

作物の水分代謝と物質生産

田 中 市 郎

(農業研究センター)

Transpiration and dry matter production of crop plants.

Ichiro Tanaka

Agricultural Research Center

はじめに

水は太陽エネルギーの作用を受けて、蒸発・凝縮、流動などの複雑な過程を経て地球上を循環しており、生物はこの無限の水循環のなかで生活し、またその流れの一部を構成している。植物が環境から摂取するものなかで水は最も多量に吸収するものであるが、それは植物が光合成原料である炭酸ガスを大気からの供給に依存しているからである。

光合成器官である葉は光エネルギーを効率的に捕捉しうるように薄くて面積の広い細胞層から構成され、また炭酸ガスが大気から葉肉細胞へ容易に拡散し得るように大気に対して開放された構造になっている。このことは不幸にも植物にとって常に多量の水分を失わせ、しばしば萎凋現象を引き起こす原因となっている。陸上植物はこのような生命の危険を伴う水分の制御と光合成原料の供給という矛盾を克服するために、表皮組織に気孔を分化させ、陸上環境に適応してきた。

ところで近年の光合成研究から、サトウキビやトウモロコシなどのC₄植物はコムギ、イネ、ダイズなどのC₃植物より高い光合成能力を発揮するが、しかしC₄植物の蒸散はC₃植物よりむしろ少なく、高い水利用効率を示すことが明らかになってきた。

一方、乾燥気候に生活するサボテンやリュウゼツランなどの多肉植物はCAM(Crassulacean acid metabolism: ベンケイソウ有機酸代謝)機能を分化させている。これらCAM植物は湿度の高い夜間に気孔を開いて炭酸ガスを取り込み、有機酸として液胞中に蓄え、湿度の低い日中は気孔を閉じたままで、この有機酸を利用しながら糖、澱粉を生成しており、厳しい水環境に対して驚くべき適応力を示している。

ここでは作物の水分代謝と物質生産の種間差を中心にして概説しよう。

1. 要水量

植物の水利用効率を示すスケールの一つとして乾物1gを生産するに要する水量: water requirementがある。要水量は蒸散と光合成に関係する光、温度、湿度などの環境要因によって変化すると同時に種によって大きく異なることが古くから知られている。ColoradoのAkronで行われた150種の測定結果によれば、Kursle milletの216からFranseriaの1131まで変化することを認めたが、その原因については長い間不明のまま残されていた。

しかし、近年の光合成研究から、要水量を決定するパラメーターの一つである葉の光合成能力は、C₄植物がC₃植物より1.5~2.0倍ほど高いことが明らかにされてきた。Black(1969)はShantzとPiemeisel(1927)によって測定された要水量のデータをC₃植物とC₄植物に分類したところ、図-1のようにC₄植物の要水量はC₃植物より明らかに低く、約1/2に過ぎないことを認めた。

C₄植物はこれまでのところ、コケ類、シダ類、裸子植物には見出されておらず、被子植物のなかでも系統発生の上で比較的新しい種にのみ見出されている。C₄植物は現在16科にわたり約1,000種が知られている。イネ科、カヤツリグサ科、アカザ科、ヒユ科、トウダイグサ科、キク科、オシロイバナ科、ツルナ科、スベリヒユ科、ナデシコ科、フウチョウソウ科、ハマビシ科、ヒルガオ科、ムラサキ科、タデ科、トチカガミ科はC₄植物を含んでいる。C₄植物のうちで、イネ科は最も多く、約70%を占め、それに次いでアカザ科、トウダイグサ科、ヒユ科、キク科であり、その他の科は比較的少ない。C₄植物に属する主な作物は熱帯、亜熱帯原産のものが多く、サトウキビ、ソルガム、トウモロコシ、シュコクビエ、アワ、キビ、ヒエ、ハトムギ、テオシント、グレンアマランサスおよびネピアグラス、バビアグラスなどの暖地牧草である。また本邦の主要な夏雑草であるタイヌビエ、ケイヌビエ、ミズガヤツリ、メヒシバ、エノコログサ、イヌビユはいずれもC₄植物である。

ところで、 C_4 植物の特徴は後述のように低い CO_2 濃度では C_3 植物より高い光合成能力を発揮することであるが、高い CO_2 濃度では C_3 と C_4 植物の間で大きな差が

ない。そこで、 CO_2 濃度を変えたときの C_3 と C_4 植物の要水量をみると図-2の如くである。これによれば要水量は一般に炭酸ガス濃度が高まると光合成が高まるために低くなる。この場合、 C_4 植物の要水量は大気条件では C_3 植物より明らかに低いが、しかし高い炭酸ガス条件では両者の差がみられなくなる。

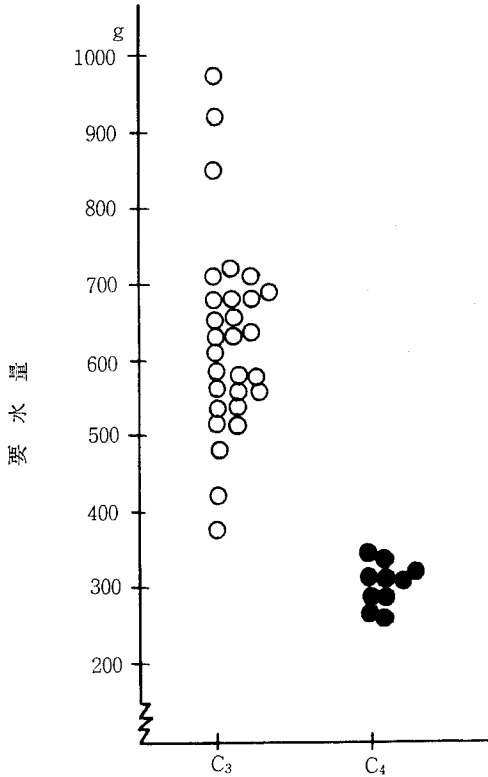


図-1 C_3 植物と C_4 植物の要水量 (Black C.C.etal.1969)

注) ○ : C_3 ● : C_4

C_3 植物と C_4 植物は一般に属、科のレベルで分類されるば、同一属内に C_3 と C_4 植物を含むものがある。キビ属、ハマアカザ属、カヤツリグサ属、ハマビシ属、ザクロソウ属など15属は C_3 植物と C_4 植物を含む。V, G, アレキサンドロフ(1924)は C_3 , C_4 植物の存在が全く知られていない時代に同一属内に要水量が著しく異なるものがあり、しかもそれが葉の葉緑維管束鞘(彼はそれを「ふち」と呼んでいるが)の有無と関係があることを認めた。 C_4 植物は単子葉類、双子葉類ともよく発達した葉緑体を多量に含んだ維管束鞘細胞からなるKranz(花冠)型の葉構造をもっている。しかし C_3 植物はこのようなKranz型葉構造をもたない。アレキサンドロフによれば、葉緑維管束鞘がある *Atriplex lacinata* (C_4)は消費水量1,000 gについて5 gの乾物を生産するのに対して、葉緑維管束鞘のない *Atriplex hortense* (C_3)では乾物の生産は3.4 gに過ぎなかった。またハマビシ科でも同様の傾向は認められている。これらの点から、 C_4 植物の要水量が地球大気の下では C_3 植物より低いことは明らかであろう。

乾燥地に生活するサボテンやベンケイソウなどのCAM植物の要水量は一般に50~55であって、 C_3 植物の450~950, C_4 植物の250~350よりはるかに少ない。CAM植物は被子植物のベンケイソウ科、サボテン科、パイナップル科、トウダイグサ科、キク科、アカザ科、リュウゼツラン科など18科、約300種および2種のシダ植物と裸子植物で知られている。栽培植物のなかで代表的なCAM植物はパイナップル、サイザル、ミドリサゴなどである。

次にこのような要水量の種間差をもたらす要因を解析するために、 C_3 , C_4 , CAM植物における環境要因に対する気孔反応の違いをみよう。

2. C_3 , C_4 植物の気孔反応

気孔の開孔面積は葉の全表面積の1%以下にすぎないが、葉の水蒸気、炭酸ガス、酸素の拡散抵抗はきわめて小さく、効率的なガス交換を行なっている。気孔が閉じたときの蒸散は通常最大速度の1/10以下であり、植物体から外界への水分の損失の大部分は気孔を通して行なわれる。

気孔の開閉運動は多くの外的内的要因によって支配されているが、ここでは C_3 植物と C_4 植物の光、炭酸ガス

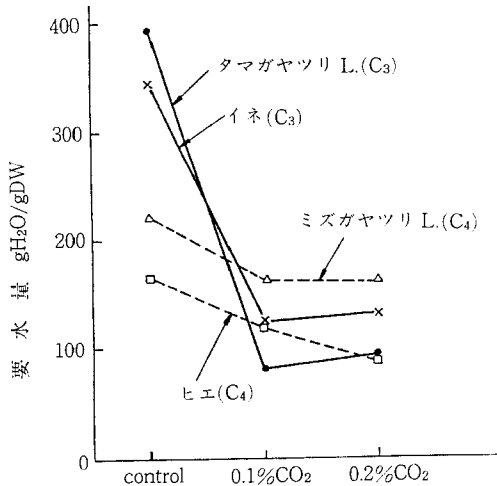


図-2 C_3 , C_4 植物の要水量に対する CO_2 の効果 (秋田 1980)

に対する気孔反応の違いを述べよう。

C₃, C₄ 植物の気孔は光が当ると開き、暗くすると閉じる。この場合、光が当ると光合成による炭酸固定が行われ、葉内の炭酸ガスが同時に変化化する。そこでコムギ(C₃)とトウモロコシ(C₄)を用いて気孔に対する炭酸ガスと光の相互作用をみたのが図-3である。気孔の開度を示す蒸散速度は、外界の炭酸ガスがゼロのときは、光補償点に近い弱光下でも強光とほぼ同じであり、光エネルギーの多少によって蒸散速度は変化しない。そしてトウモロコシの蒸散速度はコムギより明らかに低い。炭酸ガスが存在するときは、一般に蒸散速度は光強度の増加につれて高まり、ある光強度以上で一定になる。この場合、蒸散速度が飽和になる光強度は光合成速度が飽和に達する光強度よりはるかに低い。またトウモロコシの蒸散速度はいずれの光強度でもコムギより低く、とくに弱光レベルで著しく低いことが注目される。

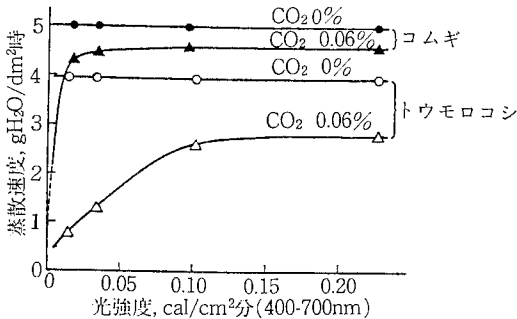


図-3 光強度の蒸散速度に及ぼす影響 [Akitaと Moss : 1972] 光は強い側から弱い側へと変化させて測定、葉温32℃

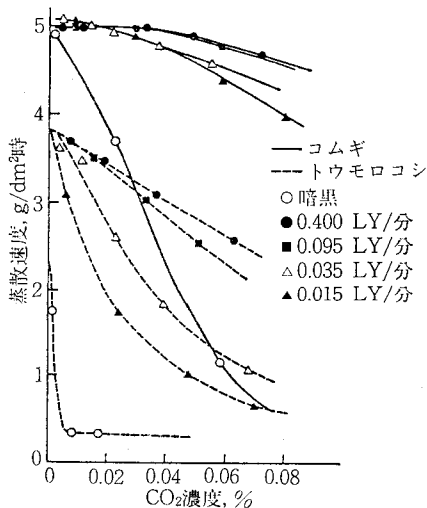


図-4 トウモロコシおよびコムギ個葉の蒸散速度に及ぼす炭酸ガス濃度の影響 [Akitaと Moss : 1972] 葉温30.5℃

次に炭酸ガス濃度と蒸散速度の関係は図-4の如くである。これより、コムギの蒸散速度はゼロから0.03%の大気炭酸ガスレベルまではほとんど炭酸ガス濃度によって影響されないが、この点を越すと炭酸ガス濃度の増加につれて次第に低下する。これに対して、トウモロコシの蒸散速度は低い炭酸ガスレベルから濃度の増加に比例して低下し、とくに暗黒あるいは弱光条件下でこの傾向が著しい。このようなC₃植物とC₄植物にみられる光、炭酸ガスに対する気孔反応の違いは要水量の違いをもたらす要因の一つである。

3. CAM植物の気孔反応

サボテン、パイナップル、サイザルなどのCAM植物は湿度の高い夜間に気孔を開き、湿度の低い日中の大部分は気孔を閉じている。これはC₃植物やC₄植物と全く異なる気孔運動である。CAM植物がこのような気孔運動を行うのは、短日下で昼夜の温度差が大きく、土壌水分が欠乏した条件に限られる。灌漑条件では、CAM植物の気孔はC₃植物と同じように日中光があたると開き、夜間閉じるようになる。また一つの個体のなかで、葉齢が古いものほどCAM植物の特徴的な気孔運動を示す。とくに極端な乾燥条件では気孔を日夜閉じ、呼吸によって生じたCO₂を後述のようなCAM代謝系によって再利用するために長期にわたって生存することが可能である。

4. 気孔開閉のメカニズム

C₃, C₄植物の気孔開閉運動に関する基礎的現象としては①光を照射すると開く、②明期、暗期とも炭酸ガス濃度が増すと閉じ、減少すると開く、③酸素濃度がゼロになると閉じる、④葉の水分が減少すると閉じ、ある水分条件では周期的な開閉運動が繰り返される。⑤気孔が開いているときの孔辺細胞のカリ含量は高く、閉じている

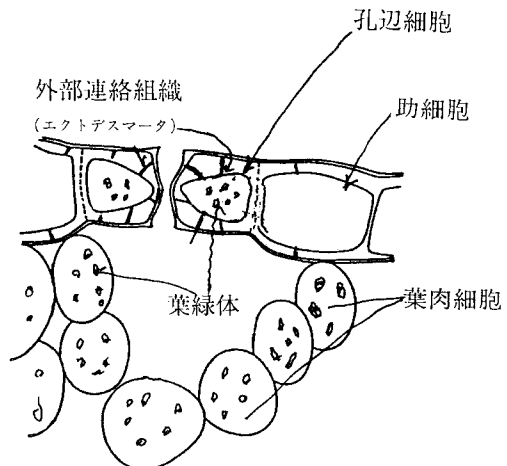


図-5 気孔の形態の模式図

ときは低い、 C_4 植物の気孔は C_3 植物より低い炭酸ガスレベルで閉じ始める。気孔開閉のメカニズムはこれらの条件を十分に説明しうるものでなければならないが、その前に孔辺細胞の特徴をみよう。

孔辺細胞の細胞壁は助細胞側が薄くなっており、この細胞壁のうち気孔内腔に面した側と外側には外部連絡組織の発達が見られる。孔辺細胞は気孔内腔の上に懸架された状態にあり、助細胞を通じて他の表皮細胞あるいは葉内組織と連絡している。(図-5)

孔辺細胞は表皮組織にみられない葉緑体が存在し、また細胞内の化学エネルギーを獲得する動力工場であるミトコンドリアの数は葉内細胞より著しく多い。孔辺細胞の葉緑体は葉肉細胞よりグラナの発達が悪く小さいが、澱粉の蓄積量が多い。また孔辺細胞はPEPカルボキシラーゼの活性が高く、この細胞における炭酸固定の主要回路はPEPカルボキシラーゼを通してなされるという報告が多い。MadhavanとSmithは蛋白の免疫蛍光反応を利用し、41種の植物の孔辺細胞について葉緑体のKey酵素であるRuBPカルボキシラーゼの有無を測定したところ、 C_3 植物ではRuBPカルボキシラーゼの存在を示す反応が非常に小さいかほとんどゼロであること、また C_4 植物ではいずれも反応がみられなかった。これに対してCAM植物では21種のうち18種でRuBPカルボキシラーゼの存在が検知された。このような孔辺細胞のRuBPカルボキシラーゼ活性の有無が気孔の開閉運動とどのように関係するかは明らかではないが、日中気孔を閉鎖するCAM植物の孔辺細胞の葉緑体にRuBPカルボキシラーゼの活性があるのに対して、日中気孔を開いている C_3 、 C_4 植物でその存在がほとんど認められないのは興味あることである。

さて、気孔の開閉運動は孔辺細胞と他の表皮細胞間の

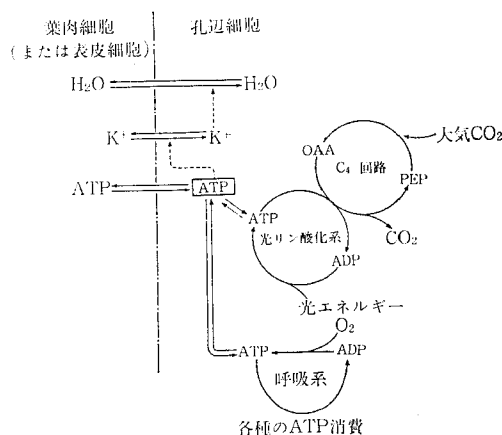


図-6 ATPをkey物質と仮定した気孔開閉モデルの概念図(棟方:1980)

膨圧差によるものであり、この膨圧差は水の移場により生ずる。水の移動の機構は表皮細胞と孔辺細胞のカリウムの移動による浸透圧の変化で起こると考えられている。問題はカリの移動による浸透圧の変化は濃度勾配に逆らった物質の移動でありエネルギーを必要とすることである。

棟方はATPが気孔開閉運動のKey物質であり、図-6のようなモデルを提唱している。これによれば、孔辺細胞内にカリポンプに関係するATPプールがあり、このATPレベルは孔辺細胞の葉緑体のATP生産量とミトコンドリアのATP生産量および周辺細胞のATPによって影響される。また炭酸ガス同化系はPEPカルボキシラーゼによるものであり、しかもCAM植物のPEP系と類似した暗同化しうるような機能を備えている。

このモデルによれば、光を与えると光リン酸化系が回ってATPが増し、炭酸ガスを増すとOAAが増してATP消費が増大する。気孔はこのATP濃度の増加に伴って変化する。無酸素条件下で暗呼吸系のATP生産が止まるが、それは光リン酸化系でのATP生産では間に合わないほどの影響をATPプールに与えるために気孔は閉じる。また暗黒下でも炭酸ガス濃度の変化によってATP濃度レベルが変化することになる。

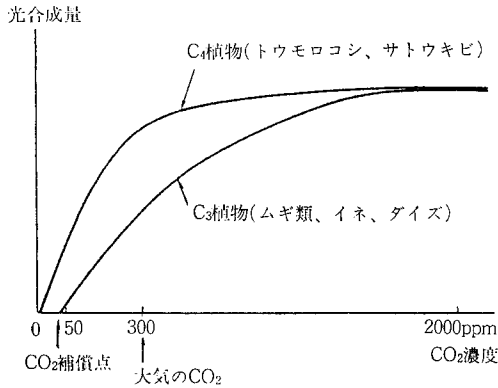
Fujinoは剥離したツルクサの表皮を蒸留水に浮かべると気孔の開閉は起こらないが、ATPを加えると気孔が開くこと、また塩化カリウムを加えると開度は大きく増加することを観察しており、上述のATPをKey物質とするモデルを支持している。棟方は図6のモデルからシミュレーション実験を行ない、 C_4 植物の炭酸ガスに対する気孔反応が C_3 植物より敏感な理由は①孔辺細胞内の呼吸系ATP生産力が低いか、一般的なATP消費が高い、②葉肉細胞からのATP供給量が少ない、③孔辺細胞のATPプールが小さいかのいずれかであろうとし、またある水分条件で気孔の振動現象が起こることは、孔辺細胞の水吸収と葉肉細胞の水分との関係および気孔開度と孔辺細胞水分の関係が極度の非線形的関係にあるためとしている。

気孔開閉運動の種間差については今日なお未知の問題が少なくないのであり、とくに遺伝との関係についてはほとんど明らかにされていない。

次に種による要水量の違いをもたらす重要な要因である光合成能力について述べよう。

5. C_4 植物の光合成

C_4 植物の光合成の最も重要な生理的特徴は炭酸ガスと酸素に対する反応である。図-7のより C_4 植物の炭酸ガス補償点——光合成と光呼吸、暗呼吸がバランスする炭酸ガス濃度はほとんどゼロであるのに対して、 C_3



図一七 C₃, C₄ 植物の光合成と CO₂ の関係の概念図

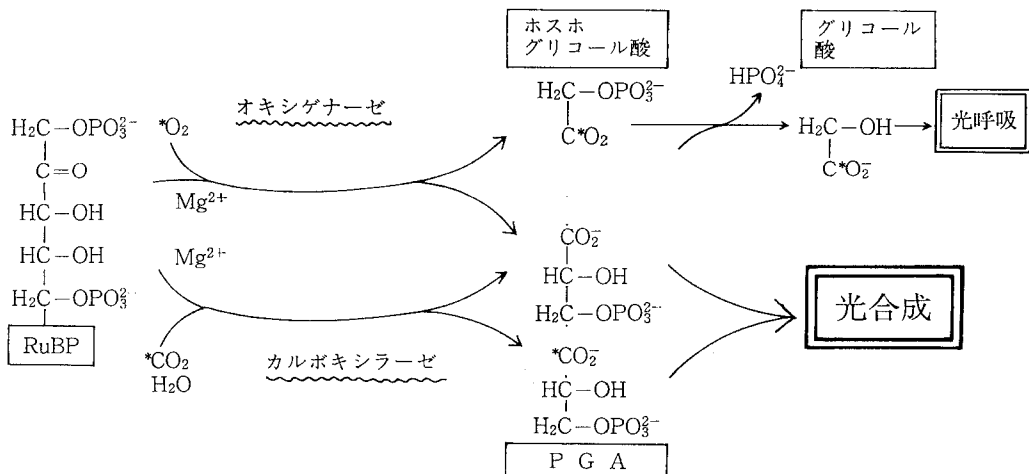
植物では40~60ppmであり、また低い炭酸ガス条件ではC₄植物はC₃植物よりきわめて効率的な光合成を行なっている。大気炭酸ガス濃度を高めると、C₃, C₄植物とも光合成は増加してゆくが、光合成が飽和に達する炭酸ガス濃度はC₄植物では500~1,000ppmであるのに対し、C₃植物では1,500~2,000ppmである。このようにC₃植物とC₄植物とで光合成のCO₂反応に違いがあるところから、C₃植物とC₄植物を閉鎖した同化箱のなかに入れて光を照射するとC₄植物は炭酸ガス濃度がゼロ附近まで低下しても光合成を行うことが出来るので生存しうが、しかしC₃植物は低炭酸ガス条件では光呼吸、暗呼吸が光合成を上廻るために枯死する。このことを利用して未知の植物集団のなかからC₄植物を選抜することが出来る。また大気炭酸ガス濃度を高めたときの効果はC₃植物がC₄植物より大きいところから、施設農業での炭酸ガス施肥はメロン、キュウリ、トマトなどのC₃植物で効果的である。

一方、酸素との関係ではC₃植物は酸素の増加に対して直線的に光合成が低下するのに対して、C₄植物では大気酸素濃度まではほとんど影響されない。いまC₃植物について2% O₂の光合成と21% O₂の光合成の差をとり、これを光呼吸(Photorespiration)として炭酸ガス濃度との関係を見ると、光呼吸は現在の大気300ppm CO₂前後で最大となり、炭酸ガス濃度を高めると光呼吸は低くなる。すなわち、C₄植物はC₃植物より稀薄な炭酸ガスと高い酸素濃度からなる大気組成によく適応している。ではこのようなC₃植物とC₄植物の光合成能力の違いが何によってもたらされるのであろうか。これまでの光合成研究によれば、それは光呼吸の有無によると考えられている。

Deckerによる光呼吸の発見(1955)以来、その発生機構については多くの情報が集積されてきたが、¹⁴Cと¹⁸Oを用いた実験から、光呼吸の主要な反応系は葉緑体、パーオキシゾーム、ミトコンドリアが関係するグリコール酸回路であることがわかってきた。興味あるまた重要な事実は、“光呼吸の基質であるグリコール酸はCO₂を固定するRuBPカルボキシラーゼがO₂の存在下ではオキシゲナーゼとして作用をもつために、RuBPの酸化分解から生成されるホスホグリコール酸に由来する”ことである。

単離した葉緑体に¹⁴CO₂と¹⁸O₂を与えると次の反応が起こる。

¹⁴CはPGAのカルボキシル基に入り、PGAはCalvin-Benson回路のいくつかのステップを経て糖、澱粉に集積される。一方¹⁸OはRuBPと反応してホスホグリコール酸とPGAになる。¹⁸O原子はホスホグリコール酸のカルボキシル基に入りPGAには入らない。ホスホグリコール酸は葉緑体内にあるホスホグリコール酸ホスファ



ターゼにより直ちにグリコール酸に変化する。このグリコール酸は光呼吸基質としてパーオキシゾーム、ミトコンドリアへ送られる。

Calvin-Benson回路の最も重要な酵素であるRuBPカルボキシラーゼがオキシゲナーゼとして機能することは光合成と光呼吸の関係を決定する支配的な要因となる。またRuBPカルボキシラーゼとオキシゲナーゼの2つの反応速度は葉緑体の炭酸ガスと酸素の相対的濃度によって決定される。このような関係からCalvin-Benson回路により炭酸ガスを固定するC₃植物は現在の地球大気条件では光呼吸を回避しえない。

葉緑体で生成されたグリコール酸は藻類では大部分体外へ排出されるが、高等植物では光呼吸基質としてパーオキシゾームに送られる。グリコール酸はパーオキシゾームのなかで酸化されてグリオキシル酸になり、さらにアミノ化されてグリシンになる。グリシンはミトコンドリアに送られ、2分子のグリシンから1分子のCO₂を放出し、1分子のセリンを生成する。このCO₂の遊離が光呼吸である。ミトコンドリアのセリンはパーオキシゾームに再び入り、さらに葉緑体へ還元されて最終的にはCalvin-Benson回路へ回収される。

光合成バクテリア、ラン藻、緑藻、C₃植物、CAM

植物から得たRuBPカルボキシラーゼはいずれもオキシゲナーゼ活性をもっており、また進化的に古いとされるシダ、トクサ、イチョウから被子植物のイネ、ムギ、ダイズ等17種の光呼吸活性(3% O₂光合成/21% O₂光合成)はいずれも顕著で、種による有意差がなかった。C₃植物の光呼吸が光合成の30~50%を占めるところから、Chemicalsによる制御は数多く試みられているが、今日なお成功していない。最近OgrenはArabidopsis(シロイヌナズナ)を用いて光呼吸系に関係する酵素、Phosphoglycolate Phosphatase等を欠く6種の突然変異を作出したが、これら突然変異種は光呼吸のない高い炭酸ガス条件では生存しうるが、しかし光呼吸のある大気条件ではいずれも光合成が阻害され枯死した。この例から、化学薬剤による光呼吸系の制御は困難とみられる。

自然は光呼吸の制御についてC₄ジカルボン酸回路という驚くべき精密な炭酸固定系をわれわれに知らせている。

C₄植物の炭酸固定系は図-8のように葉肉細胞のC₄ジカルボン酸回路と維管鞘細胞のCalvin-Benson回路の二つの連続した、しかし空間的に区分けされたシステムから成り立っている。

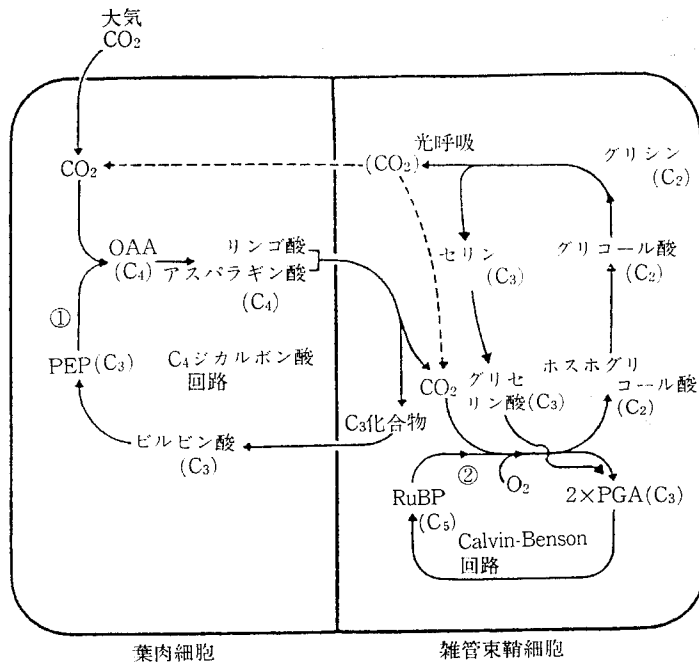


図-8 C₄植物の炭酸固定系と光呼吸系

PEP: ホスホエノールビルビン酸, OAA: オキサロ酢酸, RuBP: リブロース1,5-二リン酸, PGA: 3-ホスホグリセリン酸, ①: PEPカルボキシラーゼ, ②: RuBPカルボキシラーゼ。

気孔から拡散したCO₂は最初に葉肉細胞の細胞質にあるPEPカルボキシラーゼによってとらえられ、PEPと結合して炭素数4のOAAになる。OAAは直ちに安定な初期産物のリンゴ酸あるいはアスパラギン酸に変化する。リンゴ酸あるいはアスパラギン酸は直ちに維管鞘細胞に送られ、脱炭酸酵素によりCO₂を遊離する。生じたCO₂は維管束鞘細胞の葉緑体のRuBPカルボキシラーゼによってとりこまれ、RuBPと反応して炭素数3のPGA2分子を生成する。PGAはC₃植物と同じようにCalvin-Benson回路のいくつかのステップを経て糖、澱粉となり、またRuBPを再生する。一方脱炭酸反応で生じたC₃化合物は葉肉細胞へ還元されてピルビン酸となる。ピルビン酸は葉肉細胞の葉緑体のなかで、ピルビン酸Piジキナーゼによってリン酸化され、CO₂受容体のPEPを再成して、C₄ジカルボン酸回路を完結する。

C₄植物は光呼吸の指標であるワールブルグ効果(光合成の酸素阻害)やCO₂ burst(光を消した直後に起こる多量のCO₂放出)がなく、また光合成のCO₂補償点(光合成と光呼吸、暗呼吸がバランスするCO₂濃度)がゼロに近く、みかけ上光呼吸がみられない。

しかしながら、C₄植物の維管束鞘細胞はC₃植物と同じようにRuBPカルボキシラーゼによってCO₂を固定し、また光呼吸に関係するパーオキシゾーム、ミトコンドリアを多数含んでいる。単離した維管束鞘細胞は光呼吸基質のグリコール酸を生成し、光呼吸によるCO₂の遊離やワールブルグ効果を示す。これらの事実から、C₄植物は潜在的にC₃植物と同じような光呼吸を行なう機能を備えているといえる。

C₄植物が光呼吸によるCO₂の放出を行なわない理由としては次の点があげられている。すなわち、葉肉細胞のPEPカルボキシラーゼはCO₂に対し高い親和性を持つために、大気からCO₂を容易にとりこみ、C₄化合物にかえて、あたかもポンプのように維管束鞘細胞に送りこみ、そこで脱炭酸酵素によりCO₂を遊離する。その結果、維管束鞘細胞の葉緑体のCO₂濃度が高まり、RuBPカルボキシラーゼのオキシゲナーゼ活性が抑制され、グリコール酸の生成や光呼吸によるCO₂の放出が著しく低下する。また葉の中心部にある維管束鞘細胞から光呼吸によるCO₂の放出があつたとしても、CO₂は葉の表層部にある葉肉細胞のPEPカルボキシラーゼによって再固定されるために、みかけ上光呼吸による損失はないと考えられている。

C₄植物は光呼吸が盛んである高温強光条件でC₃植物の1.5~2.0倍に達する高い光合成能力をしばしば発揮しており、熱帯サバナの気候条件ではC₄植物が優占種となっている。しかし、C₄植物のC₄ジカルボン酸回路にあるPEPを再成する酵素ピルビン酸Piジキナーゼ

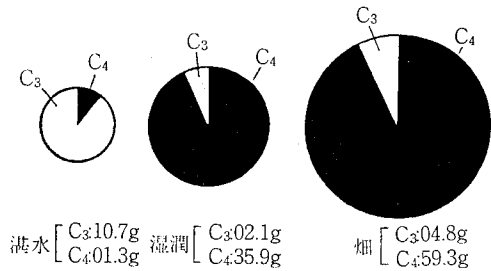


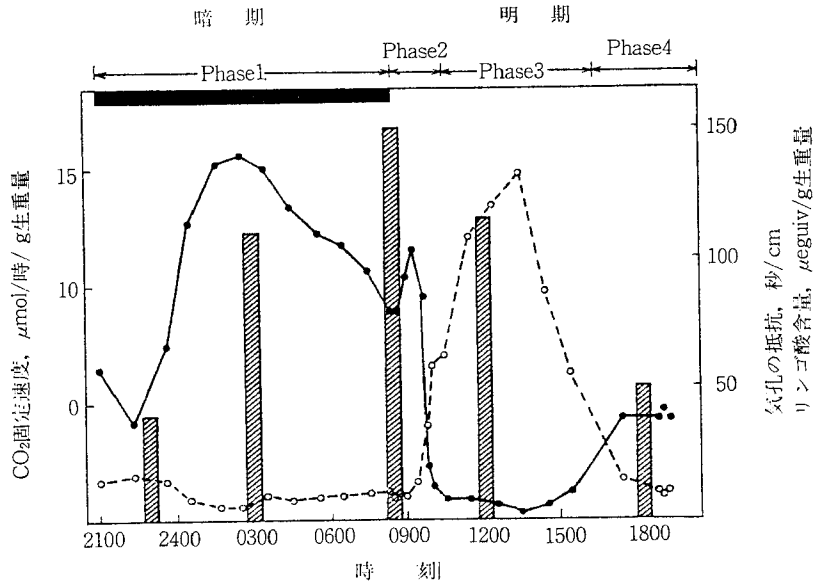
図9 土壌水分とC₃雑草、C₄雑草の分布、円の大きさは雑草乾物重で、数値はg/m²で示す。
C₃: CALVIN サイクル型光合成植物, C₄: C₄ジカルボン酸型光合成植物, 湛水: 6cm水深, 湿潤: 最大容水量の80~90%, 畑: 最大容水量の40~60%, 主要なC₄雑草: タイヌビエ, ケイヌビエ, カヤツリグサ, メヒシバ, エノコログサ, イヌビユ。(田中(1976), 荒井ら(1955)の資料から作成)

は、低温によって阻害されやすい。事実熱帯の高地や高緯度地方に生活する種あるいは冬作物のなかにはC₄植物は見出されていない。また図-9のようにC₄植物の生育は湛水によって著しく抑制される。畑や湿潤状態における雑草乾物重/m²の90%はC₄雑草によって占められるが、しかし湛水状態ではC₄雑草の割合はわずか10%にすぎない。イネはアジアの熱帯モンスーン地方を起源とするC₃植物であるが、C₃植物のイネが熱帯の気象によく適応したC₄雑草とのきびしい競争に耐えることが出来たのは、モンスーンの降雨による湛水がC₄雑草の生育を抑制し、相対的にイネの生育を有利にしたためとみられる。

6. CAM植物の光合成

乾燥気候に生活するCAM植物の炭酸固定は1日を通して気孔の開閉運動と組み合わせて4種の相(Phase)に区分される。(図-10)

Phase Iは暗期であり、CAM植物は気孔を開いて大気からのCO₂をPEPカルボキシラーゼによってとりこみ、リンゴ酸等の有機酸にかえて液胞中に蓄える。この時期はRuBPカルボキシラーゼが活性化しておらず、光呼吸が起こらない。Phase IIは朝光があたって気孔が開放から閉鎖へ移行する1~2時間の時期である。Phase Iの炭酸固定は主としてPEPカルボキシラーゼによって行なわれているが、一部RuBPカルボキシラーゼが関係するといわれているために、この時期の光呼吸がどのようになっているかは明らかでない。Phase IIIは気孔が完全に閉鎖し夜間蓄積した有機酸を脱炭酸し、遊離したCO₂をRuBPカルボキシラーゼによって固定する時期である。この時期の葉内のCO₂濃度は2,000ppmにも達するといわれ、そのために光呼吸は著しく抑制されている。



図一〇 CAM植物のCO₂固定速度、リンゴ酸含量および気孔開度の日周変化

●—● : CO₂固定速度
○---○ : 気孔の拡散抵抗
▨ : リンゴ酸含量

注) Osmond 1975: 参考文献6

Phase IV は夕方になり気孔が次第に開いてくる時期であり、この項期の炭酸固定はC₃植物と同じようにRuBPカルボキシラーゼで行われ、光合成のO₂阻害があり、光呼吸がみられる。

CAM植物は上述のような特異な気孔運動と結びついた炭酸固定系を備えることによって、C₃植物やC₄植物が生活出来ないきびしい乾燥気候で生活している。

7. 葉の光合成と植物体内の水の流れ

これまで、C₃、C₄、CAM植物の気孔運動と炭酸固定について述べて来たが、終わりに葉の光合成と植物体内の水の流れについて附言しよう。

根による吸水と葉からの蒸散の関係は必ずしも一口を通してバランスしていない。そのために、植物は日中気孔を閉鎖することにより体内水分を調節している。この現象は灌水した圃場の作物でもしばしばみられる。日中における光合成低下の大部分は気孔の閉鎖によるものである。一方、土壌水分の不足した圃場に生育する作物でも、早朝における植物体内の水分はかなり高く、気孔は開いている。いま、葉の光合成を活発に行なっている茎を水中で鋭利なナイフで切断すると、光合成は数時間にわたって切断前と同じ値を保持することが出来る。このことは通導組織がよく発達し、茎から葉への水の流れがスムーズに行われるならば、葉の水分欠乏による気孔の

閉鎖や光合成の低下が起こりにくいことを示している。

葉の光合成能力は最終収量を決定する生育後期とくに登熟期に重要な役割を果すことが知られている。作物生産を高めるためには根から茎、葉への水の流れが順調に行なわれ、気孔開度を十分に保持しうるような栽培管理が望まれる。

引用文献

- 1) 秋田重誠 (1980): 作物の光合成、光呼吸の種間差, 第II報 光合成、光呼吸および物質生産の炭酸ガス濃度に対する反応の種間差, 農技研報告, D31, 59~94.
- 2) 秋田重誠・田中市郎 (1980): 葉構造と葉緑体機能の分化, 宮地, 田中, 加藤編「葉緑体」229~269, 理工学社, 東京.
- 3) 棟方 研 (1980): 光合成システムの数学モデル, 宮地, 田中, 加藤編「葉緑体」273~296, 理工学社, 東京.
- 4) Tanaka, I. (1976): Climatic influence on photosynthesis and respiration of rice, *Climate and Rice*, 223~247, IRRRI, Los Baños, Philippines.
- 5) 田中市郎 (1980): 高等植物の光呼吸系と炭酸固定系の研究史, 「植物の光呼吸系の解明に関する研究」成果報告書 11~20, 農林水産技術会議事務局.
- 6) Burris, R. H. and Black, C. C. edited: CO₂ metabolism and Plant Productivity, 1976, Univ. Park Press, Baltimore.
- 7) Black, C. C., T. M. Chen and R. H. Brown (1969): Biochemical basis for plant competition, *Weed Sci.* 17(3), 338~344.
- 8) Sommerville C. P. and W. L. Ogren (1981): Photorespira-

tion-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana* lacking mitochondrial serine transhydroxy ethylase activity, *Plant Physiol.* (67), 666~671.

9) Madhavan S. and B. N. Smith, (1982): Localization of ribrose biphosphate carboxylase in the guardcells by an indirect immunofluorescence technique. *Plant Physiol.*, 69, 273~277.

質 疑 応 答

今井(農研) plant anatomyの観点から, mesophyll cell (葉肉細胞)と bundle sheath cell (維管束鞘)の chloroplast (葉緑体)の役割の相違(分化)は転流をきわめて有利にしていると考えられる。この点について御意見があればお伺いしたい。また, Björkman がいうようにもし植物の変遷方向がC₃からC₄なら今後C₄が優先種になれるか。これはむしろ水分条件の厳しい砂漠地帯などで被子植物が自己防衛のため身につけた特殊 cycleではないのか。

田中 C₄植物の bundle sheath cellは酸素効果, ¹⁴Cの施用による光合成中間代謝物などの分析から, C₃植物の葉肉細胞と同じとみられる。ところが, C₄植物では mesophyll cellと bundle sheath cellが結びついた

single leafになると光呼吸の指標である酸素効果がみられません。この仕掛けは mesophyll cellにある CO₂親和性のきわめて高いPEPカルボキシラーゼがCO₂ポンプの役割を果し, bundle sheath cellのCO₂濃度を高めることによって光呼吸を抑えているからではないかと考えられます。

C₄植物の葉の形態的分化が転流と かかわり合いがあるのではないかという指摘は, 古くはマキシモフが「植物と水」のなかで述べています。この問題は今後生理的解析とC₄植物の生態分布の解析の両面から検討する必要がありますが, C₄植物の葉構造と葉緑体機能の分化は, 地質時代における地球大気のCO₂濃度の低下とO₂濃度の増加に伴う光呼吸の増加を制御するために出現したものではないだろうか。C₄植物はC₃植物より要水量が低く, 事実熱帯サバンナでは優占種として広く存在しています。しかしより水分条件の厳しい砂漠地方では, C₄植物よりはるかに要水量が低いCAM植物が広く分布しています。CAM植物は夜間気孔を開いてCO₂を固定し有機酸として蓄え日中気孔を閉じたままで光エネルギーを利用しながら有機酸から糖, 澱粉を生成しており, 乾燥気候へよく適応しています。