



Title	高CO2条件がサイトウの生育に及ぼす影響：葉におけるデンプンと窒素の蓄積に関連して
Author(s)	木村, 園子; KIMURA, Sonoko; 田島, 亮介 他
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 32, 7-13
Issue Date	2001-03-29
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/13447">https://hdl.handle.net/2115/13447</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	32_p7-13.pdf



## 高CO<sub>2</sub>条件がサイトウの生育に及ぼす影響－葉における デンプンと窒素の蓄積に関連して

木村 園子<sup>1)</sup>・田島 亮介<sup>2)</sup>・由田 宏一<sup>1,3)</sup>・中嶋 博<sup>1,3)</sup>

(<sup>1)</sup> 北海道大学大学院農学研究科北方資源生態学講座)

(<sup>2)</sup> 北海道大学農学部生物資源科学科)

(<sup>3)</sup> 北海道大学農学部附属農場植物資源開発部門)

信濃 卓郎

(北海道大学大学院農学研究科作物生産生物学講座)

大崎 満

(北海道大学大学院農学研究科園芸緑地学講座)

(2001年1月15日受理)

### 緒 言

21世紀では地球環境の急速な変化が予想されており、CO<sub>2</sub>富化をはじめとする気候変動の作物生産への影響に関心が寄せられている。こうした環境条件の変化に伴う作物の反応を明らかにするためには、人工気象室などを用いてより単純化した条件下における実験とともに、圃場レベルにおける複雑かつ長期的な研究が不可欠である。高CO<sub>2</sub>条件下では作物の生育量が増加することが知られているが<sup>2,6,10)</sup>、長期的には「光合成の順化」が起こり生育の促進が鈍化するという報告もあり<sup>6,12,13,14,15)</sup>、詳細な影響については不明な点が多い<sup>5)</sup>。

植物には光合成産物としてデンプンを優先的に蓄積する種と可溶性糖を優先的に蓄積する種が存在する<sup>8,9)</sup>。前者に属するサイトウでは、高CO<sub>2</sub>条件下において葉にデンプンが顕著に蓄積し、その結果として比葉面積が減少し、光合成の抑制を示すことが知られている<sup>5,6,7,10)</sup>。デンプン蓄積による光合成阻害の要因として、養分ストレス<sup>1,3)</sup>、シンの不足<sup>8,9)</sup>、転流能の不足<sup>2,10)</sup>、酵素発現の変化<sup>4,11,16)</sup>などが指摘されている。しかしながら、葉におけるデンプンの蓄積に関して、圃場条件のもとで全生育期間を通してその推移を追跡し、要因を考察している例は少ない。本実験では、生育ステージおよび葉位別の葉中の窒素とデンプンの推

移から、高CO<sub>2</sub>条件下におけるサイトウの生育について検討した。

### 材料および方法

1999年と2000年にオーブントップチャンバー(2 m×1.5 m×高さ1 m)を圃場に設置し、CO<sub>2</sub>コントローラ(小糸製作所)によってCO<sub>2</sub>濃度を調節し、高CO<sub>2</sub>条件と外気CO<sub>2</sub>条件を設定した。生育期間中の平均CO<sub>2</sub>濃度は高CO<sub>2</sub>区で690 ppm、外気CO<sub>2</sub>区で325 ppmであった。各処理それぞれ3基のチャンバーを用いた。

サイトウのわい性・早生品種である「大正金時」(主茎葉数4)を材料とした。1999年、2000年のそれぞれ5月24日、25日に畦幅30 cm、株間15 cmで3粒播きし、第1本葉期に間引きし1本立てで栽培した。基肥としてP<sub>2</sub>O<sub>5</sub>およびK<sub>2</sub>Oをそれぞれ13 g、10 g/m<sup>2</sup>与え、窒素肥料は施与しなかった。

1999年および2000年においてそれぞれ出芽日は播種後12、8日目(12、8 DAP、以下同じ)、開花日は42、40 DAP、成熟日は94、87 DAPであった。この間、計5回、各処理より6～9個体ずつ掘り取り、個体ごとに葉面積、各部位の乾物重および窒素含量、葉の還元糖およびデンプン含量の測定を行った。2000年においてはこれらをさらに葉位別(第1、3、4本葉)に調べた。全窒素はケルダール法により、還元糖およびデンプン含

量はアンスロン硫酸法により分析した<sup>9)</sup>。また、2000 年の 30 DAP および 49 DAP のサンプリング時にそれぞれの CO<sub>2</sub>濃度条件下における光合成速度を島津携帯光合成蒸散測定装置 (SPB-H 3) により測定した。

結 果

乾物重、窒素含量、葉の糖およびデンプン含量は 1999 年、2000 年ともに類似した推移を示したため、以下、主に 2000 年の結果について述べる。高 CO<sub>2</sub>処理は全生育期間を通して、個体の乾物重および窒素含量に有意な影響を及ぼさなかった (図 1a, b)。また、葉面積においても (図 1c)、各部位の乾物重についても有意な差異は認められなかった。しかし、全植物体の窒素含有率は、生育初期には高 CO<sub>2</sub>処理により低く推移した (表 1)。窒素含有率は茎、根、莢実においては差異が認められなかったのに対し、葉においては、高 CO<sub>2</sub>区の値が 87 DAP を除きどの生育ステージにおいても有意に低かった。葉の窒素含有率は両処理区とも 30 DAP から 40 DAP にかけて増加し、その後減少して 49 DAP からほぼ一定に推移した。一方、葉のデンプン含有率は窒素含有率とは逆の変動パターンを示した (図 2 a)。すなわち、高 CO<sub>2</sub>区の葉のデンプン含有率は外気 CO<sub>2</sub>区に比べて常に高く、とりわけ 30 DAP において著しい差異がみられた。葉の還元糖含有率は生育期間中ほぼ一定で、処理間の差異も小さかった (図 2 b)。

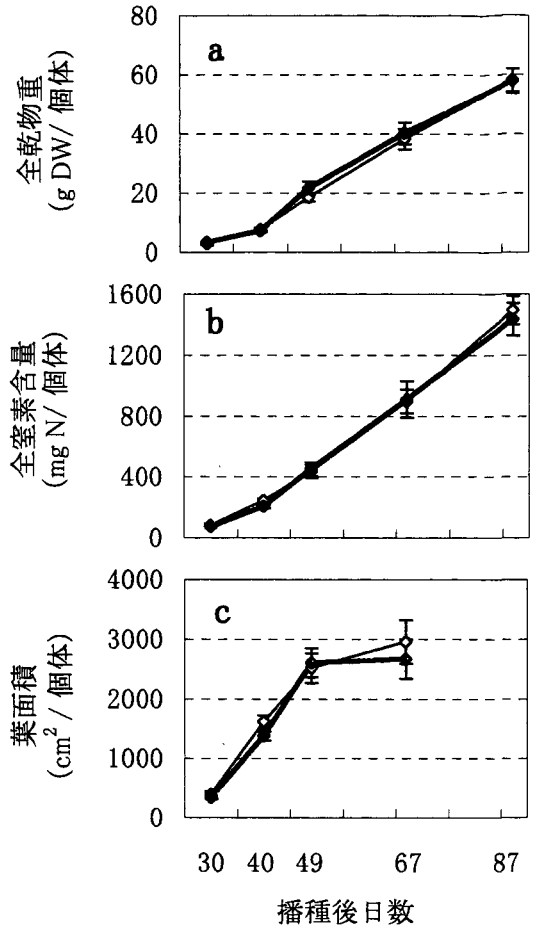


図 1 全乾物重(a)、全窒素含量(b)および葉面積(c)の経時的变化 (2000 年)  
 ◇外気 CO<sub>2</sub> ●高 CO<sub>2</sub>  
 シンボルの上下に示した範囲は標準誤差を示す。  
 窒素含有率およびデンプン含有率の推移を葉位

表 1 各部位における窒素含有率の経時的变化 (2000年)

		窒素含有率 (mgN/gDW)				
播種後日数		30	40	49	67	87
全植物体	外気 CO <sub>2</sub>	29.0	32.2	23.2	21.4	25.8
	高 CO <sub>2</sub>	22.7 **	29.2 ns	21.1 ns	22.1 ns	24.8 ns
葉	外気 CO <sub>2</sub>	39.3	43.5 *	31.5 *	27.8 **	28.2 ns
	高 CO <sub>2</sub>	25.8 **	39.3 *	26.4 *	24.2 **	26.2 ns
茎	外気 CO <sub>2</sub>	19.7	20.2	12.4	12.2	16.3
	高 CO <sub>2</sub>	20.6 ns	19.1 ns	12.3 ns	13.5 ns	16.8 ns
根	外気 CO <sub>2</sub>	16.2	17.0	16.0	11.6	13.6
	高 CO <sub>2</sub>	16.0 ns	16.8 ns	15.7 ns	12.4 ns	15.7 ns
莢実	外気 CO <sub>2</sub>			33.5	30.0	35.3
	高 CO <sub>2</sub>			33.5 ns	29.3 ns	34.4 ns

\*\*と\*はそれぞれ1%, 5%水準で処理間に有意差が認められたことを示す。

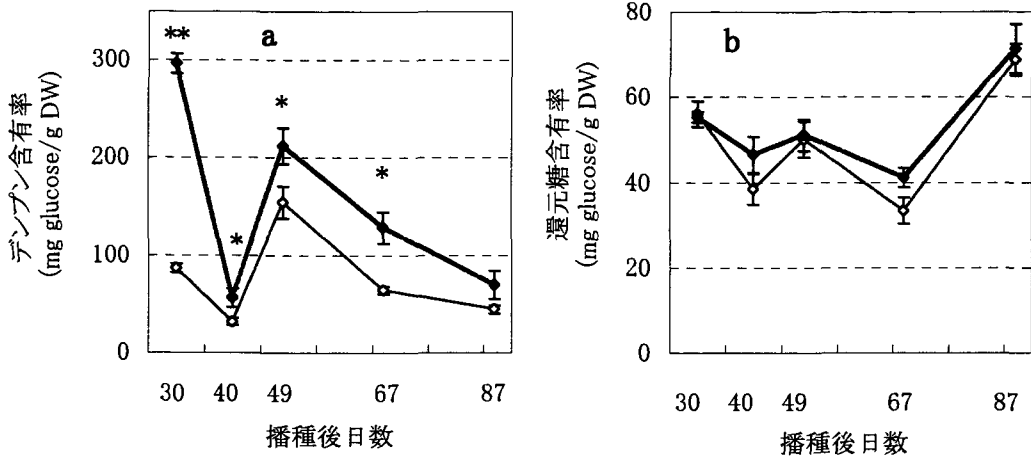


図2 個体当たり葉のデンプン(a)および還元糖含有率(b)の推移 (2000年)

◇ 外気 CO<sub>2</sub> ● 高 CO<sub>2</sub>

シンボルの上下に示した範囲は標準誤差を示す。

\*\* : 1%水準で有意, \* : 5%水準で有意。

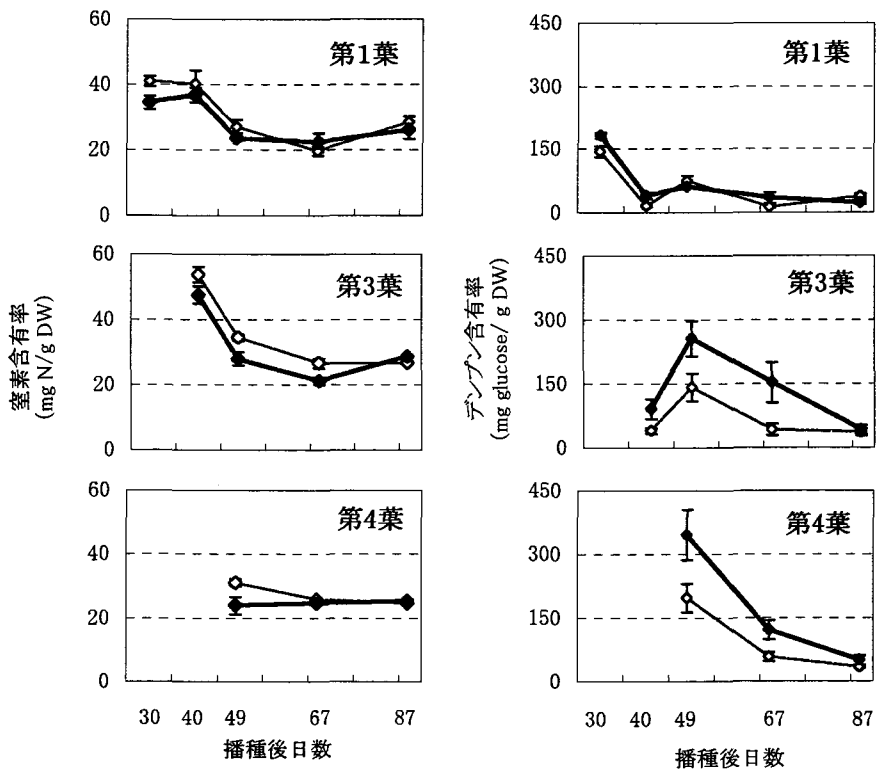


図3 葉位別にみた窒素およびデンプン含有率の経時的変化 (2000年)

◇ 外気 CO<sub>2</sub> ● 高 CO<sub>2</sub>

シンボルの上下に示した範囲は標準誤差を示す。

別に図3に示した。両成分ともに、どの葉位の葉においても全葉でみた推移に類似したが、CO<sub>2</sub>処理間の差異は第1葉（最下葉）で小さく、第3、4葉で大きかった。30 DAPにおいて全葉のデンプン含有率（図2 a）が第1葉よりも高かったことは、初生葉に多量のデンプンが蓄積されていたことを示す。また、高CO<sub>2</sub>区における第3、4葉のデンプン含有率は87 DAPを除き外気CO<sub>2</sub>区の2倍以上の値を示した。

葉面積あたりの窒素含量に差異が認められなかったにもかかわらず、光合成活性は、高CO<sub>2</sub>処理により上昇した（表2）。

窒素含有率とデンプン含有率では背反する推移

表2 葉位別における光合成速度（2000年）

	光合成速度 (μmol CO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> /s)			
	播種後40日		播種後49日	
	第1葉	第1葉	第3葉	第4葉
外気 CO <sub>2</sub>	14.5	7.5	11.6	8.9
高 CO <sub>2</sub>	24.1	18.8	24.5	33.5
	*	**	ns	-

\*\*と\*はそれぞれ1%、5%水準で処理間に有意差が認められたことを、nsは有意差が認められなかったことを示す。第4葉は各1個体のみを計測。

がみられたため、両者の関係を散布図により図4および5に示した。まず、時期別にみると（図4）、生育初期から開花期までの期間において窒素含有率とデンプン含有率との間に、CO<sub>2</sub>処理、年次を含みにして高い負の相関関係（ $r = -0.94$ ）がみられたが、生殖生長にかけてその相関は弱くなり（ $r = -0.73$ ）、生育後半においては認められなくなった（ $r = -0.22$ ）。次に葉位別にみると（図5）、それぞれの生育ステージで上位に属する葉齢の若い葉、すなわち30 DAPの第1葉、40 DAPの第3葉および49 DAPの第3、4葉の間には、上述した全体の葉における生育の前半と同様に窒素含有率とデンプン含有率とが高い負の相関関係（ $r = -0.94$ ）にあった。一方、老化の進んだ葉ではその関係はみられなかった（ $r = -0.33$ ）。

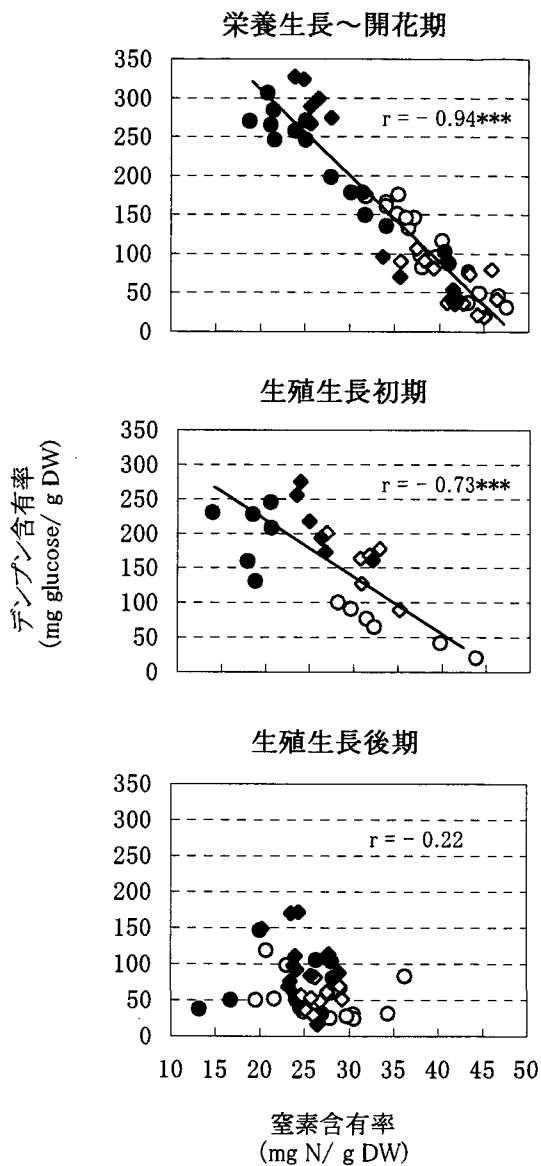


図4 個体当たりの葉のデンプン含有率と窒素含有率との関係  
 ○外気 CO<sub>2</sub> (1999年)    ◇外気 CO<sub>2</sub> (2000年)  
 ●高 CO<sub>2</sub> (1999年)    ◆高 CO<sub>2</sub> (2000年)

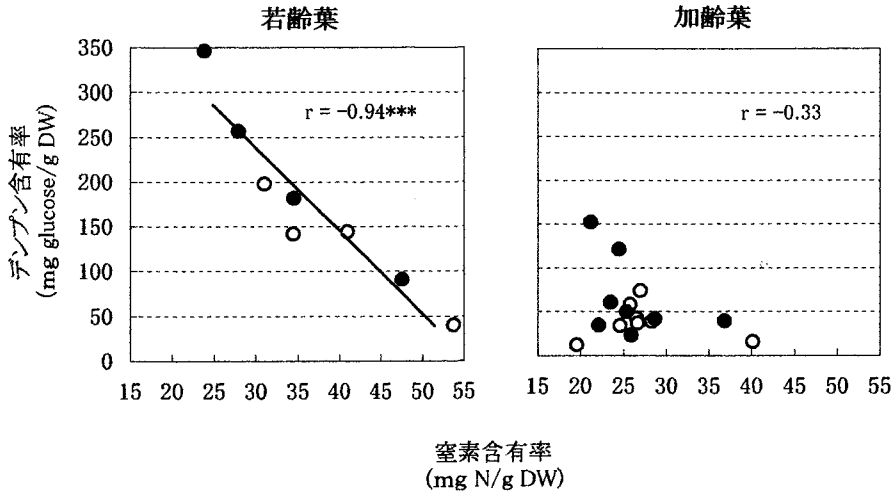


図5 葉位別のデンプン含有率と窒素含有率の関係 (2000年)  
 ○外気 CO<sub>2</sub> ●高 CO<sub>2</sub>  
 若齢葉 (播種後 30 日の第 1 葉, 播種後 40 日の第 3 葉, 播種後 49 日の第 3 葉, 第 4 葉)  
 加齢葉 (播種後 40, 49 日の第 1 葉, 播種後 67, 87 日の第 1, 3, 4 葉)

### 考 察

CO<sub>2</sub>濃度の上昇は一般に光合成の促進と乾物重の増加をもたらすと言われているものの、本実験では乾物重の処理による差異は認められなかった。高 CO<sub>2</sub>条件下において乾物重が増加しない原因として葉におけるデンプンの蓄積等による光合成速度の低下<sup>5)</sup>が考えられるが、本実験では高 CO<sub>2</sub>条件下における顕著なデンプンの蓄積にもかかわらず、光合成速度の上昇が見られた。しかし、光合成速度は葉位、計測時の CO<sub>2</sub>濃度条件によっても異なる<sup>15)</sup>。本実験においてはそれぞれの CO<sub>2</sub>濃度において測定を行っており、高 CO<sub>2</sub>条件下ではデンプン粒による CO<sub>2</sub>の拡散の阻害<sup>7)</sup>等が認められなかったものと思われる。また、本実験では経時的な変化を測定しておらず、日変化考慮し、CO<sub>2</sub>濃度を変えた場合は異なる結果が出る可能性もある。葉中のデンプンと光合成の関係についてはさらなる検討を必要としよう。

高 CO<sub>2</sub>処理によるデンプンの蓄積は上層の若い葉ほど顕著であった。しかし、初生葉に見られたデンプンの蓄積や、開花期 (40 DAP) において第 3 葉のデンプン含有率が両 CO<sub>2</sub>処理とも低か

ったことから、葉位とともに发育ステージの変化がデンプン蓄積機構に影響を与えたものと推測された。

葉の窒素含有率は高 CO<sub>2</sub>区が外気 CO<sub>2</sub>区より常に低かった。窒素含量では差異は認められなかったため、光合成産物の増加に対して窒素の増加が伴わなかったと考えられた。本実験では窒素肥料を施与しなかったが、圃場はきわめて肥沃であった。従って、窒素が増加しなかった要因としてサイトウの窒素同化能力の不足が示唆された。

葉の乾物当たりの窒素とデンプン含量の間には、栄養生長期から開花期にかけて高い負の相関関係が見られた。Ball ら<sup>1)</sup>はリン酸欠乏下のダイズの葉において子実肥大初期までの上位葉で同様の関係が存在することを報告し、窒素含有率の低下をデンプンによる希釈効果とした。本実験の結果も同様の解釈が可能であるが、本実験ではさらにその関係が生殖生長期の前後で大きく変わることが明らかとなり、莢実によるシンクの形成により転流機構が変化したことが推測された。また、栄養生長期においても、生育が進むにつれてそれぞれの葉位の転流先が変化していくと考えられた。

以上のことから、高CO<sub>2</sub>条件下で生育が促進されず、葉にデンプンが蓄積された要因は、窒素同化能力の不足、転流量および転流先の不足であると推察された。

### 摘 要

本実験では、高CO<sub>2</sub>条件がサイトウの生育および葉の窒素とデンプンの蓄積に及ぼす影響について調べた。高CO<sub>2</sub>条件下では顕著な光合成活性の上昇が認められたものの、全乾物重および窒素含量は増加しなかった。一方、葉のデンプン含有率は増加し、窒素含有率は低下した。葉における窒素含有率とデンプン含有率の間には栄養生長から開花期までCO<sub>2</sub>処理にかかわらず高い負の相関( $r = -0.94$ )が見られたが、生殖生長初期からその関係は弱まり、生育後期には消失した。また、この相関は上位に属する若い葉についてのみ認められた( $r = -0.94$ )。窒素とデンプンの関係は、高CO<sub>2</sub>処理といった外的因子よりも、生育ステージや葉位といった内的因子により制御されていた。

以上のことから、高CO<sub>2</sub>条件下における生長調節には窒素同化能および転流機構と連関したデンプンの蓄積が関与していると考えられた。

### 謝 辞

本実験を実行するにあたり、ご尽力下さいました北海道大学附属農場の河合孝雄技官をはじめとする機械グループの皆様にご心からお礼申し上げます。

### 引用文献

- 1) Ball, R. A., Sabbe, W. E. and DeLong, R. E. : Starch and nitrogen status in soybean during shading and nutrient deficiency. *Journal of Plant Nutrition* 21 : 665-685. 1998
- 2) Finn, G. A. and Brun, W. A. : Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on growth, nonstructural carbohydrate content, and root nodule activity in soybean. *Plant Physiol.* 69 : 327-331. 1982
- 3) Fredeen, A. L., Rao, I. M. and Terry, N. : Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max.* *Plant Physiol.* 89 : 225-230. 1989
- 4) Grimmer, C., Bachfischer, T. and Komor, E. : Carbohydrate partitioning into starch in leaves of *Ricinus communis* L. grown under elevated CO<sub>2</sub> is controlled by sucrose. *Plant Cell and Environment* 22 : 1275-1280. 1999
- 5) 牧野 周 : CO<sub>2</sub>と光合成. 細胞工学別冊 植物細胞工学シリーズ 11 : 134-141. 1999
- 6) Mjwara, J.M., Botha, C.E.J. and Radloff, S.E. : Photosynthesis, growth and nutrient changes in non-nodulated *Phaseolus vulgaris* grown under atmospheric and elevated carbon dioxide conditions. *Physiol. Plant.* 97 : 754-763. 1996
- 7) Nakano, H., Muramatsu, S., Makino, A. and Mae, T. : Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean. *Australian Journal of Plant Physiology* 27 : 167-173. 2000
- 8) Paul, M. J. and Driscoll, S. P. : Sugar repression of photosynthesis : the role of carbohydrates in signaling nitrogen deficiency through source: sink imbalance. *Plant Cell and Environment* 20 : 110-116. 1997
- 9) Plaut, Z., Mayoral, M. L. and Reinhold, L. : Effect of altered sink: source ratio on source photosynthesis. *Plant Physiol.* 85 : 786-791. 1987
- 10) Radoglou, K.M. and Jarvis, P.G. : The effect of CO<sub>2</sub> enrichment and nutrient supply on growth morphology and anatomy of *Phaseolus vulgaris* L. seedlings. *Annals of Botany* 70 : 245-253. 1992
- 11) Sage, R.F., Sharkey, T.D. and Seemann, J.R. : The in-vivo response of the ribulose -1, 5- biphosphate carboxylase state and pool size of photosynthetic metabolites on elevated CO<sub>2</sub> in *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 174 : 407-416. 1988
- 12) Sharma-Natu, P., Khan, F.A. and Ghildiyal, M.C. : Photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> in wheat cultivars. *Photosynthetica* 34 : 537-543. 1997
- 13) 植物栄養実験法編集委員会 : 植物栄養実験法. 博友社 : 1997
- 14) Sims, D. A., Luo, Y. and Seemann, J. R. : Comparison of photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> and limited nitrogen supply in soybean. *Plant Cell and Environment* 21 : 945-952. 1998
- 15) Xu, D.Q., Grifford, R.M. and Chow, W. S. : Photosynthetic acclimation in pea and soybean to high atmospheric CO<sub>2</sub> partial pressure. *Plant Physiol.* 106 : 661-671. 1994
- 16) Zimmerman, R. C., Kohrs, D. G., Steller, D. L. and Alberte, R. S. : Carbon partitioning in eelgrass: Regulation by photosynthesis and the response to daily light-dark cycles. *Plant Physiol.* 108 : 1665-1671. 1995

## Effects of Elevated CO<sub>2</sub> Concentration on Growth of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with Relation to Starch and Nitrogen Accumulation in Leaves

Sonoko KIMURA<sup>1)</sup>, Ryosuke TAJIMA<sup>2)</sup>, Koichi YOSHIDA<sup>1,3)</sup>, Hiroshi NAKASHIMA<sup>1,3)</sup>

<sup>(1)</sup> Research Group of Northern Bioresources and Ecology,  
Graduate School of Agriculture, Hokkaido University),

<sup>(2)</sup> Department of Agrobiological and Bioresources, Faculty of Agriculture,  
Hokkaido University)

<sup>(3)</sup> Division of Exploration and Utilization of Plant Resources,  
Experiment Farms, Faculty of Agriculture, Hokkaido University),

Takuro SHINANO

(Research group of Botany and Agronomy, Graduate  
School of Agriculture, Hokkaido University)

and Mitsuru OSAKI

(Research Group of Horticultural Science and Landscape Architecture,  
Graduate School of Agriculture, Hokkaido University)

(Received January 15, 2001)

### Summary

The nitrogen and starch accumulation in leaves was examined to investigate how elevated CO<sub>2</sub> affects the growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L. "Taisho-kintoki"). For this purpose open top chambers were set up at elevated (690 ppm) and ambient (325 ppm) CO<sub>2</sub> concentration.

In the leaves under the elevated CO<sub>2</sub>, no increase in dry mass and total nitrogen was observed but nitrogen concentration significantly decreased and correspondingly starch concentration increased. This negative starch-nitrogen relationship was found across CO<sub>2</sub> treatments in the total leaves until the early stage of reproductive growth. Furthermore, among the first, third and fourth trifoliate leaves, only the upper young leaves showed the same relationship as in the total leaves. Thus, the starch-nitrogen relationship was controlled by the stages of both whole plant and single leaves, but seemed to be less affected by external conditions like elevated CO<sub>2</sub>.

On the basis of these results, it can be concluded that the starch accumulation in relation to nitrogen metabolism as well as translocation capacity is involved in the restricted growth of common beans grown under elevated CO<sub>2</sub>.