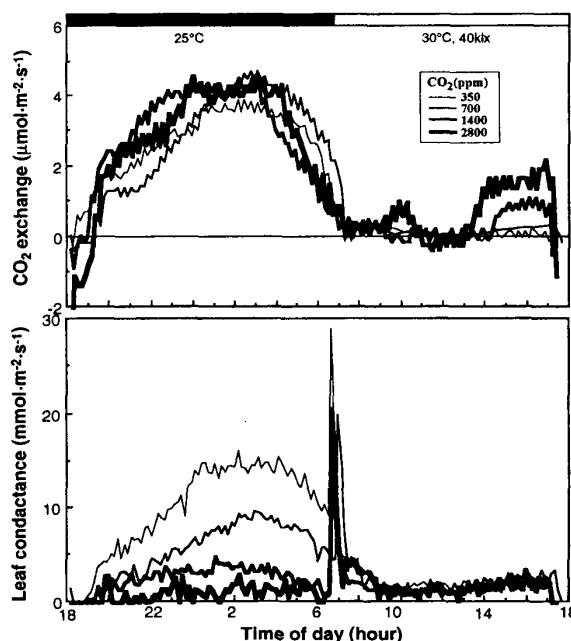


Fig. 5. Effect of CO₂ concentration on diurnal changes in CO₂ exchange and leaf conductance *K. gastonis-bonnierer*. Day/night temperature and light intensity during light period were 30/25°C and 40 Klx, respectively.

の場合、CO₂濃度が上昇するとPhase-1のCO₂交換速度も上昇したことから、リンゴ酸含量の増加が予想される。しかし、液胞の容量には形態的にみて限度があり、リンゴ酸を蓄える量にも上限があると予想される。この点を明らかにするため、Phase-1のCO₂交換速度の上昇に伴う葉のリンゴ酸含量の増加を調べた(図6)。

パイナップルのリンゴ酸含量は暗期に増加し、明期に減少するというCAM型植物特有の日変化を示した。クエン酸含量は一日中ほぼ一定の値で推移し、ほとんど変化は認められなかった。CO₂濃度を上昇させてもリンゴ酸含量は暗期に増加し、明期に減少するCAM型植物特有の日変化を示した。しかし、クエン酸含量への影響は認められなかった。CO₂濃度を上昇させるとリンゴ酸含量はPhase-1のCO₂交換速度と同様に増加した。CO₂濃度2800ppmのときのリンゴ酸含量のデータが無いため、CO₂交換速度と同様に飽和に達するかどうかは明かでない。セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイタカベンケイソウにおいてもリンゴ酸含量の日変化はパイナップルと同様に暗期に増加し、明期に減少するCAM型植物特有の日変化を示した(図7~9)。クエン酸含量は一日中ほとんど変化せず一定の値で推移した。CO₂濃度を高めてもPhase-1におけるCO₂交換速度がほとんど変化しなかったため、リンゴ酸含量には顕著な変化は認められなかった。

ここで、CO₂濃度の影響を詳細に検討するため、各条件、各Phase毎にCO₂交換速度を24時間で積分し、CO₂収支量として求めた。パイナップルのPhase-1のCO₂収支量は約1000ppm付近まで急激に上昇した(図10)。Phase-2、Phase-4のCO₂収支量はCO₂濃度が上昇するに伴い2800ppmまでは直線的に増加した。一日の総CO₂収支量は各条件とも1000ppm付近までは急激に上昇し、その後は緩や

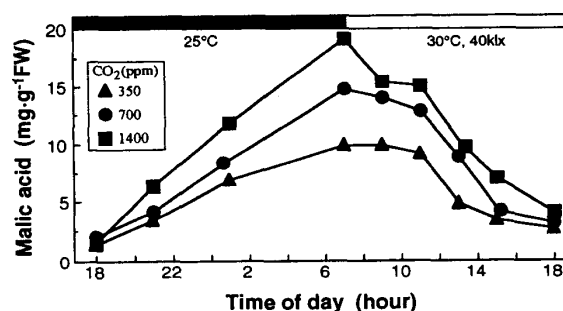


Fig. 6. Effects of CO₂ concentration on the time changes in malic acid content per fresh weight in Pineapple.

かに上昇した。また、短日条件下でも同様の動きがみられた(図11)。

セイロンベンケイソウはCO₂濃度の上昇に伴うPhase-1のCO₂収支量の増加はほとんどなく、2800 ppmでは逆に低下する傾向が見られた(図12)。Phase-2、Phase-4のCO₂収支量はCO₂濃度が上昇すると直線的に増加した。一日の総CO₂収支量は1500 ppm付近までは急速に上昇したが、その後はほとんど増加せず定常値を示すか、明期30℃、暗期25℃、光強度40klxの条件で2800ppmで減少した(図13)。

コダカラベンケイソウではPhase-1のCO₂収支量は700ppmでほぼ飽和に達し、それ以降は定常値を示した。Phase-2、Phase-4のCO₂収支量は約1500 ppm付近で飽和に達した。一日の総CO₂収支量も1500ppm付近で飽和に達した。セイトカベンケイソウのPhase-1のCO₂収支量は現在の大気濃度である350ppm付近でほぼ飽和に達し、CO₂濃度の上昇による増加はほとんどなかった。Phase-2、Phase-4のCO₂収支量はCO₂濃度の上昇にともない直線的に増加した。一日の総CO₂収支量はCO₂濃度の上昇に伴い緩やかに上昇し続けた。

表1に各供試材料の350ppmのCO₂収支量に対する各CO₂濃度のCO₂収支量の割合を示した。パインアップルではCO₂濃度が350ppmから2800ppmへ上昇すると、総CO₂収支量はそれぞれ38%、89%、146%増大した。Phase-1におけるCO₂収支量の増加は2800ppmで最大88%であった。CO₂収支量の増加程度は特にPhase-4で大きく、CO₂濃度2800 ppmでは350ppmの約7倍も増加した。セイロンベンケイソウではPhase-1のCO₂収支量の増加は最高31%であったが、Phase-2、Phase-4のCO₂収支量は約3倍に増加した。総CO₂収支量は1400ppm、2800ppmで約50%増加した。コダカラベンケイソウでもセイロンベンケイソウと同様にPhase-1での増加は比較的小さいが、Phase-2、Phase-4は1400、2800ppmで約2倍に増加した。セイトカベンケイソウはPhase-1におけるCO₂収支量の増加はほとんどないが、Phase-2、Phase-4では著しい増加がみられた。特に、Phase-4ではCO₂濃度2800ppmで21倍の増加がみられた。本研究で供試した4種間でCO₂濃度の上昇に伴う総CO₂収支量の増加程度を比較すると、パインアップルでの増加が最も大きく、セイトカベンケイソウが最も小さかった。セイロンベンケイソウとコダカラベンケイソウはほぼ同じ増加割合であった。

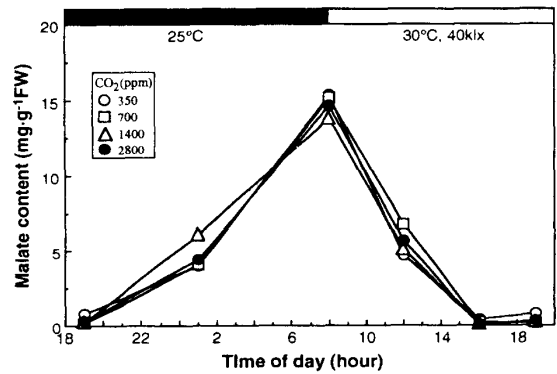


Fig. 7. Effects of CO₂ concentration on the time changes in malic acid content per fresh weight in *K. pinnata*.

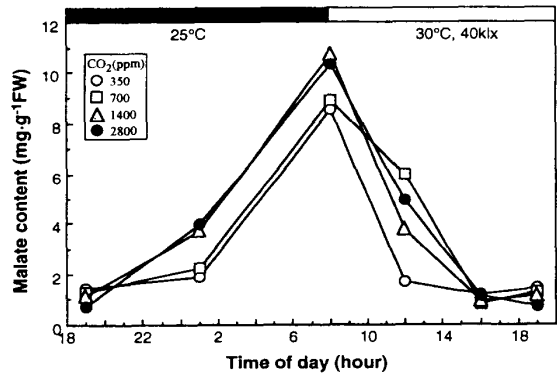


Fig. 8. Effects of CO₂ concentration on the time changes in malic acid content per fresh weight in *K. digremontiana*.

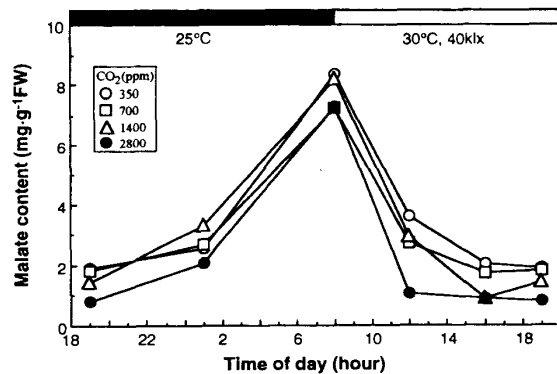


Fig. 9. Effects of CO₂ concentration on the time changes in malic acid content per fresh weight in *K. gastonis-bonnierer*.

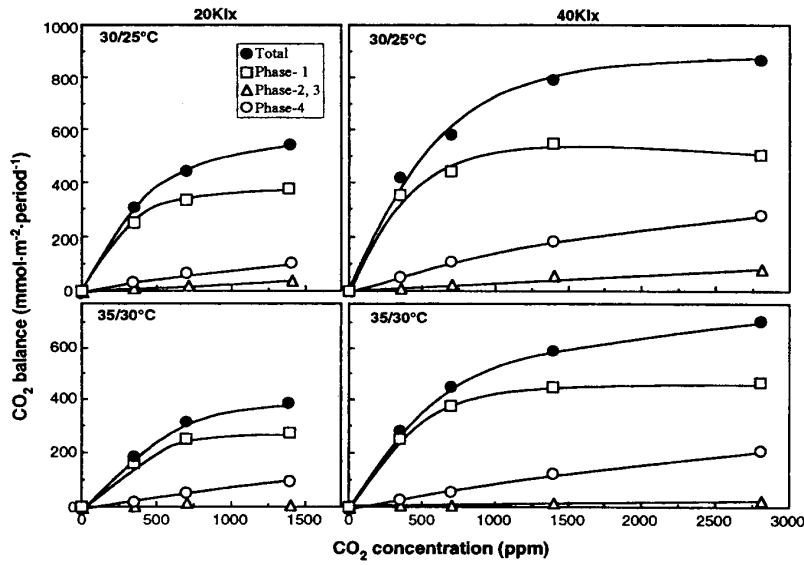


Fig. 10 Effects of CO₂ concentration on the CO₂ balance at different light intensity and day/night temperatures in Pineapple.

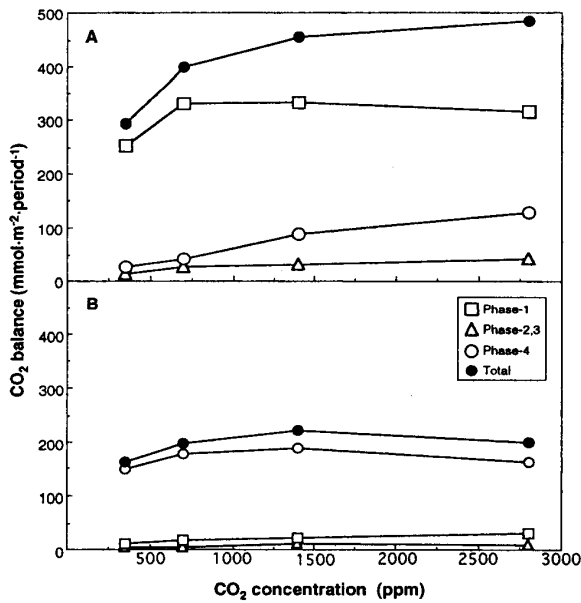


Fig. 11. Effect of CO₂ concentration on CO₂ balance at different phase in Pineapple. Light intensity and day/night temperatures were set at 40Klx and 30/25° C, respectively. (A), Control (11 hrs); (B), Short day length (9 hrs).

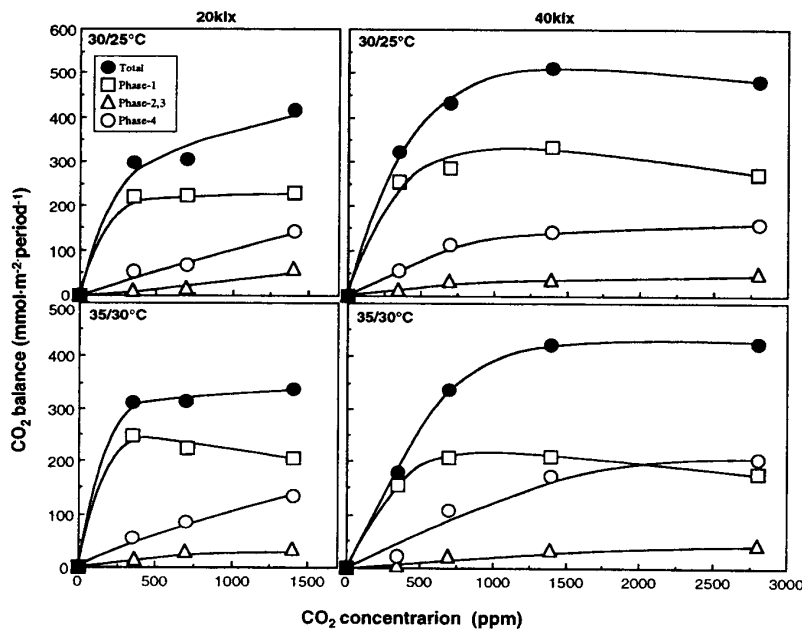


Fig. 12. Effects of CO₂ concentration, day/night temperature, and light intensity on CO₂ balance in *K. pinnata*.

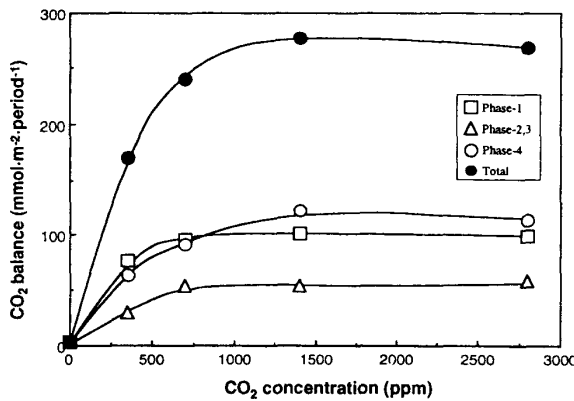


Fig. 13. Effect of CO₂ concentration on CO₂ balance in *K. digremontiana*.

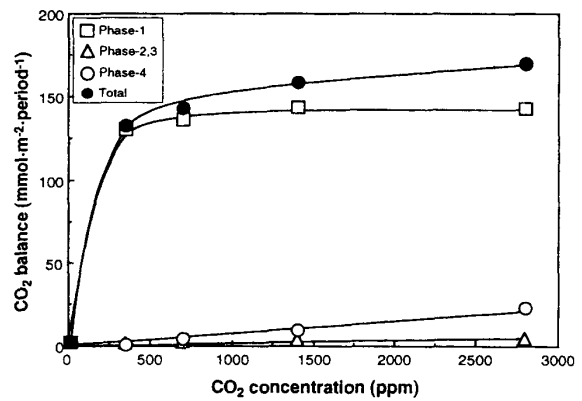


Fig. 14. Effect of CO₂ concentration on CO₂ balance in *K. gastonis-bonnierer*.

考 察

本研究では、CO₂濃度がCAM型植物のガス交換速度に与える影響を明らかにすることを目的として、まず、高CO₂濃度環境を安定的に作出できる装置を製作し、次に、その装置を用いてガス交換の日変化と併せて有機酸含量を調べ様々な面から検討した。まず、パイナップルのPhase-1のCO₂交換速度が高CO₂条件で増加したことから考察する。

パイナップルは暗期にCO₂を吸収するCAM植物特有のガス交換を営む。Holtumら(1983)は*K. daigremontiana*に、Stanら(1987)は*Agave vikmoriniana*について高CO₂条件下でCO₂交換速度を測定し、Phase-1におけるCO₂交換速度の増加は見られなかったと報告している。これと同様な結果は、本研究の場合、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイタカベンケイソウで認められた。しかし、パイナップルに関しては高CO₂条件でPhase-1のCO₂交換速度は著しく増加した。CAM植物はPhase-1で吸収したCO₂をリンゴ酸として葉の液胞中に蓄える。従来の見解では、夜間のCO₂固定酵素PEPカルボキシラーゼはCO₂との親和性が高く、低CO₂条件下でもCO₂の捕捉能力に優れ、C₄植物と同様にCO₂飽和点が低く、現在の大气CO₂濃度で既に飽和に達しているため、Phase-1のCO₂交換速度の上昇はない(Kluge and Ting,1978 ; Winter and Smith,1996)と考えられていた。また、リンゴ酸を蓄える液胞には形態的にみて制限があり、Phase-1のCO₂交換速度の増加はないと考えられる。しかし、本研究では、CO₂濃度を高めるとPhase-1のCO₂交換速度は上昇し、同様にCO₂収支量も増加した(図2)。加えて、CO₂収支量の増加に伴い暗期のリンゴ酸含量は、350ppmに対し700ppm、1400ppmでは著しく増加した(図6)。関塚ら(1995)はデンファレを用いた研究で、CO₂収支量とリンゴ酸増加量には高い正の相関関係があると述べている。パイナップルにおいてもCO₂濃度の上昇に伴うCO₂収支量の増

Table 1. Effects of CO₂ concentration on CO₂ balance in CAM plants. Values were a relative to 350 ppm.

Species	CO ₂ (ppm)	CO ₂ balance			
		Phase-1	Phase-2	Phase-4	Total
Pineapple	350	100	100	100	100
	700	125	211	205	138
	1400	154	484	356	189
	2800	188	379	742	246
<i>Kalanchoe pinnata</i>	350	100	100	100	100
	700	112	254	203	134
	1400	131	270	256	158
	2800	105	376	286	147
<i>K. digremontiana</i>	350	100	100	100	100
	700	124	184	143	141
	1400	131	183	192	163
	2800	127	199	175	158
<i>K. gastonis-bonnierer</i>	350	100	100	100	100
	700	105	200	417	108
	1400	112	298	903	120
	2800	110	370	2122	128

Note: Day length was 11 hours.
Night/day temperatures were set at 30/25°C.
Light intensity for Pineapple and *K. pinnata* was 40Klx and for *K. digremontiana* and *K. gastonis-bonnierer* was 20Klx.

加とリンゴ酸含量との間には高い正の相関関係が認められた(図省略)。CAM植物はPhase-1で吸収したCO₂をリンゴ酸として葉肉細胞の液胞中に蓄積するが、その機作に関しては不明な点も多い(Winter and Smith,1996)。パインアップルの場合、光強度の違いはリンゴ酸含量に影響を与える(野瀬,1986)。これは、環境によってリンゴ酸含量の蓄積程度が変化することを意味している。本研究の結果から、パインアップルは高CO₂条件では暗期のCO₂収支量が増加し、併せて、リンゴ酸含量も350ppmに比べ増大することが明らかになった。すなわち、パインアップルは、現在の大気CO₂濃度である350ppm条件下では、葉肉細胞にある液胞の容量を100%活用していないことが考えられる。予想されることとして、液胞にはリンゴ酸を蓄える容積が余分にあるか、もしくは、CO₂濃度の上昇に伴って何等かの方法でリンゴ酸を濃縮しているとも考えられる。他方、リンゴ酸を蓄える量、又は、濃縮機構は無限大であるとも予想されるが、CO₂濃度を1400ppmから2800ppmに上げたとき、パインアップルはPhase-1のCO₂収支量が飽和したことから、液胞の容量には限度があると考えられる。本研究では2800ppmのリンゴ酸含量を測定していないため1400ppmとの比較はできないが、CO₂収支量とリンゴ酸含量の相関が高いことから2800ppmでのリンゴ酸含量も1400ppmのそれと同量と考えられる。暗期13時間、明期11時間の日長条件下では、CO₂濃度の上昇に伴うPhase-1のCO₂収支量のピークが1000ppm付近であることから、CO₂濃度の上昇に伴うCO₂収支量およびリンゴ酸含量のピークも1000ppm付近にあると考えられる。リンゴ酸含量の増加がCO₂濃度の上昇によるものか、ただ単に液胞にリンゴ酸を蓄える容積が残っているのかは、日長処理として暗期を長くしてリンゴ酸含量の更なる増加が認められるかどうか調べる必要がある。

また、パインアップルにはリンゴ酸によるPEP-C活性のフィードバック阻害が知られている(リンゴ酸感受性)(Winter and Smith,1996)。これは、生成されたリンゴ酸によってCO₂交換速度が阻害を受けることである。本研究で供試した4種のCAM植物のCO₂交換速度は、暗期始め、または暗期中ごろに最大値を示し、暗期後半には低下した(図2~5)。この低下にはPEP-Cのリンゴ酸感受性の関与も否定できない。しかし、CO₂濃度を高めると、リンゴ酸含量もCO₂交換速度も増加した。これは、リンゴ酸含量がCO₂交換速度に阻害作用を及ぼさないのではなく、高CO₂がCO₂固定酵素に直接影響を及ぼしたと考えることもできる。

一方、Phase-2とPhase-4のCO₂交換速度は本研究で供試したパインアップル、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイタカベンケイソウにおいてCO₂濃度の上昇に伴い増加した(図2~5)。CAM植物のPhase-2とPhase-4は、CO₂をリンゴ酸として蓄える経路とCO₂を直接カルビン回路に取り込む2つの経路が同時に働く(Fischer and Kluge, 1984; Govindjee, 1982; Winter and Smith, 1996)。CO₂を直接カルビン回路に取り込む光合成経路はC₃植物と同じである(Kluge and Ting, 1978)。C₃植物は高CO₂条件下で光合成速度が増加するため(川満,1996)、Phase-2とPhase-4のCO₂交換速度の増加はC₃植物と同様の理由と考えられる。すなわち、C₃植物はRuBPカルボキシラーゼとオキシゲナーゼを同時に有するため、通常の大気条件(21%O₂, 350ppm CO₂)ではオキシゲナーゼの働きにより、グリコール酸経路に炭素が流入することによって光呼吸が活発に行われ、一度固定したCO₂の30-50%を失うことになる(今井,1988;石井・村田, 1978)。しかし、CO₂濃度上昇に伴いオキシゲナーゼと光呼吸が抑制され、光合成速度が増加する。このC₃植物でみられる光呼吸の抑制がCAM植物でも起こっていると考えられ、その結果としてPhase-2のCO₂交換速度は上昇したと考えられる。また、Phase-4のCO₂交換もPhase-2と同様に2つの経路が同時に働くと言われ(Govindjee,1982; Winter and Smith, 1996)、Phase-4のCO₂交換速度もCO₂濃度の上昇に伴い上昇したと考えられる。

パインアップルとセイタカベンケイソウのPhase-2とPhase-4のCO₂交換速度はCO₂濃度の上昇に伴い直線的に増加し、2800ppmまでは飽和に達しなかった(図2, 5)が、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウにおいては約1500ppmで飽和に達した(図3, 4)。C₃植物では600~1000ppmでほぼ飽和に達する(今井, 1988; 川満, 1996)が、パインアップルとセイタカベンケイソウは2800ppm

という高CO₂条件下でも飽和に達しなかった。C₄植物は高CO₂の影響をほとんど受けないが、それはC₄植物が空気と接触する葉肉細胞にCO₂と親和性が高く、最大反応速度の大きいPEPカルボキシラーゼを配置し、それに関わる一連のC₄代謝系を葉肉細胞葉緑体中に発達させ、C₃代謝系は維管束鞘細胞内で機能を完結させているためである(石井・村田, 1978)。加えて、C₄植物はCO₂濃縮を行ない、光呼吸を抑制し、光合成速度を高く保っている。すなわち、C₄植物はCO₂を濃縮して現在のCO₂条件下でも光合成機能を十分に発揮させているため、現在のCO₂濃度で飽和し、高CO₂の影響をあまり受けないと考えられる(川満, 1996)。一方、C₃植物はC₄植物に比べCO₂を濃縮する機能を持たないため、葉内CO₂濃度が低く、光呼吸が促進され、光合成速度はC₄植物に比べ低い。しかし、高CO₂濃度条件では、葉内CO₂濃度が上昇するため、光合成速度も上昇すると考えられる。すなわち、光合成速度は、葉内CO₂と関係があると考えられる。CAM植物はクチクラ層が発達し、また、気孔もC₃、C₄植物に比べて少ないため外気のCO₂が葉の内部に入りやすく、葉内のCO₂濃度も低いと考えられる。そのため、外気CO₂濃度でプロットしたCO₂交換速度の飽和点がC₃、C₄植物よりも高くなったと考えられる。本研究ではCO₂濃度を2800ppmまで増加させたが、パインアップルとセイタカベンケイソウのCO₂濃度の飽和点は示せなかった。Kawamitsuら(1992)は、高CO₂条件下でCAM植物の光合成速度を気相型酸素電極を用いて測定し、パインアップルはCO₂濃度が約5%でCO₂交換速度は飽和することを明らかにしている。これより、CAM植物のCO₂濃度によるCO₂交換速度の飽和点は非常に高いと考えられる。しかし、これら測定がPhase-2とPhase-4に限られ他Phaseでは調べられていない。CO₂濃度が上昇すれば、Phase-2とPhase-4のCO₂交換速度は増加するが、それが、直接CO₂収支量の著しい増加につながるとは言い難い。

本研究では、パインアップルの1日のCO₂総収支量は1000ppm付近までは急激に増加したが、その後は緩やかに増加した(図10)。これは、CO₂総収支量の増加が、1000ppm付近まではPhase-1のCO₂収支量の増加に大きく支配され、1000ppm以上のCO₂濃度ではPhase-2とPhase-4の影響を受けたためである。Phase-1のCO₂収支量はPhase-2とPhase-4に比べ極めて高く、1日のCO₂総収支量はPhase-1のCO₂収支量によって大部分を占められている。そのため、CO₂濃度を上げてPhase-1のCO₂交換速度の増加がなく、CO₂収支量が増加しなければ、1日のCO₂総収支量はそれほど増加しないと考えられる。本研究では、パインアップルのPhase-1のCO₂収支量は、1000ppm付近で飽和に達することが明らかになった(図10)。Phase-2とPhase-4のCO₂交換速度の飽和CO₂濃度は約5%付近にあると考えられる(Kawamitsuら,1992)。以上の結果を踏まえ、パインアップルのハウス栽培における夜間のCO₂施肥について考察すると、施肥CO₂濃度は1000ppm付近が有効と考えられる。

次に、水利用効率(光合成速度と蒸散速度の比)について考察する。CO₂濃度の上昇に伴い気孔伝導度は減少し、蒸散速度も減少した(図2)。パインアップルの場合、Phase-1のCO₂交換速度は上昇するため、水利用効率は飛躍的に増大する。また、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイタカベンケイソウはCO₂交換速度の上昇は少ないが気孔伝導度が低下したため水利用効率は上昇する。すなわち、CO₂濃度の上昇はCAM植物の水利用効率を上昇させる。

以上みてきたように、CO₂濃度の上昇に伴いCAM植物のCO₂交換速度は促進され、一日のCO₂収支量も増大した。ここで、CO₂濃度が現在の350ppmから700ppmに増加したときCO₂収支量は1ppm当り、422.4 $\mu\text{mol}\cdot\text{day}^{-1}$ 増加し、加えて、水利用効率も飛躍的に上昇する結果が得られた。本研究は短期間の測定結果であり、高CO₂濃度条件が一時的にCO₂交換速度に影響したとも考えられる。今後は、高CO₂濃度条件がCAM植物のCO₂交換速度に及ぼす影響を長期的に調べる必要がある。また、パインアップルの品質などCAM植物の生殖器官に及ぼす影響は明らかにされておらず、今後、研究する予定である。

摘 要

本研究は、地球温暖化ガスの一つであるCO₂濃度の上昇が、CAM植物のガス交換に与える影響につい

て調べた。供試材料として4種のCAM植物、パインアップル、セイロンベンケイソウ、コダカラベンケイソウ、セイトカベンケイソウを用いて、CO₂濃度を4段階設定し、ガス交換速度とCO₂収支量、リンゴ酸含量の日変化を調べた。本研究で得られた結果は、次のとおりである。

- 1) CAM植物のCO₂交換速度は、CO₂濃度の上昇に伴って増加した。パインアップルにおいては、Phase-1, 2, 4において増加したのに対し、他の3種ではPhase-2, 4のみの増加で、Phase-1の増加がなかった。
- 2) リンゴ酸含量の日変化は、パインアップルにおいては、CO₂濃度の上昇に伴い暗期のリンゴ酸含量の増加が見られた。他の3種においては、CO₂濃度の変化によるリンゴ酸含量の変化はなかった。
- 3) CO₂収支量は、CO₂濃度の上昇に伴いパインアップルにおいて1000ppm付近まで急激に上昇し、その後緩やかに上昇した。セイロンベンケイソウとコダカラベンケイソウにおいてはPhase-4で約1500ppm付近にCO₂飽和点が見られた。

参考文献

- Fischer, A. and M. Kluge 1984. Studies on carbon flow in crassulacean acid metabolism during the initial period. *Planta* 160:121-128.
- Gifford, R. M. and J. I. L. Morison 1985 Photosynthesis, water use and growth of a C₄ grass stand at high CO₂ concentration. *Photo. Res.* 7:69-76.
- Govindjee 1982. Photosynthesis. Academic Press. p.233.
- Holtum, J. A. M., M. H. O'Leary and C. B. Osmond 1983. Effect of varying CO₂ partial pressure on photosynthesis and on carbon isotope composition of carbon-4 of malate from the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoe daigremontiana* Hamet et Perr. *Plant Physiol.* 71:602-609.
- Idso, S. B. and B. A. Kimball 1992. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on photosynthesis, respiration, and growth of sour orange tree. *Plant Physiol.* 99:341-343.
- 今井 勝 1988. 二酸化炭素と作物生産. *日作紀.* 57:380-391.
- 石井龍一・村田吉男 1978. C₃, C₄植物の光合成. *日作紀* 47:165-188.
- Kawamitsu, Y., K. Kosaka, S. Abe and A. Nose 1992. Very high CO₂ largely enhance the photosynthetic O₂ evolution in Pineapple. First International Pineapple Symposium. Honolulu, Hawaii.
- 川満芳信 1996. 高CO₂濃度環境とC₃, C₄型光合成. *生物環境調節.* 34:3-9.
- Kluge, M. and I. P. Ting 1978. *Crassulacean Acid Metabolism.* Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- Nishida, K. 1982. Relationships between CO₂ concentration within the leaf and photosynthesis during deacidification in a CAM plant, *Kalanchoe pinnatum*. *Physiol. Plant.* 54:451-454.
- 野瀬昭博 1979. CAM植物における光合成作用とその制御. *農業技術.* 34:341-347.
- 野瀬昭博 1986. パインアップルのCAM型光合成に関する研究. *琉大農学報.* 33:7-34.
- 野瀬昭博 1992. CAM型光合成の変異と制御. *日作紀.* 61:161-171.
- Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism : A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant*

- Physiol. 29:379-414.
- Sale, P. J. M. and T. F. Neales 1980. Carbon dioxide assimilation by pineapple plants, *Ananas comosus* (L.) Merr. I. Effects of daily irradiance. Plant Physiol. 7:363-373.
- 関塚史朗・野瀬昭博・川満芳信・村山盛一・有隅健一 1995. 日長がデンドロビウム (*Dendrobium Ekapol* cv. Panda)のCrassulacean Acid Metabolism型光合成に及ぼす影響. 日作紀 64:201-208.
- Szarek, S. R., P. A. Holthe and I. P. Ting 1987. Minor physiological response to elevated CO₂ by the CAM plant *Agave vilmoriniana*. Plant Physiol. 83:938-940.
- Ziska, L. H., K. P. Hogan, A. P. Smith and B. G. Drake 1990. Growth and photosynthetic response of nine tropical species with long-term exposure to elevated carbon dioxide. Oecologia 86:383-389.
- Winter, K. and J. A. C. Smith 1996. Crassulacean Acid Metabolism. Ecological Studies 114. Springer.