

植物の光合成機能の評価

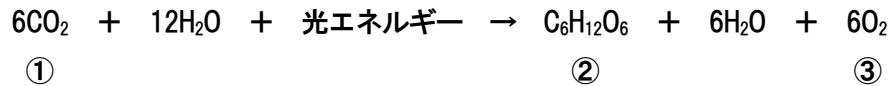
渋谷俊夫

1. 実習の目的

植物と大気との間において CO₂ や水蒸気などのガス成分は主に葉の気孔を介して交換されている。例えば CO₂ は、日中には光合成によって大気から葉内へ輸送され、夜間では呼吸によって葉内から大気へ輸送される。水蒸気は蒸散によって葉内から大気へ輸送される。このような葉内と大気との間におけるガスのやりとりをガス交換といい、葉内外のガス交換は拡散現象によって行われる。本実験では、植物を入れた閉鎖容器内における CO₂ の収支から植物の CO₂ 交換速度を求める方法を用いて、環境条件が異なる条件における植物の光合成速度を評価する。

2. 植物の CO₂ 交換

緑色植物は光エネルギーを使って CO₂ と水から炭水化物をつくり、O₂ を放出している。この反応を光合成反応といい、反応速度を光合成速度という。反応式は一般に下のように表示される。



光合成の反応速度を求める方法は、①CO₂ の収支から、②炭水化物の収支から、③酸素の収支から求める方法に大別される。この実習では植物の CO₂ 収支から純光合成速度を求める方法を用いる。

植物は日中、光合成によって CO₂ を吸収しており、同時に呼吸によって CO₂ を放出している。光補償点 (CO₂ 交換速度がみかけ上ゼロになる光強度) 以上の光強度では、植物はみかけ上 CO₂ を吸収しており、このときの正味の CO₂ 交換速度を純光合成速度という。夜間には植物は呼吸によって CO₂ を放出しており、このときの CO₂ 放出速度を暗呼吸速度という。暗呼吸とは光条件に影響されない呼吸を意味し、日中に行われる呼吸も暗呼吸という。C3 植物における CO₂ 交換を概略的に表すと図 1 のようになり、光強度と CO₂ 交換速度との関係は図 2 のようになる。暗黒条件では CO₂ 交換速度=暗呼吸速度となり、CO₂ 交換速度はマイナスになる。光強度を高めていくと暗呼吸速度と総光合成速度が等しくなり、みかけ上 CO₂ 交換はゼロになる。このときの光強度を光補償点という。さらに光強度を高めると、CO₂ 交換速度、すなわち純光合成速度は増大するが、ある光強度以上では純光合成速度はほぼ一定値になる。このときの光強度を光飽和点という。

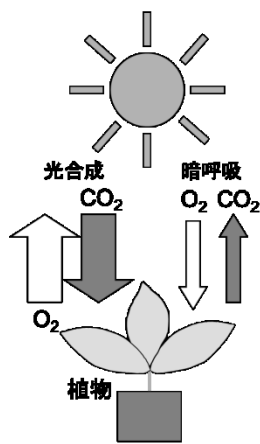


図1 植物と大気との間のCO₂交換の概略図
 日中は実際には光合成と暗呼吸の相殺分が交換されている。

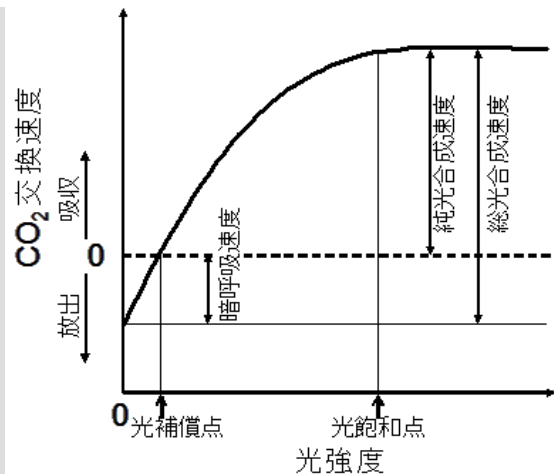
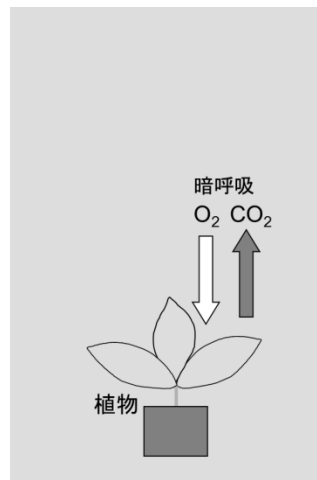


図2 光強度とCO₂交換速度の関係
 CO₂交換速度はCO₂吸収側を正とする。

3. CO₂交換を数値で表すには

CO₂交換速度を定量的に表すには単位が必要である。CO₂交換速度は単位時間あたりどれくらいのCO₂が交換されたかで示すことができる。その単位はCO₂量と時間を組み合わせたものになる。CO₂量“mol”と時間“s”を組み合わせ、 mol s^{-1} とする。この単位は「1秒間あたり何モルのCO₂が交換されたか」を示す。これだと何における交換速度かが分からないので、植物1個体あたりなら、 $\text{mol s}^{-1}/\text{plant}$ 、葉面積あたりなら $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ とする。「植物あたり」だと植物の大きさによって値が異なり、他のデータと比較しにくいので、一般的には植物の「葉面積あたり」で示す。植物群落単位で計測する場合には、CO₂交換速度の単位を「群落の床面積あたり」で示すことがあるが、その場合も単位は $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ となる。したがって、群落レベルでのCO₂交換の計測データを示す場合は“m²”が葉面積単位なのか、群落の床面積単位なのかを明記する必要がある。

この $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ という単位は、単位時間あたり単位面積を通過する分子のモル数を示し、一般に“流束(フラックス、flux)”と呼ばれる。“mol”の部分はエネルギーや質量などの単位になることもある。例えば、太陽からの放射の単位は W m^{-2} で、これは $\text{J m}^{-2}\text{s}^{-1}$ とすることができ、単位時間あたり単位面積を通過するエネルギー量を示す。光合成有効光量子束密度(Photosynthetic photon flux density、PPFDと略す)の単位は $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ で、これは、光合成に有効な波長域(400~700 nm)の光量子(光の粒)が単位時間あたり単位面積を何モル通過するかを示す。流束の単位に統一すれば、葉面に照射された光量子がどれくらいCO₂固定に使われたのか、地面に吸収された放射がどれくらい蒸散に使われたのかなど、物質やエネルギーの利用効率を求めることができる。

4. CO₂交換をどのように捉えるか？

植物の CO₂ 交換速度を求める方法はおよそ下の 3 つに分けられる。

- ① 植物の質量変化から求める方法
- ② 植物をチャンバー (chamber、小さな部屋を意味する) に入れて、そのチャンバー内の CO₂ 収支から求める方法
- ③ 大気中の CO₂ の移動を直接的または間接的に求める方法

これらを概念的に表すと図 3 のようになる。

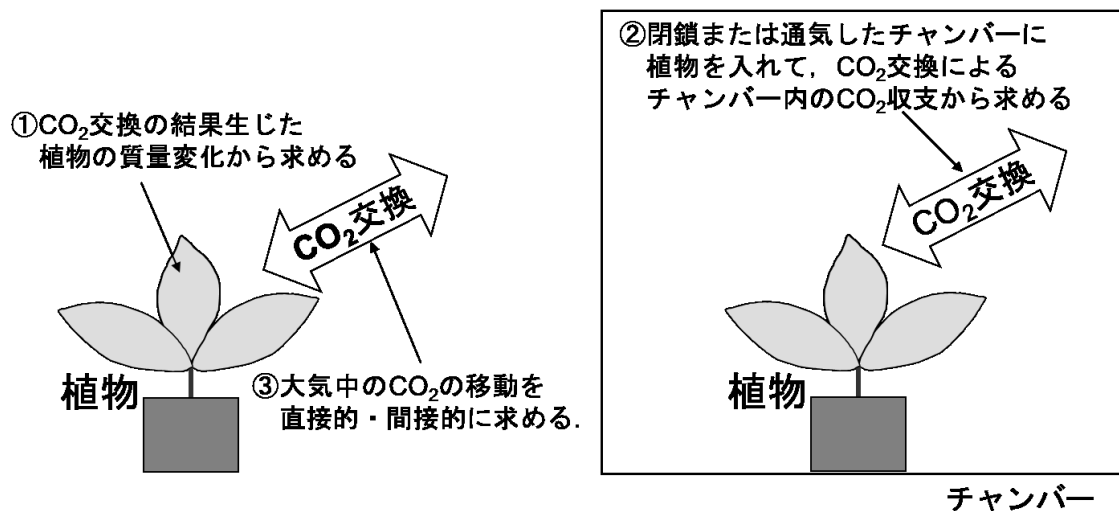


図 3 植物の CO₂ 交換速度を計測する方法

①はもっとも簡便な方法である。大気中の CO₂ は光合成によって植物に吸収され、その結果として植物の乾燥質量は増加する。したがって、植物の乾燥質量の変化から植物の CO₂ 吸収量を比較的正確に推定することができる。植物を栽培して、その乾燥質量を計測するのも CO₂ 交換速度のひとつの計測手段といえよう。この方法はある期間を積算した CO₂ 固定量を推定するのに適しているが、短期的な CO₂ 固定量を把握するのには適していない。例えばどのような環境で植物がよく CO₂ を吸収するのかを知るには、さまざまな環境での CO₂ 交換速度をすばやく計測する必要がある。また、これら植物の乾燥重量の変化にもとづく方法は、調査のために植物を破壊する必要があるのが大きな欠点である。

②はチャンバー法、もしくは同化箱法と呼ばれる方法である。CO₂ 濃度変化の計測に比較的高価な測器が必要であるが、短期間で植物の CO₂ 交換速度を定量的に把握することができる。チャンバーの大きさや種類によって個葉から小規模の群落まで対応できるが、植物をチャンバーに入れるために、計測環境が植物の生育環境と異なる場合があるので注意すべきである。チャンバー法に関しては後ほど詳しく解説する。

③は主にフィールドでの植物群落の CO₂ 交換を計測するのに用いられる方法である。植物群落上の CO₂ 濃度勾配とその間の CO₂ 拡散係数から求める傾度法や、乱流変動と CO₂ 濃度変動から求める渦相

関法（乱流変動法）などがある。植物周辺の環境を乱さずに、ありのままの植物の CO₂ 交換速度を計測できることから、森林の CO₂ 吸収量の評価など、植物群落全体の CO₂ 交換の実態を把握するのに有効な方法である。現在、世界規模で森林による温室効果ガス吸収量の評価が行われているが、それには渦相関法が用いられている。これは、植物群落上での空気の乱れやそれによって起こる CO₂ 濃度の変動にもとづいて計測されるもので、現在もっとも信頼されている方法である。ただし、これらは空気力学的な仮定にもとづいて算定していることから、正確に森林の CO₂ 固定量を評価するためには、群落の規模や乱流条件などのいくつかの前提条件をクリアすることが必要である。そのようなことから、評価された CO₂ 吸収量の解析が進められる一方で、どのようにしたらより正しく評価できるかの議論も現在盛んに行われている。

5. 閉鎖式チャンバー法による CO₂ 交換速度の計測原理

前述のように、CO₂ 交換速度の測定方法はいくつかあるが、この実習では閉鎖式チャンバー法を用いる。チャンバー法とは、チャンバー（小さな部屋）の中に植物を入れて、植物の CO₂ 交換によるチャンバー内の CO₂ 濃度の変化を手がかりにして CO₂ 交換速度を求める方法である。ここで、密閉されたチャンバーに植物を入れた場合を考える。図4は閉鎖チャンバー内において植物が CO₂ を吸収しているときのチャンバー内における CO₂ 量 (mol/chamber) の時間変化を概念的に示したものである。植物が CO₂ を吸収することによって、チャンバー内における CO₂ 量は時間の経過とともに減少していく。CO₂ 量の変化速度は、葉内外の CO₂ 濃度 ($\mu\text{mol mol}^{-1}=\text{ppm}$) の差に比例することから、チャンバー内の CO₂ 濃度が低下すると変化速度は小さくなる。つまり、チャンバー内の CO₂ 量は指数関数的に低下する。チャンバー内外では CO₂ 交換はおこなわれていないので、チャンバー内における CO₂ 量の変化速度は植物の CO₂ 交換速度と等しいと考えることができる。すなわち、CO₂ 収支は次式のように表すことができ、植物の CO₂ 交換速度はチャンバー内における CO₂ 量の変化速度から求めることができる。

$$[\text{CO}_2 \text{ 交換速度}] = [\text{チャンバー内における CO}_2 \text{ 量の変化速度}]$$

$$(\mu\text{mol s}^{-1}) \qquad (\mu\text{mol s}^{-1})$$

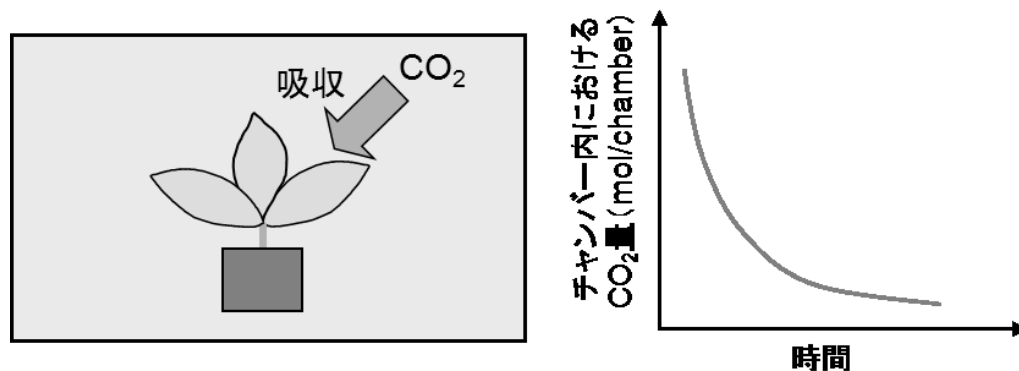


図4 閉鎖チャンバーに植物を入れたときの CO₂ 量の変化の概念図

チャンバー内における CO₂ 量 (μmol/chamber) は、チャンバー内の CO₂ 密度 (μmol m⁻³) とチャンバー容積 (m³) との積から求めることができる。したがって、チャンバー内における CO₂ 量の時間変化、すなわち植物の CO₂ 交換速度は次式から求めることができる。なお、この場合に求めることのできるのは t₁ から t₂ にかけての平均の CO₂ 交換速度である。ある時点における CO₂ 交換速度を求める場合には、CO₂ 濃度の時間変化を指数関数で近似して、その曲線の微分係数を求める。Microsoft Excel のグラフ機能を用いると近似式を簡単に求めることができるので、それを利用するとよい。

$$F_c = \frac{V \cdot C_1 - V \cdot C_2}{t_2 - t_1} \cdot \frac{1}{A}$$

$$= V \cdot \frac{C_1 - C_2}{t_2 - t_1} \cdot \frac{1}{A}$$

F_c : 葉面積あたりの植物の CO₂ 交換速度 (μmol m⁻² s⁻¹)

C_1, C_2 : 時刻 t_1, t_2 におけるチャンバー内の CO₂ 密度 (μmol m⁻³)

t_1, t_2 ($t_1 < t_2$) : 時刻 (s)

V : チャンバーの空気容積 (m³)

A : 植物の総葉面積 (m²)

一般の CO₂ 分析計は CO₂ 濃度 (μmol mol⁻¹=ppm) の値を出力するので、次式によって CO₂ 濃度から CO₂ 密度へ換算する必要がある。

$$\text{CO}_2 \text{ 密度 } (\mu\text{mol m}^{-3}) = \frac{\text{CO}_2 \text{ 濃度 } (\mu\text{mol mol}^{-1})}{\left(0.0224 \cdot \frac{273 + T}{273}\right) (\text{m}^3 \text{ mol}^{-1})}$$

T は気体の温度 (°C)

6. 赤外放射式ガス分析計について

今回、CO₂ 濃度の計測に用いるのは赤外線式ガス分析計である。N₂、H₂、O₂ などの 2 原子分子の元素ガスやヘリウムなどの希ガスを除いて、ほとんどのガス成分は赤外放射に対して特有の吸収波長域を持っている (図 5)。赤外放射式ガス分析計は、測定ガス成分の赤外放射吸収率がガス層の厚さおよびガス濃度によって決定されることを利用してガス濃度を検出する測器である。赤外放射検出器の種類によって一酸化炭素 (CO)、二酸化炭素 (CO₂)、メタン (CH₄)、一酸化窒素 (NO)、二酸化硫黄 (SO₂) などの測定が可能である。近年問題になっている地球温暖化は、大気中での特定のガス成分 (CO₂ やメタン) 濃度が増大することで、地上からの赤外放射が大気に多く吸収されてしまうことが原因とさ

れている。つまり、赤外線式分析計の内部では、大気の温室効果と同じ現象が起こっており、その現象を利用してガス濃度を計測しているのである。

赤外放射式ガス分析計は測定する気体を測器に導入し続けることによって、ガス濃度の変動を連続的に測定することができる。赤外放射式ガス分析計には赤外放射を照射する光源と赤外放射を検出するセンサが内蔵されており、光源から照射された赤外線の強度はセンサによって検出される。センサの出力の変化から測定ガス成分がどれくらい赤外放射を吸収したかが求まり、それによって測定ガス成分の濃度を推定することができる。

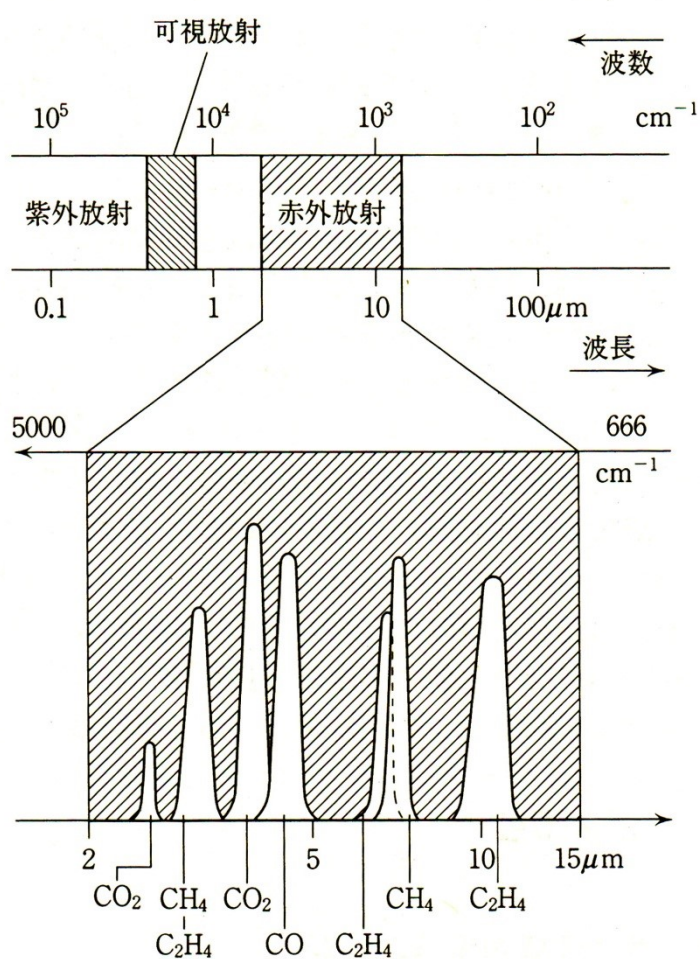


図5 各ガス成分の赤外放射吸収特性

7. 実験方法

計測装置

計測装置の模式図を図6に示す。ガラス製容器をチャンバーとして用いる。チャンバー内に植物を設置し、赤外線式CO₂分析計をチャンバー内に設置する。赤外線式CO₂分析計には空気のサンプリングが必要なものと必要でないものがあるが、この実験では空気のサンプリングが必要でない拡散式のタイプを用いる。ファンを用いてチャンバー内の空気を攪拌する。これはこの計測法が、チャンバー内のCO₂濃度が均一であることを前提としているためである。温湿度センサをチャンバー内に設置する。容器と容器の蓋との隙間やセンサやファンのケーブルを入れる穴はパテを用いて密閉する。容器内の相対湿度が過度に高くないように、水分吸着剤（シリカゲル）を容器底面に入れる。チャンバーの上に照明ランプを設置する。

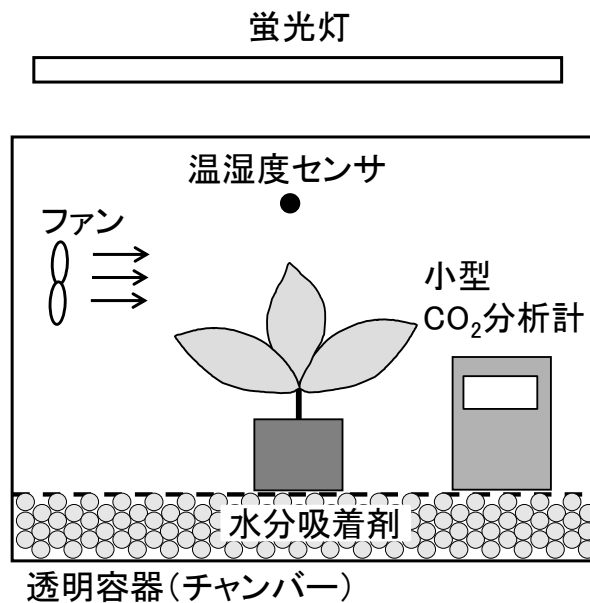


図6 閉鎖式チャンバー法によるCO₂交換速度の計測装置

計測項目

下記の項目を計測する。

- ・ チャンバー内のCO₂濃度 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- ・ チャンバー内の気温 (°C) と相対湿度 (%) (各条件で開始時と終了時だけ記録すればよい)

実験終了後に下記の項目を計測する。

- ・ 植物の葉面積 (m^2 、CO₂交換速度を葉面積あたりに換算するため)
- ・ チャンバーの空気容積 (m^3 、チャンバー内に入れたものの体積を減ずる)
- ・ チャンバー内の光合成有効光子密度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

計測手順

- 光強度を設定する。
- 呼吸によってチャンバー内 CO₂ 濃度を 900 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 程度まで高める。
CO₂ センサの反応が比較的遅いことに気をつけること。
- チャンバー内の気温 (°C) と相対湿度 (%) を記録する。
- チャンバー内 CO₂ 濃度の時間変化を 10 秒間隔で記録する。
- CO₂ 濃度が 300 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ を下回ったら、チャンバー内の気温 (°C) と相対湿度 (%) を記録して、次の光強度の条件で計測を行う。

計測条件

- 光強度 3 段階 (暗黒を含む、ランプとチャンバーとの距離や遮光カーテンによって調節する) で測定する。
光強度として、光合成有効量子束密度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を測定する。
- 各光強度において、CO₂ 濃度 750-650 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 、400-300 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ での CO₂ 交換速度を求める (図 7)。
- 暗黒条件のときは、CO₂ 濃度の増加速度から暗呼吸速度を求める。

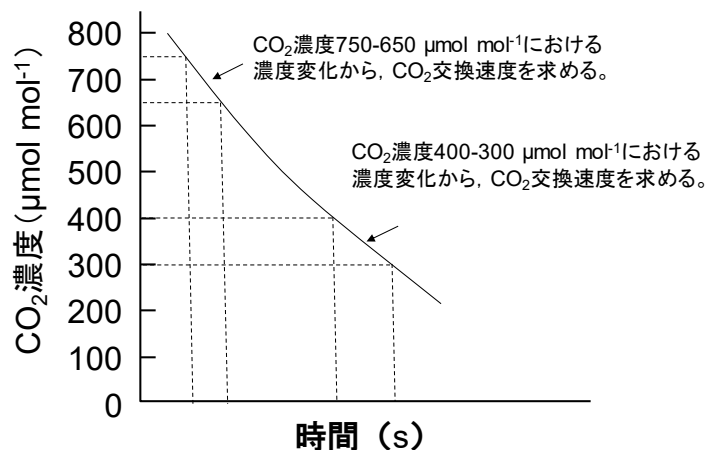


図 7 それぞれの濃度での CO₂ 交換速度の求め方

算定項目

上記の計測値から、各計測条件における葉面積あたりの CO₂ 交換速度 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を算定する。光強度 3 条件 × CO₂ 濃度 2 条件の計 6 条件における CO₂ 交換速度が求まることになる。

8. レポート

計測原理・計測方法を分かりやすく正確に記述すること。材料や測器なども詳細に記載すること。本テキストに書いてある内容を写すだけでは不十分である。結果は図や表にまとめ、そこから読みとれることを文章で説明すること。図や表は何を伝えたいのかをよく考えて作成すること。単位は正確に記述すること。下記の内容について算定・考察すること。他の項目について考察しても構わない。

光合成有効光量子束密度と CO₂ 濃度の複合影響

光-光合成曲線を 2 段階の CO₂ 濃度について示し、光合成有効光量子束密度と CO₂ 濃度が植物の CO₂ 交換速度に及ぼす複合的な影響について考察すること。それぞれの単独の影響だけを述べるのでは不十分である。

人間の呼吸とのバランスについて

閉鎖空間内で人間 1 人と今回実験で用いた植物を共存させるためには、最低どれくらいの植被が必要になるか。ガス交換の観点から試算せよ。人間は 1 人 1 日あたり約 480 g の O₂ を必要とすると考える。どのような仮定にもとづいて試算したかも記述せよ。

レポートの書式

- ・ A4 用紙 2 枚以内。1 頁あたりの文字数：45 字×45 行程度。図表は全体の半分に抑えること。
- ・ 表紙は必要ない。

9. 参考図書

- ・ 「植物生理学」、L. テイツ・E. ザイガー編、培風館、8,800円
- ・ 「植物生理学入門」、桜井英博ら著、培風館、3,200円
- ・ 「絵とき 植物生理学入門」、増田芳雄監修 山本良一・桜井直樹著、オーム社、3,400円
- ・ 「植物の生産過程測定法」、牛島忠広・古川昭雄・米山忠克 共立出版、1981 年、2,700 円
- ・ 「新版生物環境調節ハンドブック」、生物環境調節学会編、養賢堂、1995 年、13,000 円
- ・ 「新訂農業気象の測器と測定法」、日本農業気象学会編、農業技術協会、1997 年、4,300 円
- ・ 「農業環境実験法」、渡部一郎編、サイエンスハウス、1987 年、3,600 円
- ・ 「光と水と植物のかたち」、種生物学会編、文一総合出版、2003 年、3,800 円
- ・ 「農学・生態学のための気象環境学」、文字信貴ら編、丸善、1997 年、3,570 円