

CAM植物のCO₂交換速度, 蒸散速度および拡散伝導度 に及ぼす空気湿度の影響

川満, 芳信
九州大学農学部栽培学教室

懸, 和一
九州大学農学部栽培学教室

<https://doi.org/10.15017/23315>

出版情報 : 九州大学農学部学藝雑誌. 43 (3/4), pp.145-159, 1989-03. 九州大学農学部
バージョン :
権利関係 :

CAM 植物の CO₂ 交換速度, 蒸散速度および 拡散伝導度に及ぼす空気湿度の影響

川 満 芳 信・縣 和 一

九州大学農学部栽培学教室
(1988年11月30日 受理)

Effects of Air Humidity on CO₂ Exchange Rate, Transpiration Rate and Leaf Conductance in Crassulacean Acid Metabolism Plants

YOSHINOBU KAWAMITSU and WAICHI AGATA

Laboratory of Crop Husbandry, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-06, Fukuoka 812

緒 言

前報 (Kawamitsu *et al.*, 1987) ではイネ科植物を用いてその個葉光合成速度, 蒸散速度および拡散伝導度に及ぼす空気湿度の影響を調査した。その結果, 光合成速度に対する湿度の影響は予想以上に大きく, 中でも C₃ 植物は C₄ 植物に比べ湿度の影響が著しかった。本報ではもう 1 つの特異的な炭酸固定経路を有する CAM (Crassulacean Acid Metabolism) 植物に着目し, その CO₂ 交換速度, 蒸散速度および拡散伝導度に及ぼす空気湿度の影響について検討する。

一般に CAM 植物は蒸散要求量の大きい地域で, 蒸散要求量の減少する夜間に気孔を開き CO₂ を吸収し有機酸の形で液胞中に貯え, 昼間は蒸散量を抑えるため気孔を閉じたまま有機酸から CO₂ を脱炭酸してカルビン回路に取り込み, 一連の光合成を完結する (Kluge and Ting, 1978; Ting and Gibbs, 1982)。こうしてみると, CAM 植物の水利用効率は極めて高く, 耐旱性と言う立場から見れば他のどの植物よりも優れた特性を有していると言える。しかしながら, CAM 植物は空気湿度に対してどのような反応を示すのか, とりわけイネ科 C₃, C₄ 植物に比べてどうか不明な点が多い。

また, 通常は C₃ 型光合成を行うが, 一旦水ストレスが加わると光合成経路が CAM 型に shift する植物がある (Winter, 1974)。Mesembryanthemum crystallinum がその植物だが, その光合成経路を shift させる過程に於て空気湿度がどの程度影響を及ぼしている

のかを明らかにすることも重要である。本実験はこれらの点を検討したものであり, 得られた結果は作物の耐旱性を検討する上で貴重な資料を提供してくれるものと期待される。

材 料 と 方 法

供試材料は full CAM として位置づけられるパイナップルと水ストレスおよび塩分ストレス処理を与えると CAM 化する *M. crystallinum* (和名ではサボテンギク) を用いた。更に, コントロールとして多肉で耐旱性の強い C₃ 植物のラッカセイを用いた。

パイナップル (*Ananas comosus* Merr. cv. Smooth Cayenne) は沖縄産のハワイ系のえい芽を酸性土壌を詰めた 1/5000 a のワグナルポットに植え付け, 十分な灌水を行いハウス内で育成した。尚, 栽培方法は沖縄県の栽培指針に準じた。

M. crystallinum はメキシコ産の種子を 10 月下旬に播種し, 11 月 13 日に本葉が展開した時点でパイナップルと同様のポットに移植しハウス内で育成した。この植物は Winter (1974) によつて水ストレス及び塩分ストレスを与えると光合成経路が C₃ 型から CAM 型へ shift することが確認されている。そこで本実験でも水ストレスおよび塩分ストレスを与えこの植物がその炭酸固定経路を C₃ 型から CAM 型へ shift させるかどうか, さらにその過程において湿度がどの程度影響を及ぼすのか検討した。

水ストレス処理は土耕した材料に灌水を停止することによつて行つた。塩分ストレス処理は NaCl を所定

の濃度 (0, 0.5, 0.75, 1, 1.5, 2, 3%) にうすめたバット (80×40×10 cm) にポットを6個並べ、排水口より塩水が上昇するようにして行つた。ここで、3% NaCl は海岸の波打ち際並の塩分濃度に匹敵し、EC 値では 2.54 ms cm^{-1} と極端に高く、このような状態で栽培しても生育は順調でこの植物の好塩性程度が伺える。

ラッカセイ (*Arachis hypogaea* L. cv. Chibahandachi) をクロボクを充填した 1/5000 a のワグネルポットに植え付け、十分生育させた後 NaCl 処理 (0.5%) を開始した。処理法は、*M. crystallinum* の場合と同じ

である。

処理後、 CO_2 交換速度、蒸散速度および拡散伝導度の日変化パターンに及ぼす空気湿度の影響を調べた。 CO_2 交換速度および蒸散速度の測定は、両植物とも地上部全体をアクリル製同化箱に入れ、その中の温度、湿度を厳密に制御しながら各処理区とも3日間連続して行つた。また空気湿度の影響を検討するため、初めの3日間は高温条件を、後の3日間は低温条件を与えた。各測定日もほぼ同様のパターンを示したが、ここでは3日目のデータを採用することにした。装置の構成及び測定方法に関しては前報 (Agata *et al.*,

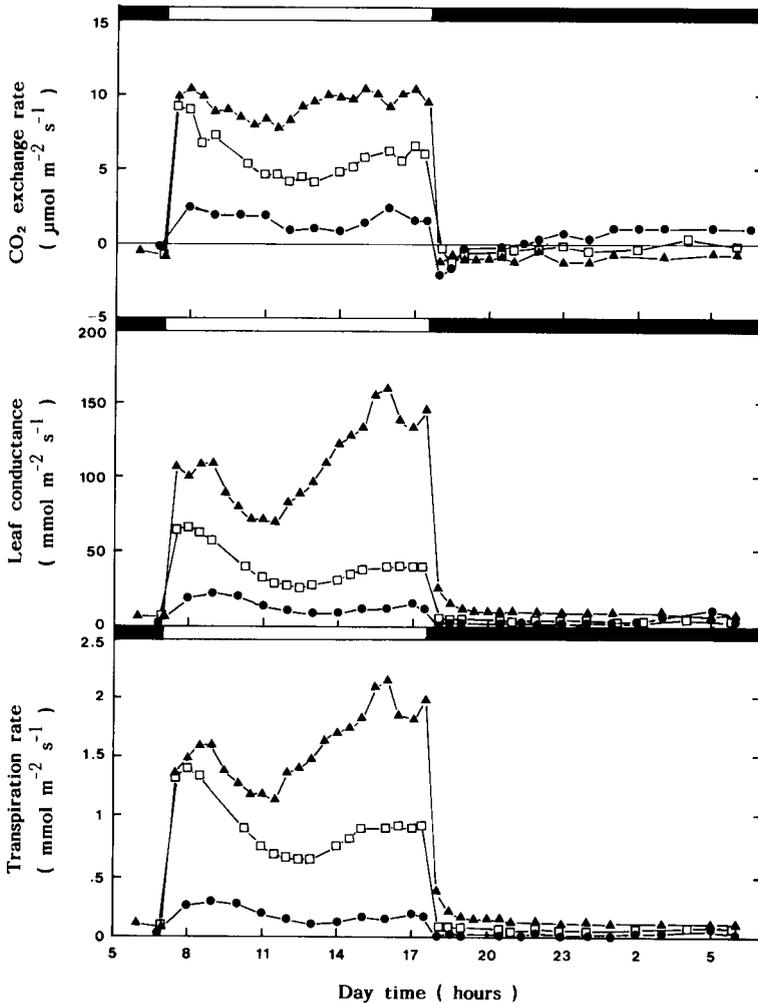


Fig. 1. Diurnal patterns of CO_2 exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in control plant (▲) and stressed plant withholding water for 12th days (□) and 34th day (●) of *M. crystallinum*. Measurements were made at $25/20^\circ\text{C}$ day/night temperature and $1061 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density during the light period.

1986) で詳細に述べた。

パイナップルの場合、植え付け後 53 日目の葉数 56 枚の植物体を供試し、大型の同化箱 (80×80×30 cm) を用いて CO₂ 交換速度や蒸散速度を同時に測定した。

結 果

1. *M. crystallinum* の CO₂ 交換速度の日変化に及ぼす葉面飽差の影響

Fig. 1 はある程度まで生育させたサボテンギクに対し灌水を停止することによつて水ストレス処理を与え CAM 化が生じるかどうかをみたものである。測定温度は明期が 25°C、暗期が 20°C で明期の光強度は約 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。また、日長は 11.5 時間に設定した。

処理前では C₃ 植物的な単調な反応パターンを示したが、灌水を停止すると 12 日目頃から暗期の後半に CO₂ の吸収が放出を上回り僅かながら CAM 化しているのが認められた。

更に、処理を 26 日間継続すると明期における吸収量は著しく低下し、逆に、暗期における吸収量は増加し

た。すなわち、この CO₂ 交換速度の日変化パターンの図より CO₂ 固定系は C₃ 型から CAM 型へ shift したと考えられる。拡散伝導度の日変化パターンは処理前のものを除けば CO₂ 交換速度のパターンとはほぼ同様な変化を示した。ところで、CO₂ 交換速度、拡散伝導度および蒸散速度が日中著しく低下するのはこの植物の特徴のようである。しかし、その低下の程度が CAM 化進行に伴つて顕著になつたことより代謝系の CAM 型への変化を示す兆候のように見受けられる。

次に、塩分処理による CAM 化誘導過程について空気湿度がどの程度影響するのかについて見ることにする。まず、測定条件だが Fig. 2 には 3% NaCl を 34 日間処理した植物体を用いて、測定時に同化箱内の湿度を 2 段階に変えて測定した場合の湿度と葉温の動きをプロットした。湿度は葉面飽差 (VPD) で表現したが、VPD の高い場合を乾燥区 (Dry)、低い場合を湿潤区 (Wet) とした。葉温は VPD に関係なく明期を 25°C、暗期を 20°C に設定した。VPD が明期と暗期で異なつたのは葉温を変えたために生じた結果である。

まず、Fig. 3 には処理を開始する前の日変化パター

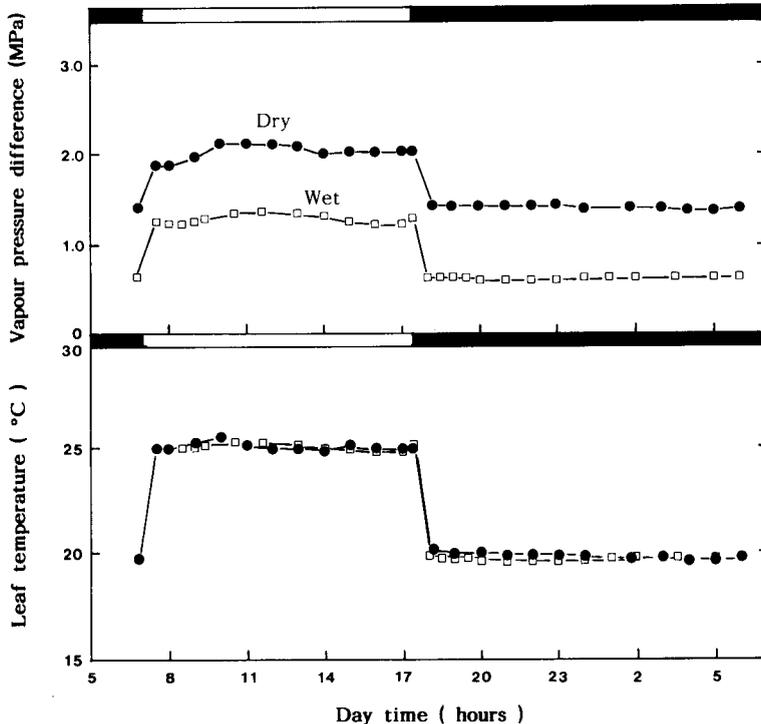


Fig. 2. Measurement conditions for the effects of leaf-to-air vapour pressure difference on CAM ability in *M. crystallinum*. Photosynthetic photon flux density during the light period was 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

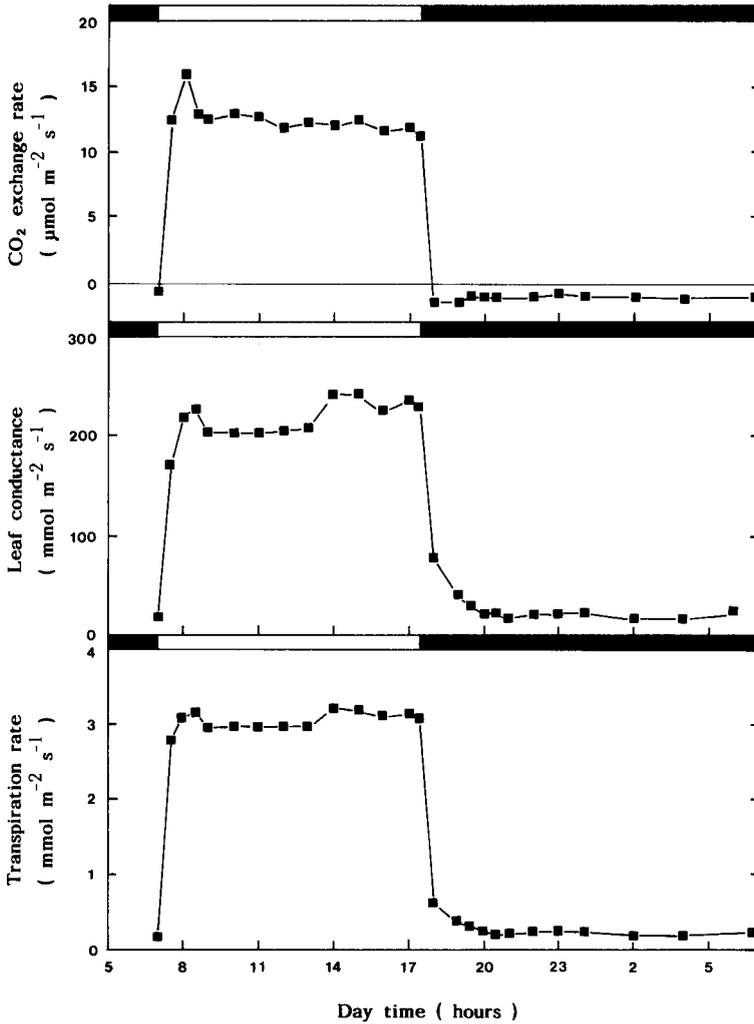


Fig. 3. Diurnal patterns of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in control plant of *M. crystallinum*.

ンについて示す。明らかに C₃ 植物的な反応パターンを示した。この時の CO₂ 交換速度、拡散伝導度および蒸散速度の最大値はイネ科 C₃ 植物 (Kawamitsu *et al.*, 1987) の範囲内にある。

Fig. 4 には処理後 34 日目の結果を示した。このように処理を 34 日間継続すると各パラメーターに日中の低下現象が認められた。更に、同じ植物体でも空気が乾燥し、VPD が増大すると明期では拡散伝導度は低下し、その結果、CO₂ の吸収量も著しく低下した。また、暗期では後半に CO₂ の吸収が放出を上回り僅かながら CAM 化しているのが認められた。蒸散速度は

VPD が大きい程高い値を示したが、昼間 12 時ごろに最も低下した時点では両方とも同じ値を示した。

更に処理を 70 日間継続した場合には、明期の CO₂ 吸収量はさらに低下し、逆に暗期における吸収量は放出量を上回って CAM 型が顕著になった (Fig. 5)。前図と同様に VPD が増大すると明期の拡散伝導度は著しく低下し、その影響を受けて CO₂ の吸収量も大きく低下した。そして、暗期では VPD が大きい条件下では明期で抑制された分を補うかのように CO₂ の吸収が放出を上回り CAM 化していることが分かる。拡散伝導度は CO₂ 交換速度と全く同じ変化を示し、特に、暗

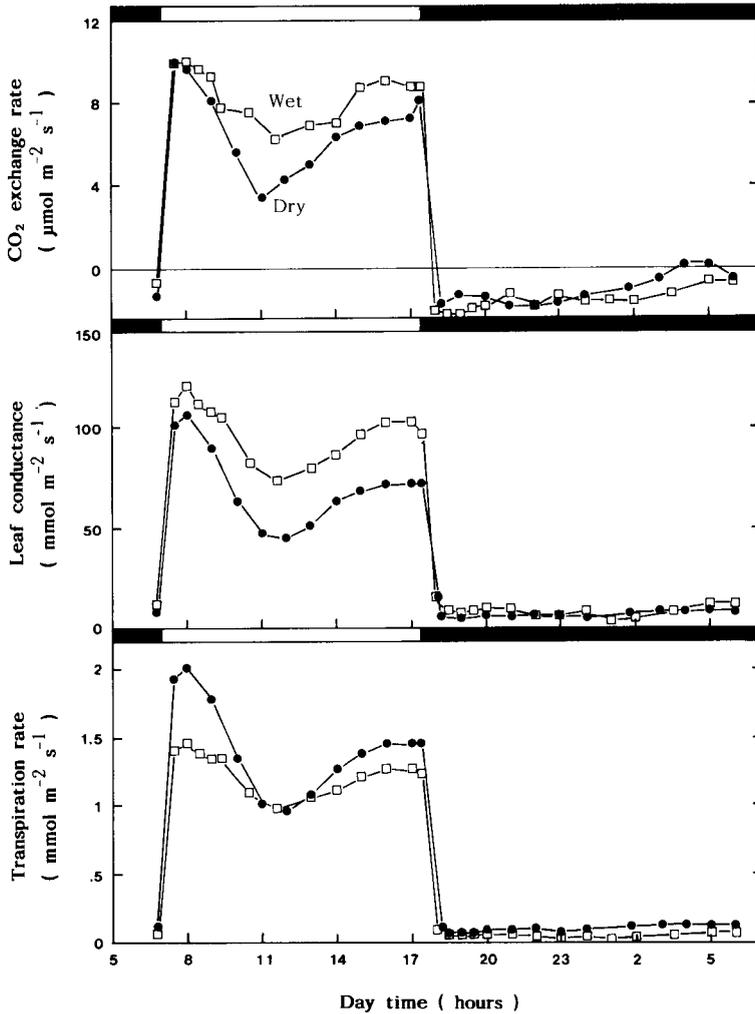


Fig. 4. Effect of vapour pressure difference on diurnal patterns of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in *M. crystallinum* with 3% NaCl for 34 days.

期に於ける両者の動きがよく一致していることから、気孔の影響が大であると考えられる。

Fig. 6には計算によつて算出した葉内CO₂濃度(Ci)の日変化パターンをプロットした。Ciは気孔の影響を取り除いた葉内のCO₂濃度と考えられるが処理後34日目の植物体では、VPDが大きくなり拡散伝導度が低下してもCiにはほとんど差はない。70日処理の植物体では、VPDを大きくすると日中Ciが大きくなった。すなわち、34日目までは気孔によつてCiが制御されていたが70日目頃からCO₂交換速度によつてCiは制御されていることがわかる。また、暗期の後半に注目すると、34日目ではVPDが大きいとき400

$\mu\text{l l}^{-1}$ まで低下しているが、70日目では明期と同じ200 $\mu\text{l l}^{-1}$ まで低下し明かにPEPカルボキシラーゼが働きCAM代謝が機能していることが伺える。

以上より、VPDは*M. crystallinum*がC₃型からCAM型へ光合成経路をshiftさせる際に促進的效果を発揮することが明確に示された。

2. *M. crystallinum*のCO₂交換速度、蒸散速度および拡散伝導度に及ぼす環境要因の影響

本植物がC₃型からCAM型へshiftする過程でCO₂交換速度、拡散伝導度および蒸散速度が諸環境要因に対してどの様に反応するのか、日変化の測定が終了した時点で調査を行った。まず、光強度に対する反

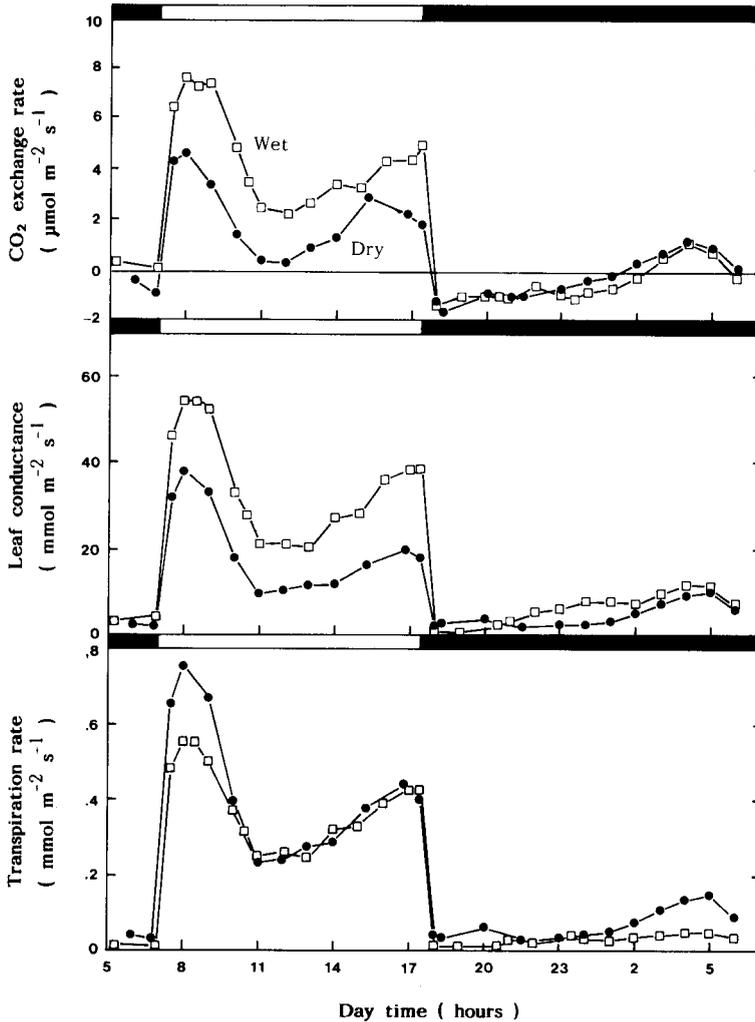


Fig. 5. Effect of vapour pressure difference on diurnal patterns of CO_2 exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in *M. crystallinum* with 3% NaCl for 70 days.

応だが、CAM化に伴い最大光合成速度 (P_{max}) および弱光域における立ち上がりが著しく低下した (Fig. 7)。ところが、光補償点 (CO_2 交換速度がゼロになる点) は逆に増加する傾向を示した。処理前のものは光に対し飽和型曲線を示したのに対し、処理区はいずれも $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ までは不飽和型曲線を示した。蒸散速度と拡散伝導度は光に対してほぼ同様に反応した。

葉温に対する反応では、処理が進みCAM化が進行すると、興味あることに、光合成最適温度が高温から低温側へ shift した (Fig. 8)。CAM化が認められた植物体の最適温度は 20°C から 10°C の範囲にあり、こ

れは冬型の C_3 植物と同じ至適温度である。 P_{max} に於いては処理間に大きな差異はなく、最適温度を過ぎると急激に低下した。拡散伝導度はNaCl処理に関係なく温度上昇に伴い急激に低下し、70日目では葉温 30°C でほぼゼロ値を示し気孔がしつかり閉じて蒸散を抑えていると考えられる。蒸散速度は処理前では葉温上昇にともない直線的に増加したが、CAM化が認められた植物では凸型を描いて変化した。

VPDに対しては、処理に関係なく、全パラメーターとも敏感に反応し、とりわけ70日目ではVPDが 3.0 MPa 以上になると拡散伝導度はほぼゼロになりその影響をうけて CO_2 交換速度もゼロになった (Fig. 9)。

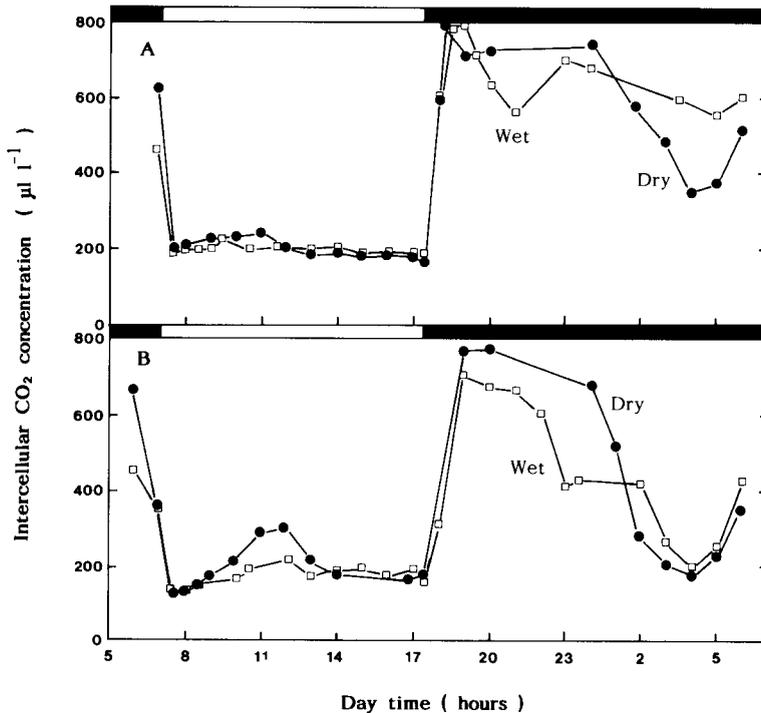


Fig. 6. Effect of vapour pressure difference on intercellular CO₂ concentration in *M. crystallinum* with 3% NaCl for 34 days (A) and 70 days (B). Data were obtained from Figs. 4 and 5.

Fig. 10 は CO₂ 濃度 (C_i) に対する各パラメーターの反応をみたものだが、拡散伝導度は C_i に敏感に反応し、処理の程度や VPD の大小の影響はそれほど大きくない。このように気孔の影響を取り除き、細胞間隙内における CO₂ 濃度と CO₂ 交換速度との関係を見ると、処理間に差は無くなりほぼ同じ値を示した。

以上、変動可能な植物 (facultative plant) を用いてその CO₂ 交換速度に及ぼす VPD 並びに他の環境要因の影響をみてきた。次に、元来 CAM パターンを示すパイナップルでは VPD の影響がどの程度であるか検討することにする。

3. パイナップルの CO₂ 交換速度の日変化に及ぼす葉面飽差の影響

パイナップルを測定した時の条件は葉温が明期で 30°C、暗期で 25°C、VPD は乾燥区で明期が 3.0 MPa、暗期が 2.0 MPa、湿潤区で明期が 2.0 MPa、暗期が 1.0 MPa に設定した。日長は明期 11.5 時間で行った。

パイナップルは元来 CAM 経路を有している (Nose *et al.*, 1977) ため水ストレスを与えず通常状態

で育成し、測定時に湿度を変えその影響を調べた (Fig. 11)。図から明らかなように、明期、暗期に関わり無く CO₂ の吸収が行われ典型的な CAM パターンを示した。しかし、空気が乾燥すると先述の *M. crystallinum* の場合と同様、明期の CO₂ 交換速度および拡散伝導度は湿潤区に較べ著しく低下した。VPD が高い場合、午前中の CO₂ 交換速度が放出から吸収に転じる時間が 2 時間程度遅れた。暗期では湿度処理による差はほとんど無かった。また、CO₂ 交換速度と拡散伝導度の日変化パターンがほとんど同じ動きを示したのが特徴的である。蒸散速度は明期では処理間の差異はそれほど大きくなく、暗期では大きくなった。

Fig. 12 には水利用効率の日変化パターンをプロットした。VPD が大きいと水利用効率は著しく低下し、とりわけ暗期における VPD の影響が大である。水利用効率の値をイネ科植物と比較すると、C₃ 植物が 6 μmol mmol⁻¹ 以下、C₄ 植物が 15 μmol mmol⁻¹ 以下であり、パイナップルの場合明期では C₃ 植物に、暗期では C₄ 植物に相当する値を示した。

4. ラッカセイの CO₂ 交換速度の日変化に及ぼす

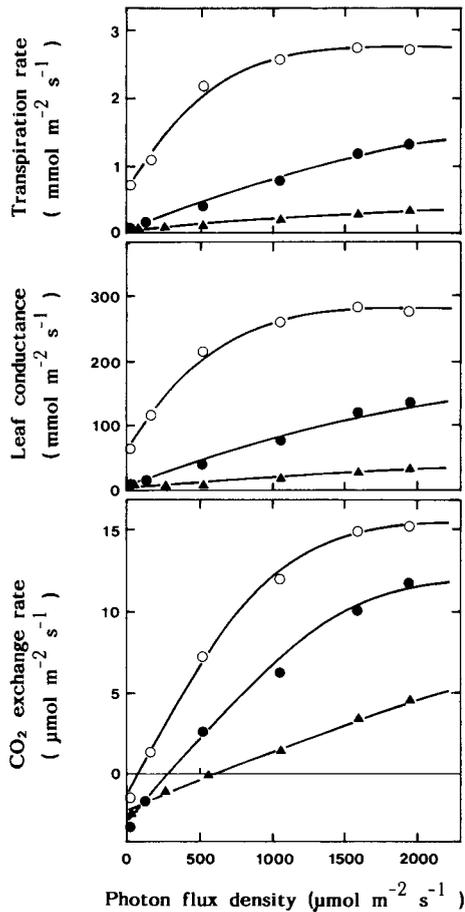


Fig. 7. Light response curves of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in control plant (○) and stressed plant with 3% NaCl for 34 days (●) and 70 days (▲) of *M. crystallinum*.

葉面飽差の影響

以上は、CAM 植物または CAM 型へ shift する植物の CO₂ 交換速度に及ぼす空気湿度の影響を見たものだが、次に、それらのコントロールとしてラッカセイをとりあげ湿度の影響を検討することにする。ラッカセイは耐旱性の強い作物であり、また、葉が多肉であることから、水分ストレスを与えると CAM 化するのではないかとの見方も一部にある(島野, 私信)。そこで、*M. crystallinum* の場合と同様に NaCl ストレス処理を与え CO₂ 交換速度の日変化パターンに及ぼす VPD の影響を調べた。

まず、測定条件を Fig. 13 に示す。葉温は明期を

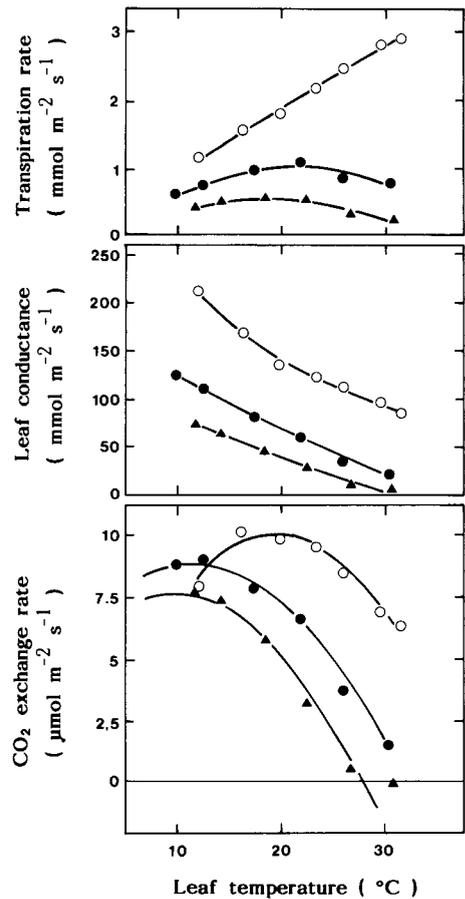


Fig. 8. Temperature response curves of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in *M. crystallinum*. See Fig. 7 for the symbols.

30°C、暗期を 25°C に設定した。VPD は明期を 3.0 MPa (Dry)、暗期を 2.0 MPa (Wet) に設定したが、無処理区は葉面積が大きすぎて湿度処理区の差が 0.4~0.5 MPa 程度であつた。

測定結果を Fig. 14 に示す。無処理区は 0.5% の処理区に較べ CO₂ 交換速度、蒸散速度および拡散伝導とも常に高い値を示した。VPD を大きくすると、0.5% 処理区では全てのパラメーターが低下した。暗期の呼吸速度は無処理区の方が処理区に較べ高い値を示した。*M. crystallinum* およびパイナップルでは VPD を大きくすると蒸散速度は増大したが、ラッカセイの場合は逆に低下した。これは、この植物の気孔が VPD に敏感に反応し、素早く閉じたためであると考えられる。

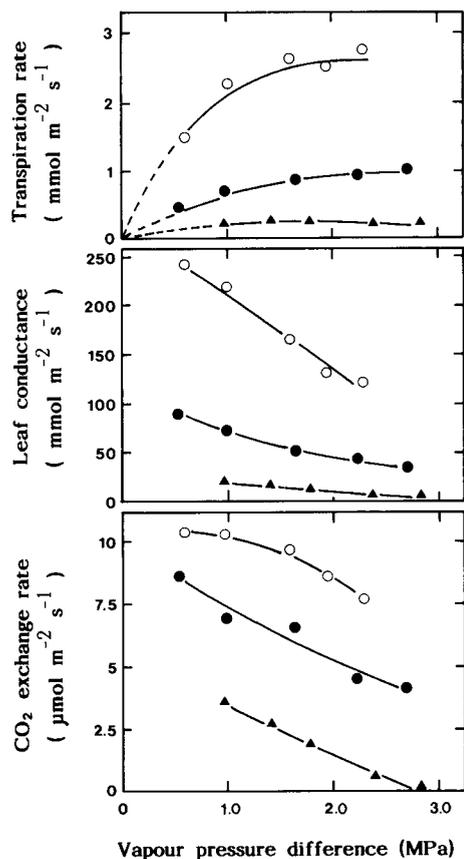


Fig. 9. Vapour pressure difference response curves of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in *M. crystallinum*. See Fig. 7 for the symbols.

言い換えるならば、ラッカセイの気孔は他の植物に較べ湿度に対して敏感である様に思われる。なお、無処理区の場合、14時以降拡散伝導度が急激に低下する現象が観察された。これは、双子葉植物の特徴とも考えられるが、short termの実験で光や温度に対する光合成反応を測定する場合には十分注意する必要がある。

考 察

空気湿度の CO₂ 交換速度への影響は主として気孔を介して行われると考えられる。そこで、CO₂ 交換速度と拡散伝導度との関係をプロットしてみた (Fig. 15, 16)。 *M. crystallinum* の図には水ストレスや塩分ストレスを与えた場合の全てのデータをプロットしたが、様々な条件で測定した場合でも両者間にはある一定の関係が成り立つ。CO₂ 交換速度は 100 mmol m⁻²

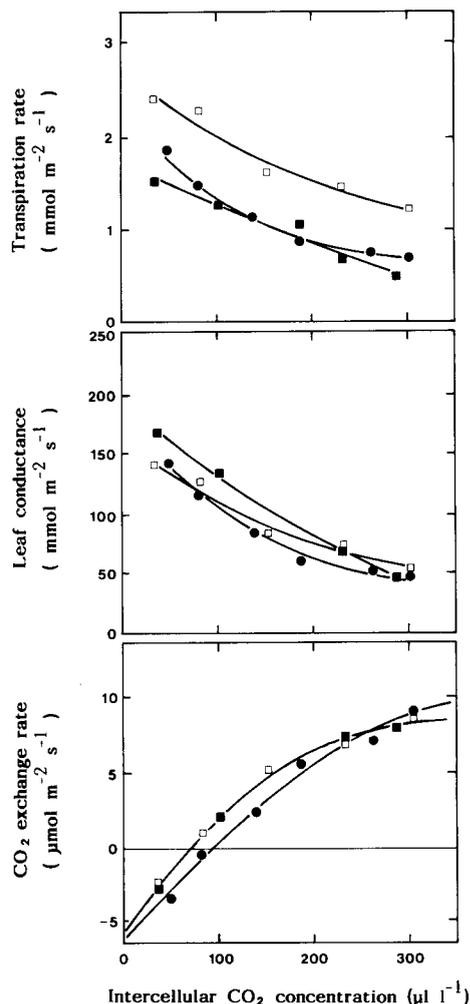


Fig. 10. Intercellular CO₂ concentration response curves of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in stressed plant with 0.75% NaCl for 34 days (●) and 3% NaCl for 34 days (□, ■). VPDs were set at 1.0 MPa (●, ■) and 2.0 MPa (□).

s⁻¹ 付近までは直線的に増加し、それ以降はほぼ飽和に達している。ちなみに、CO₂ 交換速度の最大値をイネ科植物と比較すると C₃ 植物がだいたい 10~30 μmol m⁻² s⁻¹ の範囲にあり、コントロールは 12~13 μmol m⁻² s⁻¹ を示し、イネ科 C₃ 植物の中でも低い範囲に位置づけられる。

CAM 化現象が見られたのは拡散伝導度が 50 mmol m⁻² s⁻¹ 以下の部分で両者の関係が直線で回帰出来る

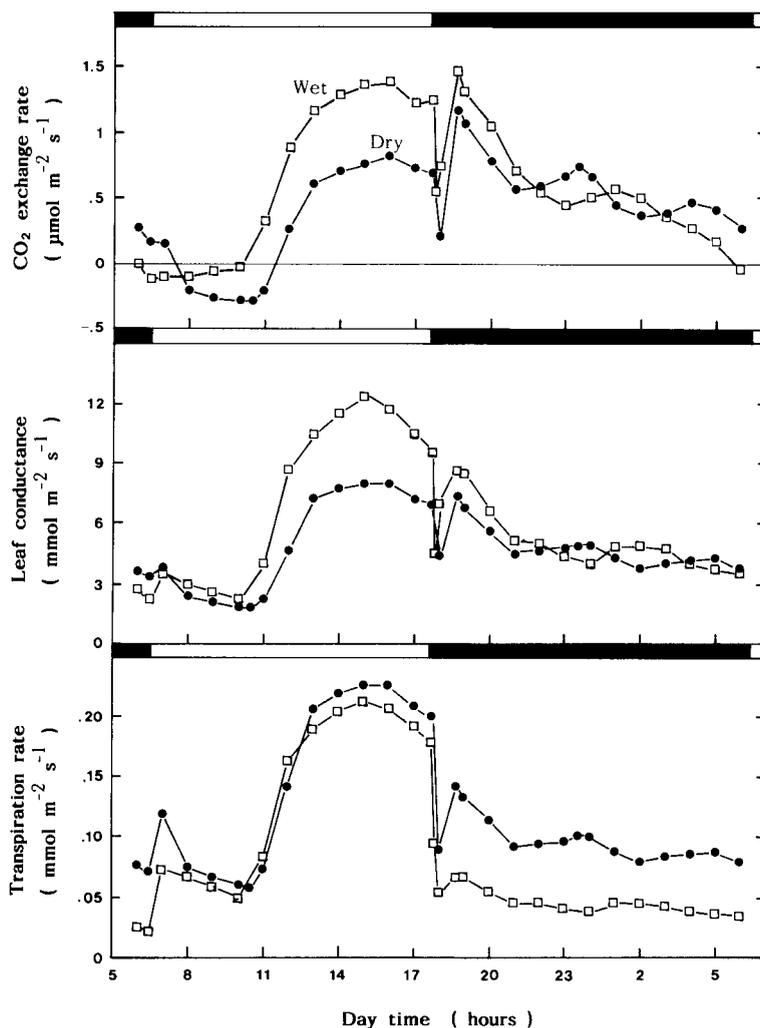


Fig. 11. Effects of vapour pressure difference on diurnal patterns of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in pineapple plant. Measurements were made at 1.0 MPa (□) and 2.5 MPa (●) of vapour pressure difference.

初期の段階にあたり、気孔がCO₂ガス拡散を制御しやすい範囲である。パイナップルの場合明期と暗期とでは両者間の直線の傾きが異なり、暗期の方がVPDが小さいにも関わらず大きくなっている。その理由の一つとして、暗期ではCO₂の固定が主としてPEPカルボキシラーゼによって行われ、明期ではRuBPカルボキシラーゼによって行われ、前者の固定効率が後者のそれに比べ極めて高かったためであろうと考えられる。しかし、両者の関係が何れの場合も直線的であることから、CO₂交換速度は拡散伝導度に大きく支配されていることが分かる。また、*M. crystallinum*のCO₂交

換速度と拡散伝導度との関係の図にパイナップルをプロットしたなら、それは直線の初期部分に位置し、*M. crystallinum*がCAM化した範囲内になる。すなわち、CAM化の条件としてCO₂ガス拡散が気孔によって規制され易い範囲内にあることが必要条件と考えられる。

Fig. 17にはラッカセイにおける両者の関係を明期に限って見たものである。ラッカセイにおいても両者の関係は一本の線で回帰され、CO₂交換速度が気孔の開閉によって大きく規制されていることが分かる。

次に、一日のCO₂収支量に対するVPDの影響およ

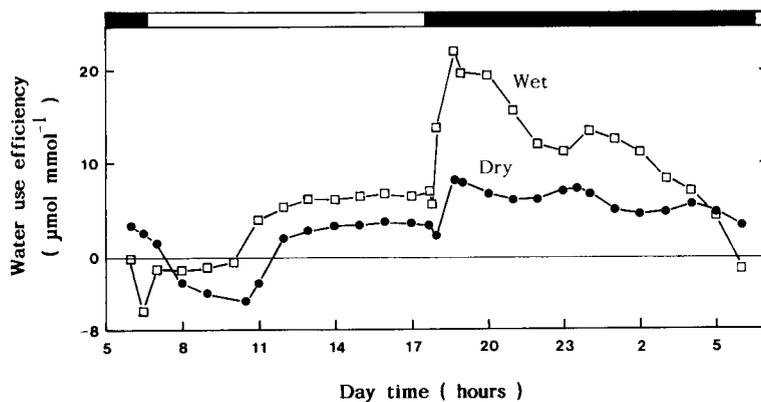


Fig. 12. Effect of vapour pressure difference on diurnal patterns of water use efficiency in pineapple plant. See Fig. 11 for the measurement conditions.

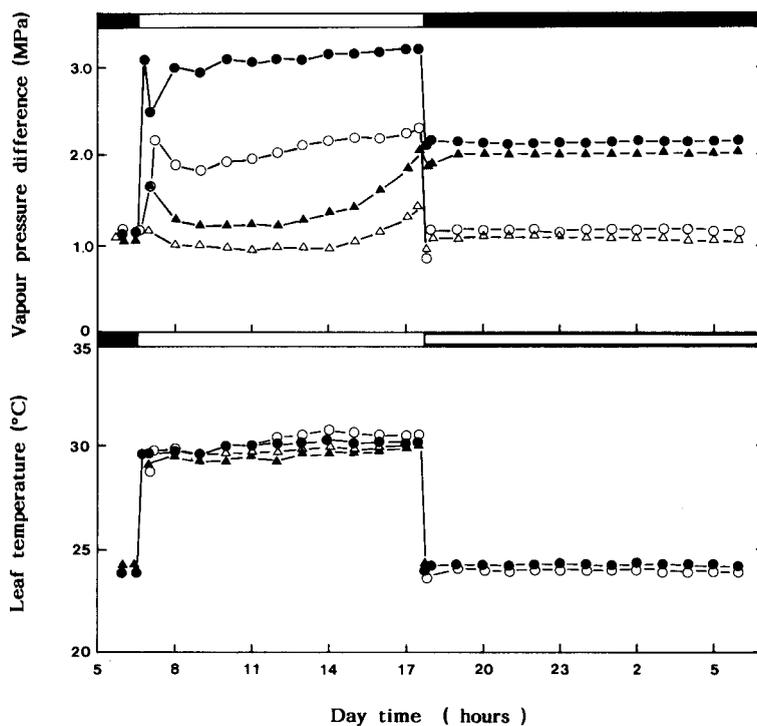


Fig. 13. Measurement conditions for the effects of leaf-to-air vapour pressure difference on photosynthetic ability in peanut plant. Photosynthetic photon flux density during the light period was $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
 (Δ , \blacktriangle) control plant, (\circ , \bullet) stressed plant with 0.5% NaCl for 15 days.

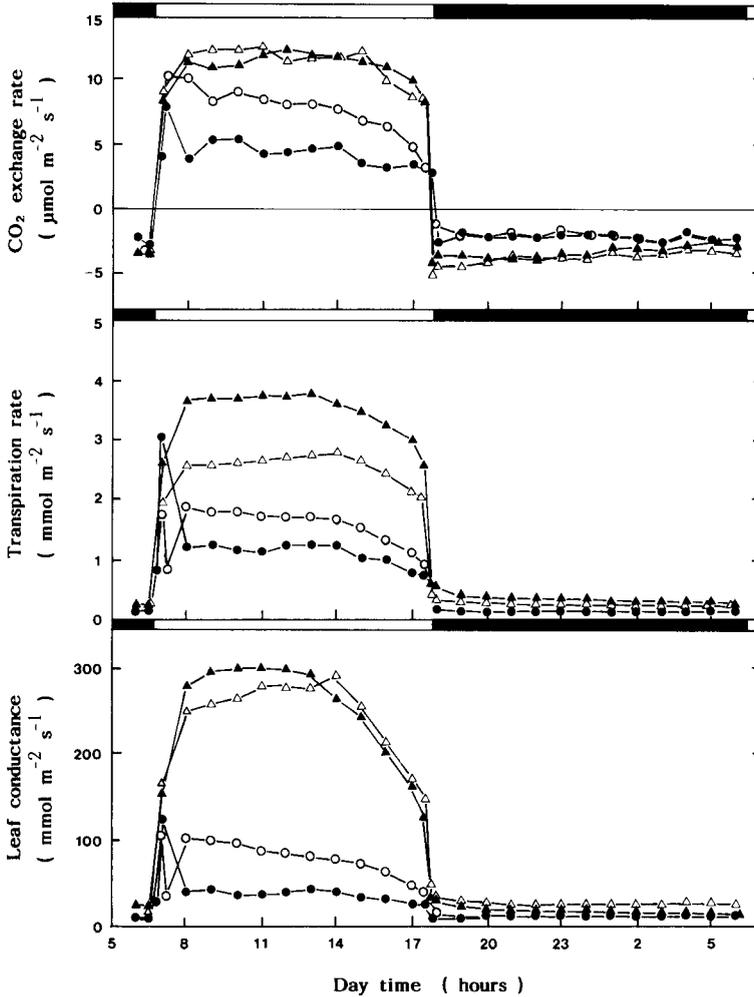


Fig. 14. Effects of leaf-to-air vapour pressure difference on diurnal patterns of CO_2 exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in peanut plant. See Fig. 13 for the measurement conditions and symbols.

び一日の CO_2 収支量に占める暗期の吸収量の割合に対する VPD の影響を Fig. 5, 11 から積分して求めてみた。Table 1 は湿度の影響を両植物で比較したものであるが、 CO_2 収支量 (CO_2 balance) に対する湿度の影響を見ると、パイナップルは湿潤区では $536.6 \mu\text{mol dm}^{-2} \text{day}^{-1}$ であつたのが、空気が乾燥するとその値は $381.8 \mu\text{mol dm}^{-2} \text{day}^{-1}$ と約 28.8% も抑制された。*M. crystallinum* の場合 1178.2 から $529.1 \mu\text{mol dm}^{-2} \text{day}^{-1}$ と約 55.1% 変化し、その値はパイナップルに比べると約 2 倍の低下率である。また、一日の CO_2 収支量に占める暗期の吸収量の割合（ここでは CAM

ability と呼ぶ）はパイナップルが 48.6 から 68.6% へ、*M. crystallinum* が 1.31 から 16.15% といずれも高くなつた。このように、乾燥に強いと称される CAM 植物の CO_2 交換速度は空気湿度によつて著しく影響され、その結果、一日の収支量も影響されることが明らかになつた。

M. crystallinum に塩分ストレスを与え代謝系が CAM 化する過程で各種環境要因に対する反応を調べたところ、光補償点が高くなり、 CO_2 交換速度の最適温度が低温側へ shift した (Fig. 7, 8)。CAM 植物の CO_2 交換速度は日変動が著しいため本研究と同様な

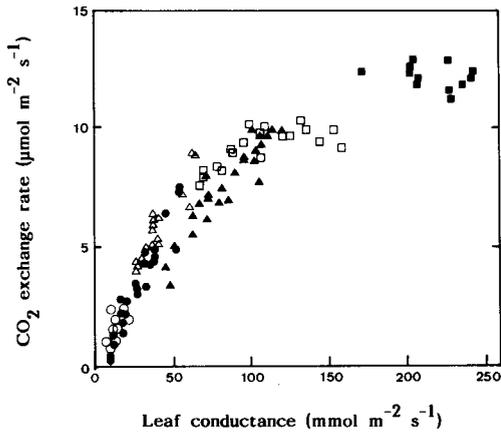


Fig. 15. Relationship between CO₂ exchange rate and leaf conductance in *M. crystallinum*. Data were obtained from Figs. 1, 3, 4, and 5.

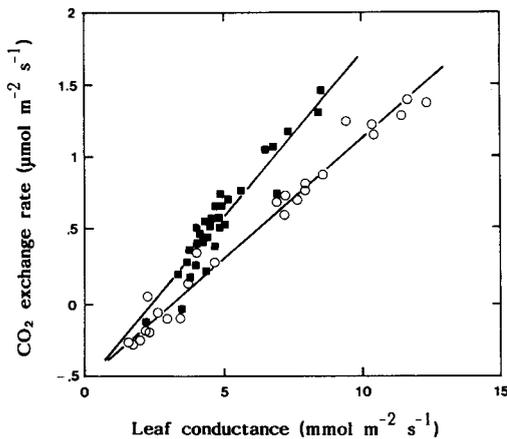


Fig. 16. Relationship between CO₂ exchange rate and leaf conductance in pineapple plant. Data were obtained from Fig. 11. ○, Light period; ■, Dark period.

結果は他に例が無く比較が出来ないが, *M. crystallinum* が CAM 化すると光利用効率極端に低下し, 高温よりむしろ低温で CO₂ 交換速度が高まる傾向を示した. それは, 一つには高温で VPD が高まりその影響を受けて気孔が閉じ, CO₂ 交換速度が抑えられたためと考えられる. また, VPD に対する反応では絶対値は小さいが C₃ 植物特有の “Feed forward” 的反応 (Farquhar, 1978) を示し, 湿度の変化を敏感に察知しながら水を有効利用することで CAM 化が進行すると推察される.

多肉の葉を有し耐旱性の強い植物であるラッカセイを用いて水ストレスを与え, *M. crystallinum* と同様に CAM 化するかどうか調べたが, そのような反応は示さず多肉が CAM 型光合成の絶対条件でないことを改めて確認できた.

以上みてきたように, 本実験の結果は CAM 植物な

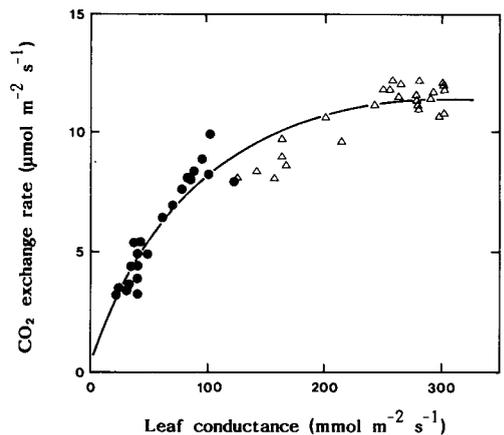


Fig. 17. Relationship between CO₂ exchange rate and leaf conductance in peanut plant. Data were obtained from Fig. 14. △, Control plant; ●, Stressed plant.

Table 1. Effect of vapour pressure difference on CO₂ balance and CAM ability (a ratio of absorbed CO₂ at dark period to CO₂ balance) in *M. crystallinum* and pineapple plant.

Species	VPD level	CO ₂ balance ($\mu\text{mol dm}^{-2} \text{day}^{-1}$)	CAM ability (%)
<i>M. crystallinum</i> *	Low (Wet)	1178.2	1.3
	High (Dry)	529.1	16.2
Pineapple	Low (Wet)	536.6	48.6
	High (Dry)	381.8	68.6

Note: *Treated with 3% NaCl for 70 days.

らびに CAM 化する植物がイネ科 C_3 , C_4 植物に比べ湿度に対して敏感に反応することを如実に示している。一般に CAM 植物が生息する地域は昼間は VPD が高く、夜間は逆に低くなる。CAM 植物の気孔はそのような VPD の変化に対して敏感に反応し体内水分の損失を最小限に抑えながら水利用効率を高め、生命を維持しているものと推察される。

更に、*M. crystallinum* およびパイナップルにおいては空気が乾燥すると CO_2 収支量は低下するが、CAM ability は高まることが明らかになった。また、*M. crystallinum* が CAM 化した場合において拡散伝導度が極端に減少したこと、パイナップルの拡散伝導度が極端に低いことから、CAM 化誘導は気孔が CO_2 ガス交換を制御しやすい範囲で可能であること、またそれには明期と暗期の VPD の変動がかなり積極的に促進効果を発揮していることなど CAM 型光合成と空気湿度との関わりが密接であることが示された。

摘 要

蒸散要求度が小さく蒸散の無い夜間に気孔を開いて CO_2 を取り込み有機酸の形で液胞中に蓄え、蒸散要求量が大きい昼間は気孔を閉じた状態で蒸散を抑えつつ、有機酸から CO_2 を脱炭酸してカルビン回路に取り込み光合成を行う CAM 植物を用いて、その CO_2 交換速度の日変化に及ぼす空気湿度の影響を検討した。また塩分ストレスを与えると代謝系が C_3 型から CAM 型へ shift する *M. crystallinum* を用いてその代謝系が変動する過程に於いて空気湿度がどの程度影響を及ぼしているのか検討した。更に、多肉の葉を有し耐旱性の強い植物、ラッカセイを用いてその CO_2 交換速度の日変化に対する空気湿度の影響を検討した。得られた結果を要約すると以下ようになる。

1) 土耕した *M. crystallinum* に灌水を停止することによって水ストレスを与え代謝系が C_3 型から CAM 型へ shift するかどうか調べたところ、処理開始後 12 日目頃から暗期の後半に CO_2 の吸収が放出を上まわり CAM 化現象が認められた。また、CAM 化に伴い光合成速度、蒸散速度および拡散速度の昼間の低下現象が顕著になった。

2) 3% の NaCl を 34 日間処理すると光合成速度の日中の低下現象が顕著になった。また、測定時に同化箱内の相対湿度を低下させ VPD を増加させると、日中の低下現象は更に顕著になり、加えて暗期の後半に CO_2 の吸収が放出を上回り一層 CAM 化が促進された。処理を 70 日間継続すると日中の低下現象が一段

と顕著になり、更に VPD を高めると CAM 化が促進された。

3) 日変化測定が終了した時点で環境要因に対する光合成反応を測定したところ、ストレスが長期化し CAM 化が促進されると光補償点が上昇し、最適温度が低温側へ移動することが確認された。また、VPD に対する反応はイネ科 C_3 植物的で、特に、70 日間処理した植物体では VPD が 3.0 MPa の時 CO_2 交換速度がゼロを示し、気孔が VPD に対して敏感であることが示された。Ci に対する CO_2 交換速度の反応に於て処理間の差はなく、塩分ストレスが進むと CO_2 補償点が僅かに低下したに過ぎなかつた。

4) full CAM として位置づけられるパイナップルの CO_2 交換速度の日変化に及ぼす湿度の影響を調べたところ、明期に於て VPD が高まると CO_2 交換速度が著しく低下したが、暗期では処理間に大きな差は認められなかつた。一方、水利用効率に及ぼす湿度の影響では空気が乾燥すると暗期に於ける低下が著しかった。

5) コントロールとして用いたラッカセイに塩分ストレスを与え *M. crystallinum* と同様に CAM 化が誘導されるかどうか調べたが特定の反応は示さなかつた。

6) 以上より、乾燥に強い CAM 植物の気孔は湿度に対して敏感であること、また、CAM 化現象は気孔が CO_2 ガス拡散を制御しやすい範囲で可能であることが示された。

文 献

- Agata, W., Y. Kawamitsu, S. Hakoyama and S. Shima 1981 A system for measuring leaf gas exchange based on regulating vapour pressure difference. *Photo. Res.*, 9: 345-357
- Farquhar, G. D. 1987 Feedforward responses of stomata to humidity. *Aust. J. Plant Physiol.*, 5: 787-800
- Kawamitsu, Y., W. Agata and S. Miura 1987 Effects of vapour pressure difference on CO_2 assimilation rate, leaf conductance and water use efficiency in grass species. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 31: 1-10
- Kluge, M. and I. P. Ting 1978 Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation. *Ecological Studies No. 30* (Springer-Verlag: Berlin.)
- Nose, A., M. Shiroma, K. Miyazato and S. Murayama 1977 Studies on matter production in pineapple plants. I. Effects of light intensity in lightperiod on the CO_2 exchange and CO_2 balance of pineapple plants. *Japan. J. Crop Sci.*,

- 46: 580-587
- Ting, I. P. and M. Gibbs 1982 Crassulacean acid metabolism. Amer. Soc. Plant Physiol. Rockville, Md., U. S. A.
- Winter, K. 1974 Evidence for the significance of crassulacean acid metabolism as an adaptive mechanism to water stress. *Plant Sci. Lett.*, **3**: 279-281

Summary

To make clear the effects of air humidity on diurnal patterns of CO₂ exchange rate, leaf conductance and transpiration rate in crassulacean acid metabolism (CAM) plants, pineapple (full CAM), *Mesembryanthemum crystallinum* (weak CAM) and peanut (non-CAM) growing under field conditions in Fukuoka were examined. Gas exchange measurements were performed under two different leaf-to-air vapour pressure difference (VPD) conditions. Results obtained were compared with the humidity responses of C₃ and C₄ grass species.

1) Induction of CAM in *M. crystallinum* in response to water stress was observed 12 days after withholding water. The plants exhibiting CAM-like CO₂ exchange reactions accompanied by distinct depression of CO₂ exchange and leaf conductance at the midday.

2) *M. crystallinum* exhibited its mode of carbon assimilation from C₃ photosynthesis to CAM when plants were exposed to high NaCl content in the soil for 34 days. At constant leaf temperature CO₂ exchange rate and leaf conductance of the plant were depressed during light period when the VPD was increased. So the reduction in CO₂ fixation during the light period was largely due to stomatal closure in response to the increased VPD.

3) *M. crystallinum* was remarkably induced CAM-like CO₂ gas exchange pattern by treatment with 3% NaCl for 70 days. When VPD increased, the plant showed a marked reduction of the daytime CO₂ fixation, whereas nighttime CO₂ uptake was only slightly reduced. Consequently CAM mode was pronounced at high VPD conditions. From the VPD response pattern of leaf conductance, it was suggested that stomata of the stressed-plant was very sensitive to the air humidity.

4) Pineapple plant performed high CAM ability when VPD increased. CO₂ exchange rate was significantly correlated with leaf conductance not only during light period but also during dark period. However, slope of the regression line obtained from nighttime data were steeper than that from daytime one. On the other hand, VPD had no effects on the slope. The role of the stomatal responses to VPD in determining the patterns and rates of CO₂ exchange and transpiration in the light or dark are significantly different.

5) In peanut plant, leaf conductance was closely correlated with net CO₂ exchange rate.

These results suggest that stomata of CAM plants are more sensitive and strictly regulate the CO₂ exchange as compared with C₃ and C₄ grass species.