総説

光合成・蒸散過程の統合的理解について (I)

—光合成モデルと気孔開閉の仕組み

島田緑子*

Comprehension on Photosynthesis and
Transpiration (I) Analysis of a Photosynthesis Model
and Review of Stomatal Physiology

SHIMADA, Yoshiko*

1. はじめに

植生被覆と地球環境あるいは生活環境との相互作用を理解することは、緑化事業においても、施工・維持管理等の植生のコントロールをより合理的に行うための基礎として重要な意味をもつ。植物と環境との相互作用は主に植物の光合成と蒸散過程を通して行われるため、この二つの過程を統合的に理解することが重要になってくる。

植物の光合成と蒸散の過程を理解する上で非常に重要な点は、このふたつの異なる過程、すなわち大気—植物間の CO_2 と H_2O の交換が、葉の気孔という同一の経路を通して行われるという点である。植物は大気から気孔を通じて CO_2 を吸収し、光合成を行う。一方で、開いた気孔を通じて蒸散作用によって植物から大気中に H_2O が放出される。蒸散作用は光合成のために二酸化炭素を取り入れることに伴って起こる水の損失ということが出来るが、同時に葉温の調節機能としても働いている。植物の戦略としては、蒸散量を少なく光合成量を多く得たいので、植物は外的環境に対してある程度自律的に調整を行う。つまり、光合成・蒸散というふたつの過程は二酸化炭素および水蒸気の拡散という物理的現象、およびこれに対処する植物の生理的現象として統合的に捉えることができるはずである。

しかしながら、従来光合成研究と蒸散研究は異なる分

野で異なる方向に発達してきた。

光合成についてはその過程が多分に生物学的であるため、植物生理学者や生化学者によって扱われることが多く、また、光合成の結果としての生産高や成長量に重点を置いた研究が中心であった。

一方蒸散については、水収支および熱収支の面から蒸発散（蒸散＋蒸発）として水文量的に取り扱われることが多く、気象学者や水文学者によってその物理拡散現象のメカニズムが解明されてきた。蒸散現象は Penman-Monteith 式を基として次第に内部機構の理解とともにモデル化が進んでいるが、今日の課題の非常に重要なものの一つは気孔抵抗の理解である。この点について、すでにいくつかのすぐれた研究がみられるが、十分とはいえない。

これらの研究をさらに発展させ、光合成・蒸散過程を統合的に理解するためには、植物生理学および水文学・気象学両者の知見を取入れ、光合成・蒸散を制御している各種物理環境要因および生理的要因の関係を明らかにする必要がある。

このような観点から、本報では従来の光合成モデルから各種生理・環境要因を順に抽出するとともに、蒸散作用との統合的理解の上で重要な鍵となる気孔開閉の仕組みについて、従来の知見をまとめてみた。なお次報では種々の気孔抵抗（または気孔コンダクタンス）モデルについて整理する予定である。

* 京都大学農学部砂防学研究室
Fac. of Agric., Kyoto Univ.

2. 従来の光合成モデルについて

2.1 光—光合成曲線による解析¹⁷⁾

従来、光合成量の推定は光—光合成曲線による解析をもとに行われてきた。光—光合成曲線は、例えば式(1)のような Non-rectangular hyperbola で表現される（付録参照）。

$$mP^2 - (aQ + P_m)P + aP_mQ = 0$$

$$P = A_1 + R_d \quad P_m = A_m + R_d \quad (1)$$

ここで P ：総光合成速度（グラフの縦軸）、 Q ：光量子量（グラフの横軸）、 m ：曲率、 a ：グラフの原点での傾き、 P_m ：光飽和点での総光合成速度、 A_1 ：純光合成速度、 R_d ：暗呼吸速度、 A_m ：光飽和点での純光合成速度を表し、グラフは図1のようになる。このような光—光合成曲線は気温・飽差・細胞間隙 CO_2 濃度・水分条件・気孔開度等を一定にした実験から得られたものでなければならないが、特に細胞間隙 CO_2 濃度や気孔開度は人為的調整が難しく、また実際に葉によって吸収された光量子量と、計測された光量子量との間にも違いがあるので、あまり厳密なものではない点を考慮に入れておく必要がある。以下もあくまで定性的な範囲での話である。

図1 光—光合成曲線の概念図

光合成は、光合成有効放射（PAR）を吸収してクロロフィルで NADPH（ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリッ酸の還元型）と ATP（アデノシン三リン酸）をつくる明反応と、これをエネルギー源として炭素同化をおこなう暗反応のふたつの過程があるが、現代の大気の CO_2 濃度ではほぼつねに暗反応速度が制限されている状態にあり、通常の CO_2 濃度での光—光合成曲線が一定の光量で飽和してしまう原因の一つはこの点にある。

Non-rectangular hyperbola におけるパラメータは飽和曲線の Y_{max} （ここでは P_m ）、曲率（ m ）、傾き（ a ）の3つである。この光—光合成曲線の各パラメータが持つ意味について考えてみる。

a は光—光合成曲線の傾きで、単位葉面積当りのクロロフィルの光合成有効放射（PAR）吸収能力と PS II（光化学系 II）、PS I（光化学系 I）のシステムによる光リン酸化反応の効率を表している。これは m とあわせてクロロフィルの量と温度（酵素活性）の関数になるものと思われる。クロロフィルの量は葉齢、養分、水分、温度およびその過去の履歴、葉の位置的な地位等の関数であり、葉緑素計によって計測することができる。

総光合成速度 P_m は A_m （光飽和のときの純光合成速度）と $-R_d$ （暗呼吸速度）の和である。

$-R_d$ は暗所で計測した CO_2 放出速度でミトコンドリアにおいて行われる呼吸速度を表している。これは温度の関数とされている。

A_m は光飽和しているときの純光合成速度である。このように CO_2 が大気濃度程度の時に光合成速度が頭打ちになるのは明反応能力の限界というよりは暗反応能力の限界による結果である。そこで、このパラメータ A_m は後述するように暗反応の活性度の関数となるのである。

2.2 光合成を制御する光以外の要因の考慮

携帯式光合成・蒸散測定装置（LI-6200, LI-COR 社）

図2 LI-6200 を用いて測定した光—光合成曲線の季節変化
(a) アラカシ (b) マテバシイ (c) クスノキ（花山ら⁸⁾より引用）

によって測定された数種の常緑広葉樹（アラカシ・マテバシイ・クスノキ）の光合成速度と光量子量から得られた光—光合成曲線を図2に示す。常緑広葉樹の光合成速度の季節による違いが、光—光合成曲線によって明らかにされているのがわかる。この種の解析は従来光合成研究の世界でよく行われている手法である。ここに現れている季節変化を先ほどのパラメータで考えてみると、

- ① 傾き a の違い
- ② A_m の違い

が、夏秋と冬のデータの間に見られる。①はおそらくクロロフィル量の違いや気温（葉温）の違いによるものであろう。②は暗反応の活性度の違いによる。

そこで、暗反応の活性度は何によって決まるのかが問題となる。

暗反応は明反応でできた ATP と NADPH をもちいて、各種酵素群による回路（カルビン回路）に CO_2 をとりこみ、固定する過程である。この結果としての総光合成速度は、

- ① カルビン回路に供給される CO_2 の量（＝細胞間隙 CO_2 濃度、以下 C_i とする）
- ② カルビン回路の回転速度
- ③ 明呼吸速度

によって決まる。

これらの関係について考える一助になるのが二酸化炭素—光合成曲線である。図3は光量子量が十分なときの C_i と純光合成速度の関係をグラフにしたものである。通常よく使われる大気 CO_2 濃度と純光合成速度との関係ではなく、細胞間隙 CO_2 濃度 (C_i) を縦軸にとっている。図中で、 R_p ：明呼吸速度、 g_m ： CO_2 —光合成曲線の直線部分での傾き、 Γ ： CO_2 補償点での CO_2 濃度、 $A_{\max}$ ： CO_2

飽和点での純光合成速度 ($R_p + A_{\max}$ は最大総光合成速度) を表す。

この図でみると、① C_i はグラフの横軸であるが、この値は葉面上の CO_2 濃度 (C_l)、純光合成速度 (A)、気孔コンダクタンス (g_s) から次式、

$$C_i = C_l - A/g_s \quad (2)$$

によって計算されたものである。注意を要するのは、この図に使われているのは気孔が閉鎖しておらず、したがって気孔開閉による CO_2 吸収の制御を受けていない状況で測られた C_i と A_m の関係である点である。②は図の傾き g_m で表される。カルビン回路は酵素反応なので、 g_m はまず温度の関数となる。また、葉齢や葉の光環境、水分、養分によっても変わる。理論的には図3の温度条件を変えることによって、それぞれの温度での g_m を得ることができる（実際には g_s のコントロールが困難である）。③は図の Y 切片 R_p で表される。光は十分でクロロフィルの光化学系 (PS II・PS I) やミトコンドリアでの呼吸や PCO 回路（光合成の副回路で CO_2 を放出する）は働いているが、カルビン回路が全く働かなかった時の負の CO_2 フラックスである。

①②がどのように光合成速度に影響を与えているかは図4によく表れている。この図は暗反応の活性が①細胞間隙 CO_2 濃度 C_i と②温度の関数である g_m で決まることを示している。 CO_2 濃度の低い所では CO_2 のカルビン回路への補給が十分でないため、温度による回路活性の違いが大きくあらわれていないが、 CO_2 濃度が高くなるにしたがって温度による違いが大きくなっているのが分かる。

以上のような二酸化炭素—光合成曲線による解析では

図3 二酸化炭素—光合成曲線の概念図 (Jarvis ら¹⁷⁾ をもとに作成)

図4 CO_2 濃度・葉温と光合成速度との関係 (矢吹ら^{49,50)} をもとに作成)

気孔コンダクタンス (g_s) が最大に近く、一定である場合を想定していた。しかし実際の自然界では、植物は様々な環境・生理要因によって気孔開閉を行うため、 g_s も色々な値をとるので、その結果として C_i が影響を受ける。

このような C_i , g_m , g_s , R_p といったパラメータは図 1 の光—光合成曲線ではどこにおしこめられているのだろうか。

考えられるのは、

① g_m , C_i は A_m の関数である。さらに C_i は g_s の関数である。このため、 g_m , C_i , g_s は A_m の中に表現される。

② 実際の光—光合成曲線はもっとばらつく。

そこで、実際の自然条件下で、常緑広葉樹の単木で光合成・蒸散測定装置 (LI-6200) を用いての測定から得られた光量子量 Q_p と純光合成速度 A の関係および、細胞間隙 CO_2 濃度 C_i と純光合成速度 A との関係の一例を図 5(a), (b), 図 6 に示した。図 5(a) にみられるように、光—光合成曲線はかなりバラつく。さらに、図 5(b) でみると、光量子量と純光合成速度の関係はループを描いて日変化をすることがわかる。これは同じ光量子量でも午前の方が午後より純光合成速度が大きいことを示している。この違いは気孔コンダクタンス g_s の違いや、 g_m や R_p の温度による違いの結果と考えられる。

つぎに図 6 の C_i - A 関係をみる。自然条件下では C_i - A 関係は図 3 のような右上がりの飽和曲線にはならない。

現実の大気二酸化炭素濃度程度ではグラフは右下がりの曲線になることが分かる。このことは図 6 中に実線で示された、 C_i を一定 (350 ppm) として式(2)から求めた計算

図 5 LI-6200 を用いて測定した光量子量と光合成速度との関係 (著者未発表データ)

(a) 光—光合成曲線のばらつき
(b) 光合成量の日変化と光量子の関係
○ 1989.7.22 * 1989.8.4

図 6 LI-6200 を用いて測定した細胞間隙二酸化炭素濃度と光合成速度との関係 (著者未発表データ)

値からいえる。

このように、日変化まで推定することを目的とした光合成モデルにおいては、光合成を制御する光以外の要因も考慮に入れることが必要になってくる。

特に、蒸散との関係で光合成を考える場合に重要な役割を持つのが気孔コンダクタンス g_s である。そこで、 g_s がどのように決まるのかを次にみる。

3. 気孔コンダクタンスと気孔開閉のしくみ

3.1 気孔コンダクタンスの関数表現

気孔コンダクタンス g_s の逆数 r_s (気孔抵抗) は、植物一大気間の分子およびエネルギー拡散現象を電気回路でアナロジーした penman-monteith 式²⁷⁾,

$$\lambda E = - \frac{\rho C_p}{\gamma} \cdot \frac{\{e(z) - e_s(T(0))\}}{r_a + r_c} \quad (3)$$

λE : 蒸発面 (葉の細胞間隙) と高さ z の空気との間の潜熱フラックス, ρ : 空気の密度, C_p : 空気の定圧比熱, γ : 乾湿計定数, $e_s(T(0))$: 蒸発面での飽和水蒸気圧, $e(z)$: 高さ z での水蒸気圧, r_a : 空気力学的抵抗, r_c : 群落抵抗,

の r_c を単葉での気孔抵抗 r_s に置き換えたものである。そこで、その逆数である気孔コンダクタンスは①最大気孔開度の時の気孔コンダクタンス×②気孔開度として表現することができる。

①は気孔の数、大きさ、両面か片面気孔かの違い、葉齢などで決まる、種またはそれぞれの葉に固有の値である。

②は気孔の開き具合で、0 から 1 の値をとる。一般に気孔開度は光合成利用可能光 Q_p (または光合成量 A)、細胞間隙 CO_2 濃度 C_i 、葉温 T_l 、飽差 D 、土壤水分 ψ_s 、葉内水分 ψ_l その他の関数であるとされており、

$$\begin{aligned} O_p &= O_{pmax} \times f(Q_p, C_i, T_l, D, \psi_s, \psi_l + \alpha) \\ (H_2O)g_{sw} &= g_{swmax} \times O_p \\ (CO_2)g_{sc} &= g_{scmax} \times O_p \end{aligned} \quad (4)$$

と表現できる。ここで、 O_p は気孔開度 ($0 \leq O_p \leq 1$)、 O_{pmax} は最大気孔開度、 g_{sw} 、 g_{sc} はそれぞれ水、二酸化炭素の分子拡散に対する気孔コンダクタンスを示す。気孔開度を決める各要因の関数表現についてはいくつかの提示がなされているが、ここではその基となっている気孔開閉の生理的仕組みについて、従来の知見を整理してみたい。

3.2 気孔開閉の仕組み

気孔開閉の仕組みについては、現在まで様々な研究がなされてきている。その生化学的メカニズムについては不明な点もいくつかあるが、かなり解明されてきている。今日までの研究の進歩や得られている知見の概要につい

ては Annual Review of Plant Physiology の 6 編のレビュー^{7,20,24,35,42,55)}および 3 冊の概要書^{16,25,56)}によってよく知ることができる。Annual Review of Plant Physiology のうち、Ketellapper のレビュー (1963)²⁰⁾は先駆的なもので、1963 年ごろまでに明らかにされていた気孔の様々な反応を整理している。Raschke (1975)³⁵⁾は気孔開閉時の膨圧変化やこれに伴うイオン交換反応について、並びに二酸化炭素、水分条件、温度に対する気孔の反応について整理している。Zeiger (1983)⁵⁵⁾は気孔の反応について報告されている様々な現象の最新情報をレビューするとともに、これらを統合して気孔開閉化学浸透説で気孔開閉のメカニズムを説明している。Schulze (1986)⁴²⁾は大気および土壤の乾燥に対する気孔反応のメカニズムを説明している。Mansfield et al (1990)²⁴⁾は最近報告されている孔辺細胞のカルシウムイオンの挙動や単葉の中での気孔コンダクタンスのばらつきについて触れるとともに、特に二酸化炭素に対する気孔の反応について整理している。Farquhar & Sharkey (1982)⁷⁾は気孔コンダクタンスによる光合成速度の制御について説明している。

これらの文献より得られた知見をもとに以下に気孔開閉の生理的メカニズムについて著者なりの整理を試みた。

Von Mohl²⁶⁾ が気孔開閉は力学的過程であることを示し、Stålfelt^{45,46)}が気孔開閉の際の孔辺細胞 (Guard cell) の細胞壁および内腔 (Lumen) の変化を説明して以来、気孔開閉の際の細胞の圧力および幾何学的変化についての研究がすすみ、今日では気孔開閉は主に孔辺細胞の膨圧変化によってひきおこされることが分かっている^{10,42)}。気孔とその周辺の細胞は図 7 のようになっている。

図 7 気孔の概念図

(a)~(c)の順に閉孔～開孔の様子を示している。

て、孔辺細胞とそのまわりの表皮細胞の膨圧の変化によって孔辺細胞の細胞壁および内腔の形が変わり、この結果として気孔が開閉する。孔辺細胞の細胞壁の繊維は放射方向にはのびにくく、その結果気孔が開くにつれて(a)(b)(c)の順にしばんだタイヤがふくらみ、やがて横方向に伸びるように形を変える。この間孔辺細胞の膨圧は増加し孔辺細胞の幾何学的構造の変化を制御している⁴⁴⁾。

このような膨圧の変化をひきおこす要因には以下の2種類が考えられている⁴⁶⁾。

- ① Hydropassive 反応
- ② Hydroactive 反応

①は葉内水ポテンシャルの変化によって孔辺細胞や表皮細胞の膨圧が変化し、気孔開度が変わる反応である。この間孔辺細胞の溶質の組成は変わらない。

②は孔辺細胞の溶質組成の変化により孔辺細胞の浸透ポテンシャルが高まり、これによる吸水の結果膨圧が変化し、気孔開度が変わる反応である。②は植物による自律的制御の反応であり、様々な環境要因および生理要因が信号になって溶質組成を変化させることが知られている。最近の報告では、自然環境下での植物の自律的反応を考える際には①よりも②の反応が重要であることが示唆されている⁵⁵⁾。

気孔開閉のきっかけとなる孔辺細胞の膨圧変化をひきおこす力は、E. Zeiger の気孔開閉化学浸透説^{52,55)}によると pmf (proton motive force) と呼ばれ、膜内外の電氣的勾配の大きさ $\Delta\psi$ から膜内外の pH の差 $\Delta\text{pH} \times$ 定数 z をひいたものとされる。

$$\text{pmf} = \Delta\psi - z\Delta\text{pH}$$

すなわち、孔辺細胞内に陽イオンをとりこみ、かつ膜内の pH を一定に保つことによって孔辺細胞内の浸透圧が高まり、膨圧が変化して気孔が開く。開いた気孔の孔辺細胞内では K^+ イオン濃度がかなり高まることは早くから知られていた⁵¹⁾。その後孔辺細胞の K^+ イオン濃度と浸透圧、膨圧、気孔開度の間に高い相関があることが見いだされ^{9,13)}、今日では気孔開閉時の膨圧変化はおもに K^+ イオンの取り込みによるということが定説となっている⁵⁶⁾。 K^+ イオンは H^+ イオンと交換され、 H^+ イオンが孔辺細胞から放出される。これによっておこる ΔpH を低めるために、 OH^- イオンと Cl^- イオンが交換される。また有機酸（おもにリンゴ酸）が生成されて K^+ イオンと反応し、さらにこの際できる H^+ イオンが OH^- イオンとバランスして pH を保つ。また最近では Ca^{2+} イオンの増加が膨圧の低下と気孔閉鎖を促すことも報告されている²⁵⁾。このように複雑な各種イオンのバランスの結果、孔辺細胞の膨圧と気孔開度が決まる。

植物は様々な生理および環境からの信号を、植物体内でなんらかの独自の信号に変換し、孔辺細胞の膨圧とその結果としての気孔開度の自律的調整を行っているものと考えられる。今日気孔開度を決める信号になると考えられている、主な環境・生理要因は次の6つである。

- A 光合成有効放射 ($Q_p(\text{PAR})$) と青色光
- B 細胞間隙 CO_2 濃度 (C_i)
- C 葉温 (T_l)
- D 湿度 (h) または飽差 (D)
- E 土壌水分 (ψ_s)
- F 葉内水分 (ψ_l)

気孔開閉において主導的な役割を担っているのは A であり、B~F は A の反応の微調整または停止信号として働くと考えられている⁵⁵⁾。

以下に順にそのメカニズムについて見ていく。

- 1) A 光合成有効放射 ($Q_p(\text{PAR})$) と青色光

植物が気孔を開くのは光合成を行うために CO_2 をとりこむのが主な目的であるから、明反応と暗反応にタイムラグがない C_3 植物では光を信号として気孔を開くことは自然な現象である。この分野の研究は早くから行われ⁴⁾、多くのことが明らかにされている。

孔辺細胞には、光合成をおこなっている葉肉細胞と同様に葉緑体が存在する。この葉緑体は PS II, PS I の両方のシステムを持ち、葉肉細胞で行われるのと同様に光(光合成有効放射 PAR) のエネルギーを用いて ATP と NADPH を生成する。しかしカルビン回路の酵素を欠いているので炭素固定は行われず、つくられた ATP は K^+ イオンの能動輸送のエネルギーとして使われる^{31,53,55)}。

光の気孔開度におよぼす影響については上述のような直接の影響(孔辺細胞の光に対する反応)と細胞間隙 CO_2 濃度 C_i を通しての間接の影響(葉肉細胞での光合成量が C_i に影響し、さらに C_i が孔辺細胞膨圧に影響する)があり³⁹⁾、区別して評価することが難しいとされていた^{55,56)}。今日では前者のほうが優勢な反応であり、後者は微調整機能として働くと考えられている⁵⁵⁾。

さらに波長別の光に対する孔辺細胞の反応を調べた結果、孔辺細胞は特に青色光によく反応することが知られている²²⁾。Zeiger⁵⁵⁾ によると孔辺細胞内には2つ(ないし3つ)の光受容システムがあり、それぞれ膨圧調整に必要なエネルギーを生みだしているという。即ち、

- ① PAR (赤色光と青色光、赤色光のほうが主に利用される) をクロロフィルが受容して光リン酸化反応(明反応)で ATP を生成するシステム(上述)

- ② 青色光をフラビンが受容して³¹⁾なんらかの反応で ATP を生成する青色光システム

である。実験によると PAR が $20 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 以上では気孔コンダクタンスにおよぼす影響は赤色と青色で変わらないが、 $20 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 以下では青色光の効果が卓越することが報告されている⁵⁴⁾。つまり、PAR が大きい時には主に①の反応によって気孔コンダクタンスが決まり、 C_i 等で微調整されるが、このシステムはあるしきい値以下では働かない。一方②の青色光システムは主に弱光域で働き、低い光量で飽和する。Zeiger はこの青色光システムは明け方に気孔を開いて午前中の光合成量を多くするためのものであるとしている。計算によると水分が十分な時はこのシステムによる植物の利益は少ないが、水分不足で気孔が昼閉じするような条件下では朝開くことの利益は大きいという⁵⁵⁾。

なお、第三のシステムとして光によって膜透過性が変化することによる膨圧調整の可能性もあるがまだよくわかっていない³⁸⁾。

2) B 細胞間隙 CO_2 濃度 C_i

気孔が大気または細胞間隙の CO_2 濃度に反応することも早くから多く報告されていた^{16,25,35,55,56)}。 CO_2 濃度に対する気孔の反応は複雑で、様々な実験環境下の植物種での観測報告があり、その中には相反するものも多い。

一般に気孔は大気や細胞間隙の CO_2 濃度が高くなると閉じる傾向にある^{12,20,25,35,56)}。気孔が反応するのは大気ではなく細胞間隙の CO_2 濃度であり²⁹⁾、 CO_2 による閉孔の反応は数秒以内と速い³⁴⁾。気孔は無 CO_2 下では暗所でも開く²³⁾。また、各種植物ホルモンと CO_2 のバランスによっても異なった反応を示す²⁴⁾。

このような反応の多様さは気孔の CO_2 に対する反応は一つの過程ではないことを示唆している。Zeiger⁵⁵⁾ や Mansfield²⁴⁾ の仮定では① CO_2 濃度が上がると気孔が閉じる反応と、②逆に開く反応の二つがあり、①ではさらに暗所と明所での反応は違う反応である。

①(a) 明所で細胞間隙 CO_2 濃度が高くなると気孔が閉じる反応

多くの植物において自然状態でこの反応が見られる。Zeiger⁵⁵⁾ の整理によると CO_2 濃度がなんらかの作用をして孔辺細胞の葉緑体での光リン酸化反応に影響を与えるか、またはこれより速い反応として CO_2 濃度によって膜透過性に変化が生じるか、 HCO_3^- と H^+ (CO_2 は細胞内では溶存体となる。 $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$) がそれぞれ K^+ の打ち消し役や、pH を下げることで pmf を小さくする役割を果たし、その結果 A で述べたような光に対する反応を微調節しているという。

①(b) 暗所で細胞間隙 CO_2 濃度が低いと気孔が開く反応

この反応と同様のものとして、CAM 植物が夜に気孔を開く現象や葉緑体を除いた孔辺細胞が CO_2 に反応する現象なども挙げられる。これはミトコンドリア内での酸化的リン酸化反応によるエネルギーを用いておこる反応のようであり、①(a) の反応とは別系列で起こる²⁴⁾。

②細胞間隙 CO_2 濃度が高くなると気孔が開く反応

Raschke³⁵⁾ の仮説によると CO_2 濃度が高くなるとこれを用いたリンゴ酸の生成が促進され、リンゴ酸が K^+ イオンと、またこの際できる二つの H^+ が OH^- と反応して pH および pmf は保たれ、この結果 K^+ イオンの流入による膨圧の増大がおこる。この反応は、普通は①(a) の反応に中和されて現象としては現れてこない。しかし、様々な植物の生理・環境条件の変化に対応して A の光に対する気孔の反応を微調節する役割の一端を担っているものと考えられる²⁴⁾。

以上見てきたように、 CO_2 濃度に対する気孔の反応は複雑でまだ明らかにされていない面も多い。全体してみると、微妙な調整作用の結果、植物は細胞間隙 CO_2 濃度 C_i 、あるいは C_i/C_a 比をほぼ一定に保つように振舞うという報告もある^{28,41)}。 C_i は暗反応の速度や呼吸量などによって変わり、植物の生理的条件を表す重要な信号である。Raschke らの研究^{6,35)}では水ストレスのない条件下では気孔の C_i に対する反応はゼロである。またアブシジン酸 (ABA) やサイトカイニン等の植物ホルモンは水分条件を表す植物体内での信号として働くが、これらのホルモンが気孔の C_i に対する反応を敏感にすることも報告されている²⁴⁾。このことから植物による気孔開閉の自律的調整の上で、多くの生理・環境要因が C_i を仲介するかたちで信号化されていると考えられる。

3) C 葉温 (T_l)

一般に葉温または気温と気孔開度の相関は大きい。多くの植物では最大の気孔開度は約30度ないし35度のときにみられ、これ以下でも以上でも気孔開度は次第に小さくなるとされている^{33,47)}。

葉温または気温と気孔開度の関係には3つのルートが考えられる。即ち、

① 葉温や気温で飽差・湿度が変わり、後述の F の反応によって気孔開度が変わる

② 葉温が葉肉細胞の葉緑体での明反応・暗反応やミトコンドリアでの呼吸速度に影響を与え、この結果 C_i が変化し、また孔辺細胞の葉緑体での明反応速度に影響をあたえて K^+ イオンの能動輸送量が変化し、気孔開度が変わる。

③ 葉温がなんらかの直接の信号となって気孔開度が変わる。

これらのうち①は葉内水分の項で後述する。③については明らかではない⁵⁵⁾。②の効果は非常に大きいと考えられる。

実験によると明所と暗所では最大気孔開度となる温度が違い、それぞれ35度と45度程度であるというが、これは葉緑体とミトコンドリアのそれぞれの酵素群の活性温度を表していると考えられ、AやBで述べたように明所での開孔は主として孔辺細胞での明反応（光リン酸化反応）によって制御され、一方暗所での開孔はミトコンドリアでの酸化的リン酸化反応によるという説とも合致する⁵⁵⁾。

また、十分な水がある時には、気温が高くなると植物は C_i に対して気孔を閉じなくなり、ある程度の蒸散によって葉温を光合成に最適ように低く保つという報告もある^{5,33,35)}。

4) D 湿度 (h) または飽差 (D)

著しく飽差が大きく湿度が低い場合には、植物は気孔を閉じて大きすぎる蒸散によって危険な状態になるのを防ぐことが知られている。このような反応は、最初は蒸散によって葉内水分条件がかわることを介して起こると考えられていたが³⁵⁾、観測から飽差および湿度が直接気孔コンダクタンスに影響する場合もあることが報告されてきた^{21,40)}。

Schulze⁴²⁾ は気孔コンダクタンスの湿度に対する反応は次の3つの経路で起こると整理している。

① 飽差によって気孔および表皮からの蒸散量が変わり、葉内水分が変わることによって気孔開度が変わる。

② 湿度が直接気孔開度に影響する。

③ 湿度によって光合成の暗反応速度が変わり⁴³⁾、 C_i が変わることによって気孔開度が変わる。

①の反応については葉内水分の項で述べる。

②の反応は表皮細胞の性質変化とそれに伴う膨圧変化を通して起こるのではないかと考えられている。表皮細胞の膨圧は葉肉細胞からの水の供給と表皮細胞からの水の損失で決まる。表皮コンダクタンスは小さく、ガス交換の上では無視することができるが、表皮は多孔質の高分子でその透過性が湿度（飽差ではない）と直接相関のある大気の水ポテンシャルによって変わること、表皮細胞の膨圧が調節される⁴²⁾。表皮細胞の膨圧変化が孔辺細胞におけるなんらかの hydroactive 反応を引き起こし、これによって孔辺細胞の膨圧が変化して気孔開度が変わる。表皮細胞の膨圧変化と孔辺細胞での hydroactive 反応に高い相関があることは知られているが¹¹⁾、具体的な反応の過程はまだよく分かっていない。湿度による表皮の透過性の変化はS字型で、従来報告され

ていたように気孔があるしきい値以上の飽差で閉じ始め、多くの植物で非常に乾いた状態でもそれほど気孔コンダクタンスは低くならないという現象をうまく説明することができる⁴²⁾。

次に③についてみると、もし飽差が大きいときの光合成速度の低下が気孔の閉鎖の影響だけによるものであれば、このときの細胞間隙 CO_2 濃度が低下するはずなのに、観測では C_i の低下はそれほど顕著ではないことから、③の反応の可能性が考えられている⁴²⁾。葉肉細胞の容積や溶質の変化が光合成速度に影響を与えることが知られている¹⁹⁾。葉肉細胞の弾力性は表皮細胞に較べて小さく⁵⁷⁾、わずかな水ポテンシャルの変化でも容積は大きく変わる。またアブシジン酸による葉肉細胞の溶質変化も光合成過程になんらかの変化を起こすのではないかと考えられている^{3,36,42)}。

5) E 土壤水分 (ψ_s)

土壤が著しく乾燥している場合には気孔が閉じる。土壤水分に対する気孔の反応も湿度に対するのと同様に3つの経路が考えられる。即ち、

① 土壤水分条件によって葉内水分条件が変わり、葉内水分条件が気孔開度に影響を与える。

② 土壤水分条件が直接気孔開度に影響する。

③ 土壤水分条件によって光合成速度が変わり、 C_i が変わることによって気孔開度が変わる^{42,43)}。

①の反応については葉内水分の項で述べる。

②の反応はサイトカイニンとアブシジン酸 (ABA) によって仲介される。土壤の乾燥は根の成長量あるいは透過率の変化、根の成長点での水分条件の変化等のなんらかの形で根での信号に変換される。根ではサイトカイニン生成が抑制される。根から葉に送られるサイトカイニンは気孔を開くほうに働く植物ホルモンで、ある種の植物では開孔を保つためにサイトカイニンが不可欠である場合もある^{1,15,18)}。また根での水分不足はpHの変化等の形で葉に伝えられ、アブシジン酸の symplast から apoplast への放出を促進する。apoplast のアブシジン酸はなんらかの過程で孔辺細胞での K^+ 輸送を中心とする代謝反応を中断させ、気孔は閉孔する^{37,42)}。

③の反応は種によって起こるものと起こらないものがある¹⁴⁾。

土壤の乾燥による気孔の閉孔において主に重要なのは②の過程である⁴²⁾。

土壤水分条件と葉内水分条件はしばしば連動しているので、どちらが気孔開閉に直接影響しているのか区別することは難しいが、様々な実験から気孔の閉孔は土壤水分条件と直接関係しており^{2,14,48)}、この場合一度閉孔した

気孔はすぐには容易に開孔しないことが知られている⁴²⁾。

6) F 葉内水分 (ψ)

葉内水分は様々な外的条件に影響を受けて変わる。前述の C 葉温の変化は D の飽差を変化させ、D 湿度または飽差の変化は蒸散速度を変化させるが、蒸散によって葉内水分状態は変化する。また、E の土壤水分の変化は同じく葉内水分の変化につながる。このような葉内水分状態の変化によって孔辺細胞の膨圧が変化し、気孔が開閉することが考えられる。

気孔開度は孔辺細胞の膨圧とそれを取りまく表皮細胞の膨圧の相対的な関係で決まる。一方孔辺細胞は周りの

細胞に較べて自律的に高い膨圧を維持できるような仕組みになっている⁴⁴⁾。そこで葉内水分の変化はまず表皮細胞の葉内水分の変化として表れ、葉内水分が減少すると一時的に気孔が開く現象がみられるが⁴²⁾ (hydropassive 反応)、やがて定常して一定の開度に達する。定常状態での反応では hydroactive 反応が重要になる⁴²⁾。この反応についてもわからない点が多いが、葉内水分が減少するとアブシジン酸の symplast から apoplast への放出が起こり、5) で上述したようにアブシジン酸の働きによって気孔が開閉するのではないかと考えられている⁴²⁾。

以上1) から6) でみてきたような各種環境・生理要因によって気孔開度が決まるが、これらの関係を図8に示

図8 気孔開閉のメカニズムの概念図

Q_p : 光合成利用可能光 E : 蒸散 D : 飽差
 h : 湿度 g_s : 気孔コンダクタンス T_l : 葉温
 C_1 : 細胞間隙 CO_2 濃度 A : 光合成速度 ψ :
 葉内水分 ψ_s : 土壤水分

した。

光合成・蒸散過程を統合的に理解するのに重要な鍵となる気孔コンダクタンスを関数化する際に、植物生理学の知見を念頭に置いておくことが非常に重要であるとの観点から、以上のような整理を試みた。次報では今までに提唱されている気孔コンダクタンスの諸モデルについて考察を加える。

なお、この総説を著すにあたり京都大学農学部林学科砂防学研究室の小橋澄治教授ならびに鈴木雅一助手から多大な御指導ならびに御助言をいただきました。ここに謝意を表します。

付録：光—光合成曲線の関数型について

従来、光—光合成曲線には次の分数式(5)がよく使われてきた。

$$P = \frac{aQ}{bQ + 1} \quad (5)$$

P：総光合成速度，a，b：曲線のパラメータ，aはQ=0における曲線の傾き $\partial P / \partial Q$ で，bは $a/P_{\max}$ である。

この曲線は $Q=1/b$ において， $P=1/2 P_{\max}$ となる。しかし，実際の光—光合成曲線は $Q=1/b$ で $P=1/2 P_{\max}$ とは限らず， $\partial P / \partial Q$ と $P_{\max}$ が同じでも自由に曲率が得られる式が必要となる。

1977年に Prioul & Chartier³²⁾ が用いた3つのパラメータをもつ曲線 Non-rectangular hyperbora は，

$$mP^2 - (aQ + P_{\max})P + aP_{\max}Q = 0 \quad (6)$$

という一般形で表現され， $m=0$ のとき(5)式に一致する。 $0 < m < 1$ のとき P についての陽関数表示は，

$$P = \frac{aQ + P_{\max} - \{(aQ + P_{\max})^2 - 4m a P_{\max} Q\}^{1/2}}{2m} \quad (7)$$

となり，mを変えた時の曲線の変化は図—付録1のよう

図—付録1 Non-rectangular hyperbora のパラメータ m の変化による曲線の変化

になる。このように，(6)式は曲率を与えるパラメータ m を含み，(5)式を拡張したものとなっている。したがって，近年では光—光合成曲線は(6)式で近似されることが多い。

参考文献

- 1) Blackman, P. G. and Davies, W. J.: Root to shoot communication in Maize plants of the effects of soil drying. J. Exp. Bot. 36(162): 39-48, 1985.
- 2) Bates, L. M. and Hall, A. E.: Diurnal and seasonal responses of stomatal conductance for cowpea plants subjected to different levels of environmental drought. Oecologia 54: 304-308, 1982.
- 3) Cornic, G. and Miginiac, E.: Nonstomatal inhibition of net CO₂ uptake by (±) abscisic acid in *Pharbitis nil*. Plant Physiol. 73: 529-533, 1983.
- 4) Darwin, F.: Observation on stomata. Phil. trans of the Royal Society. ser. B. 190: 531-621, 1898.
- 5) Brake, B. G., Raschke, K. and Salisbury, F. B.: Temperatures and transpiration resistances of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity, and wind speed. Plant Physiol. 46: 324-330, 1970.
- 6) Farquhar, G. D., Dubbe, D. R. and Raschke, K.: Gain of the feedback loop involving carbon dioxide and stomata. Plant Physiol. 62: 406-412, 1978.
- 7) Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D.: Stomatal conductance and Photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 33: 317-345, 1982.
- 8) 花山秀文，柴田昌三：数種の常緑緑化樹種における光合成速度と気孔コンダクタンスの季節変化について。第21回緑化工研発表会要旨集 30-33, 1990.
- 9) Fischer, R. A.: Stomatal opening: Role of potassium uptake by guard cells. Science 160: 784-785, 1968.
- 10) Fischer, R. A.: The relationship of stomatal aperture and guard-cell turgor pressure in *Vicia faba*. J. Exp. Bot. 24(79): 387-399, 1973.
- 11) Frensch, J.: Der Wasserhaushalt von Epidermiszellen in *Tradescantia* bei Änderungen der Luftfeuchtigkeit. Thesis Bayreuth, 1986.
- 12) Freudenberger, H.: Die Reaktion der Schliesszellen auf Kohlensäure und Sauerstoffentzug. Protoplasma 35: 15-54, 1940.
- 13) Fujino, M.: Role of adenosinetriphosphate and adenosinetriphosphatase in stomatal movement. Science Bulletin of the Faculty of Education. Nagasaki Univ. 18: 1-47, 1967.
- 14) Gollan, T., Tuener, N. C. and Schulze, E.-D.: The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. Oecologia 65: 356-362, 1985.
- 15) Incoll, L. D. and Jewer, P. C.: Cytokinins and Stomata. in 56): 281-292, 1987.
- 16) Jarvis, P. G. and Mansfield, T. A.: Stomatal physiology. Cambridge University Press. Cambridge 295pp, 1981.
- 17) Jarvis, P. G. and Sandford, A. P.: Chapter7 Temper-

- ate Forests. in Photosynthesis in contrasting environments. edited by N. R. Baker and S. P. Long Elsevier Science Publishers B. V., 1986.
- 18) Jewer, P. C. and Incoll, L. D.: Promotion of stomatal opening in the grass *Antheophore pubescens* Nees by a range of natural and synthetic cytokinins. *Planta* 150 : 218-221, 1980.
 - 19) Kaiser, W. M., Kaiser, G., Prachuab, P. K., Wildman, S. G. and Heber, U.: Photosynthesis under osmotic stress. Inhibition of photosynthesis of intact chloroplasts, protoplasts, and leaf slices at high osmotic potentials. *Planta* 153 : 416-422, 1981.
 - 20) Ketellapper, H. J.: Stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 14 : 249-270, 1963.
 - 21) Lange, O. L., Losch, R., Schulze, E.-D. and Kappen, L.: Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100 : 76-86, 1971.
 - 22) Mansfield, T. A. and Meidner, H.: Stomatal opening in light of different wavelengths: Effects of blue light independent of carbon dioxide concentration. *J. Exp. Bot.* 17(52): 510-521, 1966.
 - 23) Mansfield, T. A., Travis, A. J. and Jarvis, P. G.: Responses to light and carbon dioxide. in 16): 119-135, 1981.
 - 24) Mansfield, T. A., Hetherington, A. M. and Atkinson, C. J.: Some current aspects of stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 41 : 55-75, 1990.
 - 25) Meidner, H. and Mansfield, T. A.: Physiology of Stomata. McGraw-Hill. New York, 1968.
 - 26) von Mohl, H.: Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen?. *Botanische Zeitung* 14 : 697-704 713-721, 1856.
 - 27) Monteith, J. L.: Principles of Environmental Physics. (生物環境物理学. 及川武久訳. 共立出版. 222pp, 1975.)
 - 28) Morison, J. I. L.: Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. in 56): 229-251, 1987.
 - 29) Mott, K. A.: Do stomata respond to CO₂ concentrations other than intercellular? *Plant physiol.* 86 : 200-203, 1988.
 - 30) Outlaw, W. H., Mayne, B. C., Zenger, V. E. and Manchester, J.: Presence of both photosystems in guard cells of *Vicia faba* L.: Implications for environmental signal processing. *Plant Physiol.* 67 : 12-16, 1981.
 - 31) Pemadasa, M. A.: Abaxial and adaxial stomatal responses to light of different wavelengths and to phenylacetic acid on isolated epidermis of *Commelina communis* L. *J. Exp. Bot.* 33(132): 92-99, 1982.
 - 32) Prioul, J. L. and Chartier, P.: Partitioning of transfer and carboxylation components of intercellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: A critical analysis of the methods used. *Ann. Bot.* 41 : 789-800, 1977.
 - 33) Raschke, K.: Temperature dependence of CO₂ assimilation and stomatal aperture interruptions in leaf sections of *Zea mays*. *Planta* 91 : 336-363, 1970.
 - 34) Raschke, K.: Saturation kinetics of the velocity of stomatal closing in response to CO₂. *Plant Physiol.* 49 : 229-234, 1972.
 - 35) Raschke, K.: Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26 : 209-340, 1975.
 - 36) Raschke, K. and Hedrich, R.: Simultaneous and independent effects of abscisic acid on stomata and the photosynthetic apparatus in whole leaves. *Planta* 163 : 105-118, 1985.
 - 37) Raschke, K.: Action of abscisic acid on guard cells. in 56) 253-279, 1987.
 - 38) Roth-Bejerano, N., Nejdat, A. and Itai, C.: Phytochrome-membrane interactions as a factor in stomatal opening. *Physiol. Plant* 56 : 80-83, 1982.
 - 39) Scarth, G. W.: Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiol.* 7 : 481-504, 1932.
 - 40) Schulze, E.-D., Lange, O. L., Buschbom, U., Kappen, L. and Evenari, M.: Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108 : 259-270, 1972.
 - 41) Schulze, E.-D., Lange, O. L., Kappen, L., Evenari, M. and Buschbom, U.: The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. II. The significance of leaf water status and internal carbon dioxide concentration. *Oecologia* 18 : 219-233, 1975.
 - 42) Schulze, E.-D.: Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37 : 247-274, 1986.
 - 43) Sharkey, T. D.: Transpiration-induced changes in the photosynthetic capacity of leaves. *Planta* 160 : 143-150, 1984.
 - 44) Sharpe, P. J. H., Wu, Hsi-i and Spence, R. D.: Stomatal mechanics. in 56) 91-114, 1987.
 - 45) M. G. Stålfelt: Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. *Flora* 121 : 236-272, 1927.
 - 46) M. G. Stålfelt: Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. *Planta* 8 : 287-340, 1929.
 - 47) Stålfelt, M. G.: The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiologia Plantarum* 15 : 772-779, 1962.
 - 48) Turner, N. C., Schulze, E.-D. and Gollan, T.: The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia* 65 : 348-355, 1985.
 - 49) 矢吹萬壽・清田信: 日本農業気象学会研究発表要旨, 1974.
 - 50) 矢吹萬壽: 植物の動的環境. 朝倉書店. 200pp, 1985.
 - 51) Yamashita, T.: Influences of potassium supply upon various properties and movement of the guard cell. *Sieboldia Acta Biologica* 1 : 51-70, 1952.
 - 52) Zeiger, E., Bloom, A. J. and Hepler, P. K.: Ion transport in stomatal guard cells: A chemiosmotic hypothesis. What's new in Plant Physiology 9 : 29-31, 1978.
 - 53) Zeiger, E., Armond, P. and Melis, A.: Fluorescence properties of guard cell chloroplasts. Evidence for linear electron transport and light-harvesting pigments of photosystems I and II. *Plant Physiol.* 67 : 17-20, 1981.

-
- 54) Zeiger, E. and Field, C.: Photocontrol of the functional coupling between photosynthesis and stomatal conductance in the intact leaf-blue light and PAR-dependent photosystems in guard cells. *Plant Physiol.* 70: 370-375, 1982.
- 55) Zeiger, E.: The biology of stomatal guard cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34: 441-475, 1983.
- 56) Zeiger, E., Farquhar, G. D. and Cowan, I. R.: *Stomatal Function*. Stanford Univ. Press 503pp, 1987.
- 57) Zimmermann, U., Husken, D. and Schulze, E.-D.: Direct turgor pressure measurements in individual leaf cells of *Tradescantia virginiana*. *Planta* 149: 445-453, 1980.
- (1992. 3. 18受理)
-