

研究論文

## 低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 濃度環境下で栽培した ホウレンソウおよびリーフレタスの生育および光合成特性

河崎 俊一郎<sup>1, 2)</sup>・富永 淳<sup>1, 2)</sup>・上原 直子<sup>1)</sup>・藪田 伸<sup>1)</sup>・上野 正実<sup>1)</sup>・川満 芳信<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup> 琉球大学農学部, (<sup>2)</sup> 鹿児島大学大学院連合農学研究科)

Shun-Ichiro KAWASAKI<sup>1, 2)</sup>, Jun TOMINAGA<sup>1, 2)</sup>, Naoko UEHARA<sup>1)</sup>,

Shin YABUTA<sup>1)</sup>, Masami UENO<sup>1)</sup> and Yoshinobu KAWAMITSU<sup>1)</sup> :

Growth and photosynthetic characteristics of leaf lettuce and spinach grown under  
low O<sub>2</sub> and high CO<sub>2</sub> conditions

### 要約

近年、日本の各地で植物工場の研究開発が進められている。O<sub>2</sub> は CO<sub>2</sub> と同様に植物の光合成や光呼吸、暗呼吸に関わる環境要因の一つであり、短期的な低 O<sub>2</sub> 処理は光合成速度を高めることが知られている。しかしながら、栽培規模での長期低 O<sub>2</sub> 処理が及ぼす影響の知見は十分ではない。本研究では、まず短期の低 O<sub>2</sub> 処理がホウレンソウの光合成速度に与える影響を調査し、低 O<sub>2</sub> 環境下では光合成速度が高まることを確認した。次に、長期間 O<sub>2</sub> 濃度および CO<sub>2</sub> 濃度を制御できるグロースチャンパーを製作し、長期の低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 処理がリーフレタスおよびホウレンソウの生育および光合成特性に与える影響を調査した。その結果、長期間低 O<sub>2</sub> 環境で栽培した植物体は葉面積および比葉面積 (SLA) が有意に減少することが明らかとなった。また、低 O<sub>2</sub> 環境で栽培した植物の葉の窒素含有量も有意に低下していた。さらに、短期の低 O<sub>2</sub> 処理で確認されたような光合成速度の増加は確認されなかった。以上の結果から、暗呼吸の低下により窒素吸収が低下したことが生育低下の要因であることが示唆された。

キーワード：暗呼吸、光合成、窒素含有量、比葉面積、光呼吸

### 緒言

現在、地球規模での気候変動や人口の増加等の深刻な問題により食料の安定的な生産が求められている。このような状況の中、施設内で環境を制御し、安定的かつ高収量の野菜生産が可能である植物工場が注目されている。琉球大学農学部でも中城村に閉鎖型のコンテナ式植物工場を導入して実証試験を2012年度より行っている。植物工場とは「植物の生育環境を制御して栽培を行う園芸施設のうち、環境および生育のモニタリングを基礎として、高度な環境制御と生育予測を行うことにより、野菜等の植物の周年・計画生産が可能な栽培施設」を言う(農商工連携研究会, 2009)。要するに、栽培環境を野菜の生育に最適な環境に制御することにより、年間を通じて安定的な生産を行うことのできる栽培施設のことであり、施設外の環境に依存することなく栽培が行えるため、厳しい気候環境の地域においても野菜の栽培が可能となる。

完全閉鎖型と呼ばれる植物工場においては、

一般的に光強度や光質、大気や養液の温度、湿度や CO<sub>2</sub> 濃度がコンピュータ制御により自動で調節可能となっている。現在、完全閉鎖型植物工場では高 CO<sub>2</sub> 環境 (1,000~1,500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) での栽培が多くなされており、これは光合成速度を高め生育期間短縮および収量増加を目的としたものである (古在, 2012)。CO<sub>2</sub> 濃度に限らず、環境を対象植物に合わせて変えることにより、収量の増加や栽培期間の短縮化、または機能性成分の付加などが見込めることから、環境要因と野菜の生育との関係を詳細に理解する必要がある。

O<sub>2</sub> 濃度は光合成、光呼吸および暗呼吸に関わる重要な環境要因である。Forrester ら (1966) は、短期的な低 O<sub>2</sub> 処理実験により 1% O<sub>2</sub> 環境下では光呼吸が抑制され、光合成速度が高まることを明らかにした。また、Quebedeaux と Hardy (1975) は長期間 5% O<sub>2</sub> 環境下で栽培を行うと、C<sub>3</sub> 植物では乾物重が増加することを明らかにした。しかし一方で、5% O<sub>2</sub> 環境下で栽培を行ったダイズでは子実収量が減少する結果を示している。また、複数の研究者が長期間低 O<sub>2</sub> 環境下で栽培を行うと、葉面積展開が抑制されることを指摘している (福山ら, 1974ab, 1975; 武田ら, 1978; Iwabuchi ら, 1996)。このような低 O<sub>2</sub> 濃度に対するネガティブな反応の要因として、暗呼吸の抑制が考えられるが、明期のみでの低 O<sub>2</sub> 処理においても葉面積の低下が認められることから、暗呼吸系以外への影響も示唆されている (武田ら, 1978)。さらに、近年では地球外施設 (例えば、スペースステーション) での植物栽培も現実味を帯びてきており、その研究が活発化している (He ら, 2007)。地球外の環境においては、O<sub>2</sub> 濃度が地球上に比べ低いため、その制御が必須であり O<sub>2</sub> 濃度に対する植物の反応を詳細に知る必

要がある。以上のように、これまで制御が行われてこなかった O<sub>2</sub> 濃度に対する植物の応答への理解が求められる。

本研究では、まずこれまで報告されている短期の低 O<sub>2</sub> 処理による光合成反応を確認するため、ホウレンソウを用いて短期的な O<sub>2</sub> 処理実験をおこなった。次に、長期の O<sub>2</sub> および CO<sub>2</sub> 制御実験を行うために特殊なグロースチャンパーを開発し、長期の低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 処理が、ホウレンソウとリーフレタスの光合成特性および生育に与える影響を明らかにすることを目的とし実験をおこなった。

## 材料および方法

### 1. 低 O<sub>2</sub> 濃度の短期処理におけるホウレンソウのガス交換速度測定

光合成速度の測定にはホウレンソウ (*Spinacia oleracea*) を供試した。種子を水で湿らせたキムタオル上に播種し、暗所の人工気象器 (LH-200, NK System) 内で 2 日間発芽させた。発芽した種子をウレタンキューブ (2.0 x 2.0 x 2.5 cm) に移植し、水で 5 日間、液肥 (Hyponica, KYOWA) でさらに 7 日間育苗した。育苗中の人工気象器内の温度は 21°C、光量子束密度 (PFD: Photon Flux Density) は白色蛍光灯を用い 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とし、明暗期はそれぞれ 12 時間に設定した。育苗後、正常に生育した苗を栽培棚に移植し、同様の液肥 (pH 6.3, EC 1.30  $\text{mS cm}^{-1}$ ) で 21 日間栽培した。液肥の組成は 450  $\text{mg L}^{-1}$  NO<sub>3</sub>-N, 10.1  $\text{mg L}^{-1}$  NH<sub>4</sub>-N, 40.9  $\text{mg L}^{-1}$  P, 169.4  $\text{mg L}^{-1}$  K, 68.3  $\text{mg L}^{-1}$  Ca, 18.6  $\text{mg L}^{-1}$  Mg, 0.52  $\text{mg L}^{-1}$  Mn, 0.41  $\text{mg L}^{-1}$  B, and 1.54  $\text{mg L}^{-1}$  Fe であった。栽培棚の光源には赤青 LED (赤 : 青 = 3 : 1, Civilight) を用い、PFD は 250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とした。室温は 21°C であった。21 日後

に正常に生育した個体をガス交換速度の測定に用いた。

ガス交換速度の測定は開放型ガス交換速度測定装置を用いて行った。装置の詳細は Fukuzawa ら (2012) に記載されている通りである。光合成速度の測定後、測定部位を切除し葉面積の測定 (LI-3100, Li-Cor) を行い、光合成速度の結果を補正した。

“Light curve” の測定を 2% および 21% O<sub>2</sub> 濃度で行った。正常に生育した異なる 4 個体を各 O<sub>2</sub> 濃度での測定に用いた。O<sub>2</sub> 濃度は空気に 99% N<sub>2</sub> ガスを混和させることで制御し、赤外線式ガス濃度測定装置 (CGT-7000, Shimadzu) を用いてモニタリングを行った。測定は PFD 98.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  から 6 段階に分けて上昇させ、最終 PFD 1,738.4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とした。測定中の同化箱内の温度は  $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、CO<sub>2</sub> 濃度は  $400 \pm 20 \mu\text{mol mol}^{-1}$  に制御した。結果は、Mann-Whitney U test により 5% 水準で有意差検定を行った。

## 2. 低酸素チャンバーの開発

図 1 に O<sub>2</sub> および CO<sub>2</sub> 濃度制御による長期間の栽培実験を行うために製造したグロースチャンバーのシステム図を示す。本チャンバーには O<sub>2</sub> 濃度を自由に変えることのできる“低 O<sub>2</sub> 室”と、標準大気の O<sub>2</sub> 濃度 (約 21%) で栽培を行う“標準室”の 2 室を設けた。1 室のサイズは W 1,800 x D 1,000 x H 1,800 mm であり、建材には断熱性に優れた厚さ 4.2 cm の断熱パネルを使用し、芯材には硬質ウレタンフォームが用いられている。栽培は循環式の養液水耕栽培で行われ、光源には赤青 LED (赤 : 青 = 3 : 1, Civilight) を用いた。温度は室内型エアコン (CS-F222CZ-W, Panasonic) で制御し、CO<sub>2</sub> 濃度は CO<sub>2</sub> 制御装置 (COC-1, Espec Mic) にて CO<sub>2</sub> ポンプを使用して制御した。

本チャンバーの特徴として、N<sub>2</sub> ガスポンプを使用せずに O<sub>2</sub> 濃度を長期間制御できる点にある。通常、長期間の O<sub>2</sub> 濃度制御栽培実験を行う際には多量の N<sub>2</sub> ガスポンプが必要となる。本チャンバーでは、空気から N<sub>2</sub> ガスと O<sub>2</sub> ガス

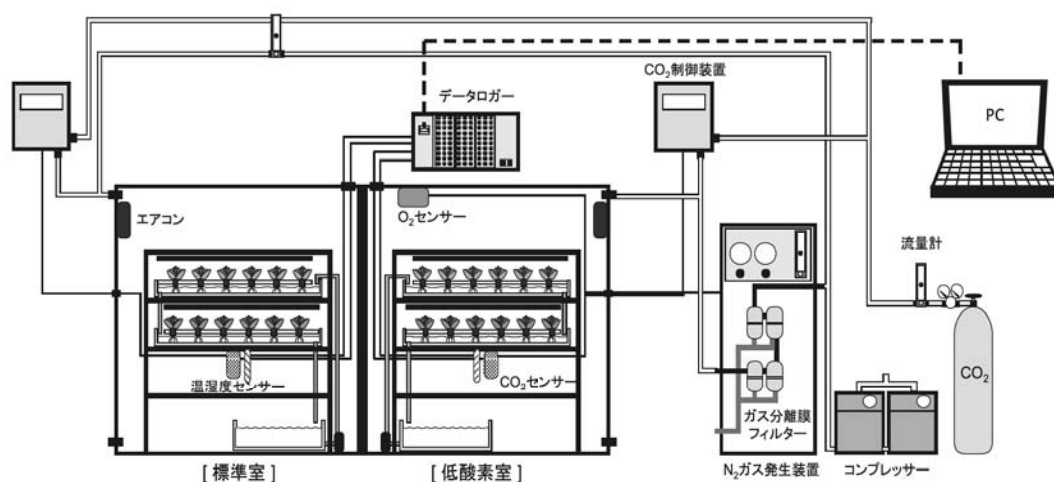


図 1. グロースチャンバー。二重線はガス流路，細線はセンサーケーブル，点線は LAN ケーブルを示す。

を分離することのできる膜分離フィルター (NM-410A, Ube Ind) を備えた,  $N_2$  ガス発生装置を用いることで  $O_2$  濃度を長期間安定的に制御した.  $N_2$  ガス発生装置はタイマーにて ON/OFF 制御が可能である.

各室には  $CO_2$  (TR 9294, Air Test), 室温 (T型熱電対), 相対湿度 (HMP45D, Vaisala) センサーが備えられており, 低  $O_2$  室には  $O_2$  センサー (FCX-MVL-F, Fujikura) も備えられている. これらの環境データはデータロガー (DA-100, Yokogawa) に10秒間毎に集積され, コンピュータにてモニタリングした. なお, 低  $O_2$  は人体にも影響を与えるため, 安全を考慮し, 低  $O_2$  室のドアは  $O_2$  濃度18%以下では自動ロックが掛かるように設計されている.

### 3. 栽培方法

栽培実験にはハウレンソウとレッドリーフレタス (*Lactuca sativa* L. var. *crispa*) の2種を用いた. ハウレンソウの育苗は上記のガス交換速度の測定と同様に行った. 播種から14日後, 苗を育苗用の栽培棚に移植し, 栽培実験まで7日間液肥を用いて育苗した. 育苗棚の温度は21°C, PFDは赤青LEDを用いて $250\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とした. レッドリーフレタスは, ウレタンキューブに播種し, 人工気象器内で水で7日間, 続いて液肥で7日間栽培した. 人工気象器内の栽培環境はハウレンソウと同様であった. 播種から14日後, 苗を育苗用の栽培棚に移植し, 栽培実験まで14日間液肥を用いて育苗した. 育苗棚の温度は21°C, PFDは蛍光灯を用いて $250\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とした.

低  $O_2$  かつ高  $CO_2$  環境下での14日間の栽培処理を行った. 上記の方法で栽培したハウレンソウとリーフレタスを, 各処理区24, 40個体ずつ移植し栽培を開始した. 低  $O_2$  室の  $O_2$  濃度は

3% (低  $O_2$  区), 標準室の  $O_2$  濃度は21% (標準区) とした. 両室とも  $CO_2$  濃度は $1,500\mu\text{mol mol}^{-1}$ , 室温は21°C, PFDは $250\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とした. 明暗期はそれぞれ12時間 (明期 6:00~18:00) で行った. 低  $O_2$  処理は明期のみ行い, 暗期開始の18:00には  $N_2$  ガス発生装置は停止させた. しかしながら,  $O_2$  濃度を3%まで再度低下させるのに約3時間かかることから,  $N_2$  ガス発生装置の始動時間は明期開始3時間前 (3:00) とした.  $CO_2$  制御装置, 養液循環ポンプ, 養液エアレーションも明期の間のみ稼働させた.

### 3. ガス交換速度測定および生育調査

14日間の処理終了後, 各処理区から平均的な1個体を選び, 携帯型光合成測定装置 (LI-6400-40LCF, Li-Cor) を用いてガス交換速度およびクロロフィル蛍光の測定を行った. 測定に使用する葉面積は $2\text{cm}^2$ であった. Light curve の測定を3%および21%の  $O_2$  濃度で行い,  $CO_2$  濃度は $1,500\mu\text{mol mol}^{-1}$ , 温度は21°C, 湿度は露点発生装置 (LI-610, Li-Cor) を用いて60~70%で制御した. また, ハウレンソウは  $CO_2$  濃度 $400\mu\text{mol mol}^{-1}$ での測定も行った.

14日間の処理終了後, ハウレンソウとリーフレタスの各処理区から6個体と8個体をそれぞれ収穫し生育調査に用いた. 各個体を地上部と地下部に分け, 葉数, 葉面積, 新鮮重の測定を行った. 地上部と地下部は80°Cの乾燥機内で3日間乾燥させた後, 乾物重の測定を行った. 乾物重の測定後, サンプルを粉碎し, 粉末サンプル25mgをNCアナライザー (NC-90A, Shimadzu) を用いて全窒素・炭素含有量の測定に供試した. 結果は, Mann-Whitney U test により5%水準で有意差検定を行った.

## 結果および考察

### 1. 低 O<sub>2</sub> 濃度の短期処理におけるホウレンソウのガス交換速度

2% O<sub>2</sub> で測定したホウレンソウの光合成速度は21% O<sub>2</sub> で測定した値に比べ有意に高まっていた (図 2)。2% および21% O<sub>2</sub> の光飽和点はともに1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  よりも高い値であったが、本実験における光合成の最大速度は2% O<sub>2</sub> が27.0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、21% O<sub>2</sub> が19.8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と2% O<sub>2</sub> が高かった。低 O<sub>2</sub> 条件下で

C<sub>3</sub> 植物の光合成速度が高まることはすでに知られている (Forrester *et al.*, 1966)。これは、Rubisco のオキシゲネーション反応を始点とする光呼吸系が抑制されることで、光呼吸系での炭素の放出およびエネルギーの消費が抑えられたことにより、炭素固定効率が高まるためである。本研究においても、低 O<sub>2</sub> 条件下でホウレンソウの光合成速度が高まったことから、既報の結果と一致する。

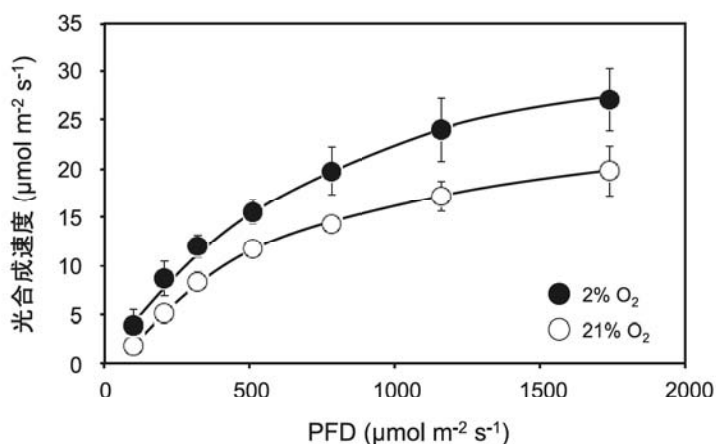


図 2. 短期的な 2% O<sub>2</sub> 処理がホウレンソウの光合成速度 (Light curve) に与える影響。バーは標準偏差を示す。

### 2. 低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 環境下で長期間栽培した葉野菜の光合成特性

長期間低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 環境下で光呼吸を抑制した。その結果、1,500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> では、いずれの植物および処理区においても光合成速度に差は認められなかった (図 3)。一方、400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> では、低 O<sub>2</sub> 区が標準区に比べ光合成速度が低下する傾向が認められた。光呼吸は高 CO<sub>2</sub> 環境下でも抑制されることが知られている。そのため、1,500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> 条

件で測定した場合、O<sub>2</sub> 濃度に関わらず光呼吸が抑制されているため、光合成速度に差が生じにくかったと推察される。

一方、400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> では CO<sub>2</sub> 濃度による光呼吸の抑制は生じておらず、O<sub>2</sub> 濃度による影響を強く受けていたと言える。実際に、低 O<sub>2</sub> 区、標準区ともに 3% O<sub>2</sub> で測定した光合成速度が21% O<sub>2</sub> よりも高くなる傾向を示し、光呼吸が抑制されていたと推察された。しかしながら、興味深い点として、低 O<sub>2</sub> 区のホウレン

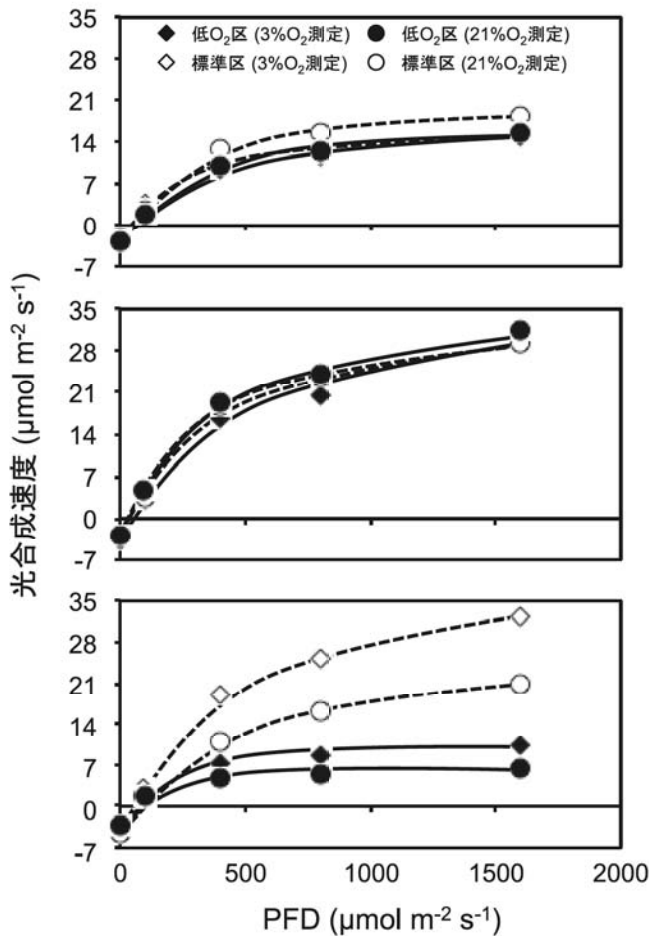


図3. 低O<sub>2</sub>かつ高CO<sub>2</sub>環境で栽培されたリーフレタスとホウレンソウの光強度の変化に対する光合成速度反応.

上図：リーフレタス (CO<sub>2</sub>濃度1,500 μmol mol<sup>-1</sup>), 中図：ホウレンソウ (CO<sub>2</sub>濃度1,500 μmol mol<sup>-1</sup>),

下図：ホウレンソウ (CO<sub>2</sub>濃度400 μmol mol<sup>-1</sup>).

ソウの光合成速度は標準区の光合成速度に比べ著しく低下していた。この要因として、まず暗呼吸の抑制が考えられる。本実験では、暗呼吸を抑制させないよう暗期にはN<sub>2</sub>ガス発生装置を停止していた。しかし、低O<sub>2</sub>室内のO<sub>2</sub>濃度は暗期には増加するものの最大で10%程度にとどまっており、暗期の暗呼吸は少なからず抑制され、その結果下記で示すような窒素の吸収に

影響が生じたと推察される。

気孔コンダクタンスはいずれの植物および処理区においてもPPFDに関わらず、ほぼ一定の値で推移した(図4)。一般的に、気孔コンダクタンスは弱光域ではPPFDに対し敏感に反応し、強光域で飽和する(Fukuzawa *et al.*, 2012)。本実験のように、気孔コンダクタンスがPPFDに反応しない原因は定かではないが、これまで

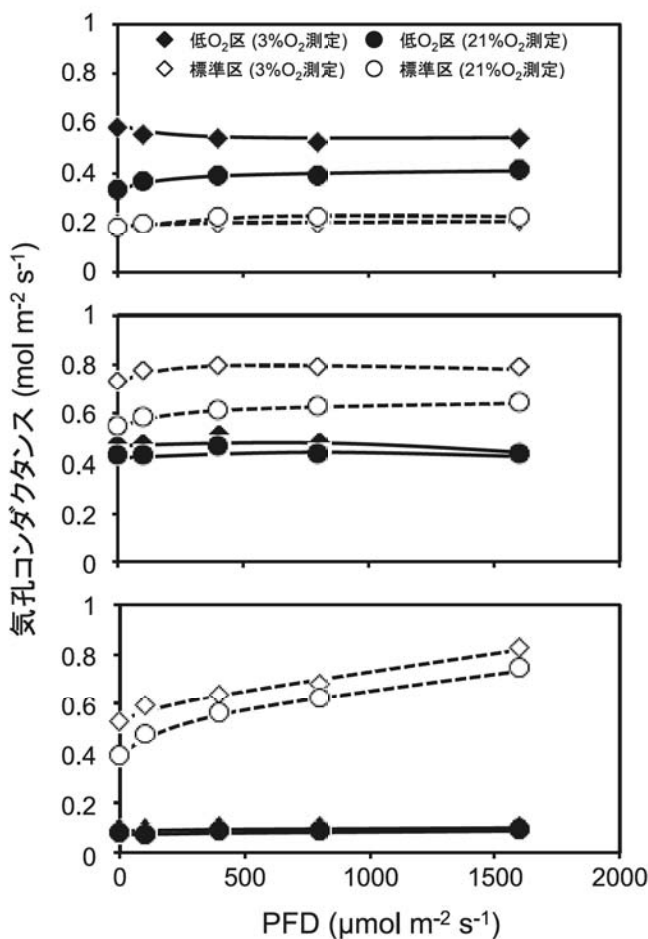


図4. 低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 環境で栽培されたリーフレタスとホウレンソウの光強度の変化に対する気孔コンダクタンス反応.

上図：リーフレタス (CO<sub>2</sub> 濃度1,500 μmol mol<sup>-1</sup>), 中図：ホウレンソウ (CO<sub>2</sub> 濃度1,500 μmol mol<sup>-1</sup>), 下図：ホウレンソウ (CO<sub>2</sub> 濃度400 μmol mol<sup>-1</sup>).

琉球大学で行った実験により、植物工場で栽培した野菜では本実験と同様の気孔コンダクタンスの結果が度々認められている (未発表)。このことから、植物工場のような水、光、CO<sub>2</sub> が潤沢にある環境下で栽培することが影響していると推察される。また、光合成速度と同様に、400 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> では低 O<sub>2</sub> 区が標準区に比べ、気孔コンダクタンスが低下していた。O<sub>2</sub>

濃度に対する気孔コンダクタンスの反応に関する知見はほとんどない。今後、詳細に調べる必要がある。

光化学系IIの量子収率 (Φ PSII) は1,500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> では差は認められなかったが、400 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> では低 O<sub>2</sub> 区が標準区に比べ低くなる傾向が認められた (図5)。この結果から、低 O<sub>2</sub> 区では光傷害を受けていた可能性が

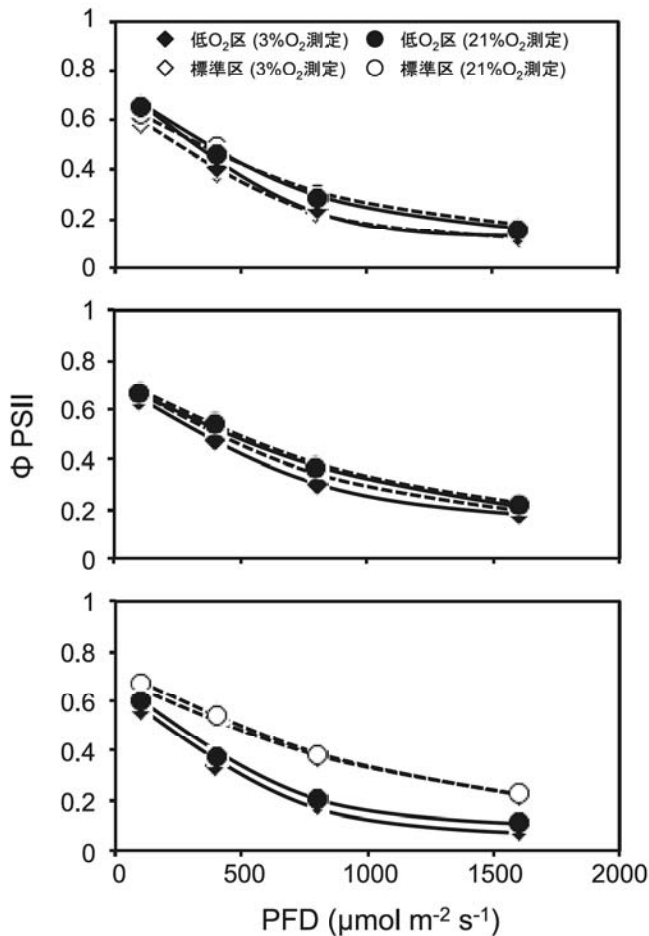


図5. 低  $\text{O}_2$  かつ高  $\text{CO}_2$  環境で栽培されたリーフレタスとホウレンソウの光強度の変化に対する PSII の量子収率 ( $\Phi$  PSII) 反応.

上図：リーフレタス ( $\text{CO}_2$  濃度  $1,500 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 中図：ホウレンソウ ( $\text{CO}_2$  濃度  $1,500 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ),

下図：ホウレンソウ ( $\text{CO}_2$  濃度  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ).

示唆された。Clarke と Johnson (2001) は低  $\text{O}_2$  条件下での  $\Phi$  PSII の低下を報告している。 $\Phi$  PSII は下記の式により計算される。

$$\Phi \text{ PSII} = qP \cdot Fv'/Fm' \quad (1)$$

$qP$  (Photochemical quenching) は光化学系II から光合成および光呼吸へ流れた電子の割合、

$Fv'/Fm'$  は測定光照射時における光化学系IIの量子収率を示している。この式から、 $\Phi$  PSII の低下の要因は  $qP$  の低下つまり光化学系II以降の抑制によるか、 $Fv'/Fm'$  の低下つまり光化学系II自体の抑制によるものかを推測することができる。その結果、 $qP$ 、 $Fv'/Fm'$  とともに低  $\text{O}_2$  区が標準区に比べ低くなる傾向が認められ、電子伝達系だけでなく、それ以降の光合成や光呼



吸の代謝が低下していることが示唆された (図 6)。しかし、本実験ではこれ以上の詳細な検証は行っていないため、傷害の生じている過程やその要因に関しては明らかでない。光呼吸系の役割や存在意義については研究が進められているところではあるが、役割の一つとして強光環境下のような過剰なエネルギーが発生する状況において、そのエネルギーを消費し光傷害を緩和する役割が指摘されている (Kozaki と

Takeba, 1996)。このことから、光傷害が光合成を阻害していることが考えられる。

### 3. 低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 環境下で長期間栽培した葉野菜の生育および炭素・窒素含有量

ホウレンソウ、リーフレタスともに低 O<sub>2</sub> 環境下で栽培した植物体の葉面積は標準区の葉面積に比べ有意に低下していた (表 1)。また、ホウレンソウでは低 O<sub>2</sub> 区の新鮮重も標準区に

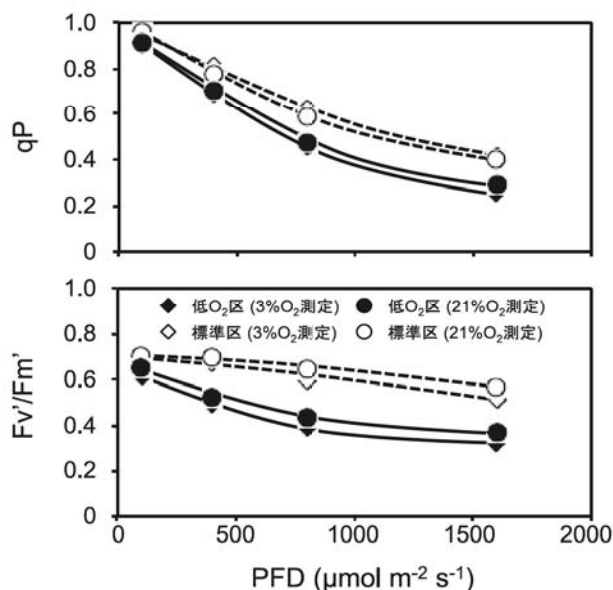


図 6. 低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 環境で栽培されたリーフレタスとホウレンソウの CO<sub>2</sub> 濃度 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  測定時における光強度の変化に対する Photochemical quenching (qP, 上図) および測定光照射時における光化学系IIの量子収率 (Fv/Fm', 下図)。

表 1. 14日間の低 O<sub>2</sub> かつ高 CO<sub>2</sub> 処理がホウレンソウおよびリーフレタスの生育に与える影響。

作目	処理区	葉数 (枚 plant <sup>-1</sup> )	葉面積 (cm <sup>2</sup> plant <sup>-1</sup> )	新鮮重 (g plant <sup>-1</sup> )	葉乾物重 (g plant <sup>-1</sup> )	根乾物重 (g plant <sup>-1</sup> )	SLA (cm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )
ホウレンソウ (n=6)	低O <sub>2</sub> 区	16.3	155.7	11.3	1.62	0.27	0.10
	標準区	17.8	390.8**	31.3**	2.05	0.50	0.20**
リーフレタス (n=8)	低O <sub>2</sub> 区	17.4**	395.8	20.0	0.98	0.21	0.43
	標準区	13.3	476.5*	23.3	0.84	0.20	0.57*

\*, \*\*は 5, 1%水準で有意差を示す。(MWU test)

比べ有意に低下しており、生育が抑制されていた。一方、リーフレタスの葉数は低  $O_2$  区が標準区に比べ有意に多かった。これは、低  $O_2$  区では未発達の葉が多く存在していたためである。一方、葉および根乾物重は両植物とも処理区間に差は認められなかった。葉面積に差がある一方、葉乾物重に差がなかった結果から、比葉面積 (SLA) は低  $O_2$  区が標準区に比べ有意に低くなった。SLA は葉の厚さの指標となることから、低  $O_2$  区では葉が厚くなっていることが示唆された。

低  $O_2$  環境下で栽培した植物における葉面積展開の低下は、複数の研究者が  $C_3$  植物を用いた実験により指摘している (福山ら, 1974ab, 1975; 武田ら, 1978; Iwabuchi *et al.*, 1996)。また、武田ら (1978) は  $C_4$  植物を用いた実験

においても、 $C_3$  植物と同様に葉面積展開の低下が認められることを示した。そして  $C_4$  植物は  $C_3$  植物とは異なり、 $C_4$  回路により維管束小細胞内の  $CO_2$  の濃縮を行うことにより光呼吸を抑制することから、葉面積展開の低下は光呼吸に関係なく生じると結論付けている。

次に、単位葉面積あたりの窒素含有量および炭素含有量の結果では、窒素含有量では処理区間に差は認められなかったが、炭素含有量は両植物ともに低  $O_2$  区が有意に高い値を示した (図7)。Priestly ら (1988) も低  $O_2$  による葉面積の低下と、同時に可溶性糖の多糖類への変換比率を低下させている点を指摘している。このことから、低  $O_2$  葉内には糖が蓄積している可能性が考えられる。また、単位乾物重あたりの窒素含有量は両植物体とも低  $O_2$  区が有意に低

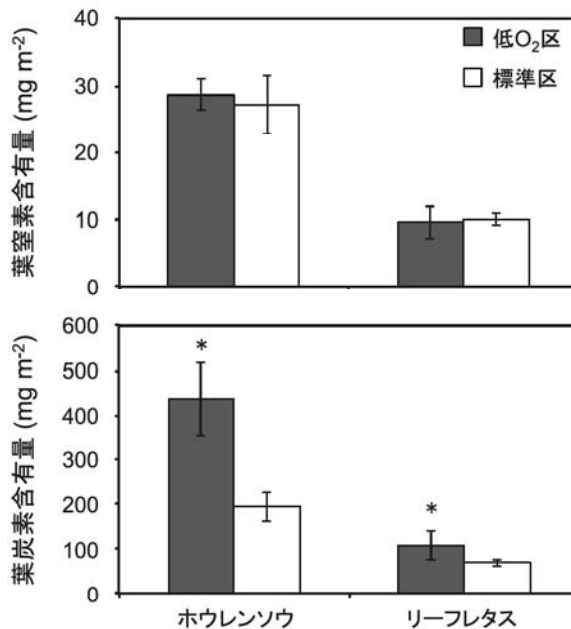


図7. 14日間の低  $O_2$  かつ高  $CO_2$  処理がハウレンソウ (n=6) およびリーフレタス (n=8) 葉の窒素、炭素含有量に与える影響。

バーは標準偏差を示す。\*は5%水準で有意差を示す。(MWU test)

い値を示しており、窒素吸収の阻害が示唆された（データ略）。窒素吸収が阻害されると葉の厚化が生じることが知られている（Larcher, 2003）。窒素吸収には他の養分吸収と同様にエネルギーが必要であり、そのエネルギーは暗呼吸に依存している。このことから、低 O<sub>2</sub> による暗呼吸の低下が窒素吸収を阻害し、葉の厚化が生じたと推察される。

## 謝 辞

本研究は沖縄振興特別推進交付金の一部により行われた。本研究を取り纏めるにあたり多くの助言を下された鹿児島大学農学部 山本雅史准教授、鹿児島大学大学院連合農学研究科 J. Thanankorn 氏、渡邊健太 氏に厚く御礼申し上げます。

## Abstract

The number of completely closed-type plant factories has been growing remarkably in Japan. CO<sub>2</sub> enrichment is a common method for increasing the net photosynthesis in such closed plant factories. The responses of leaf photosynthesis to O<sub>2</sub> concentration in C<sub>3</sub> plants have also been recognized as an important environmental factor regulating photosynthesis. In this study, firstly, we measured photosynthetic responses to acute change of O<sub>2</sub> concentration in spinach and confirmed that the photosynthetic rate was enhanced by short-term exposure to low O<sub>2</sub> concentrations. Next, a new growth chamber was developed in order to determine the effects of long-term exposure to low O<sub>2</sub> and high CO<sub>2</sub> conditions on growth rate and photosynthesis in leaf lettuce and spinach. Leaf area and specific leaf area of plants grown at 3 % O<sub>2</sub>

were significantly lower than those of plants grown at 21 % O<sub>2</sub> in leaf lettuce and spinach. Moreover, total nitrogen content of plants grown at 3 % O<sub>2</sub> was significantly lower than that of plants grown at 21 % O<sub>2</sub>. From the present results, it is thought that the decrease in growth rate was caused by a decrease in nitrogen accumulation related to dark respiration.

## 引用・参考文献

- Clarke, J.E. and G.N. Johnson 2001. In vivo temperature dependence of cyclic and pseudocyclic electron transport in barley. *Planta* 212: 808-816.
- Forrester, M.L., G. Krotkov and C.D. Nelson 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. *Plant Physiol.* 41: 422-427.
- 福山正隆・武田友四郎・谷山鉄郎 1974 a. 酸素濃度が作物の光合成および生育におよぼす影響. 第1報 数種の生育温度下での小麦と水稻の生育におよぼす酸素濃度の影響. *日作紀* 43(2): 267-277.
- 福山正隆・武田友四郎・前田均 1974 b. 酸素濃度が作物の光合成および生育におよぼす影響. 第2報 光呼吸制御と葉面積展開との関係. *日作紀* 43(3): 453-461.
- 福山正隆・武田友四郎・大城正市 1975. 酸素濃度が作物の光合成および生育におよぼす影響. 第3報 長期間の低酸素濃度処理が大麦の生育におよぼす影響. *日作紀* 44(1): 1-6.
- Fukuzawa, Y., J. Tominaga, K. Akashi, S. Yabuta, M. Ueno and Y. Kawamitsu 2012. Photosynthetic gas exchange characteristics in *Jatropha curcas* L.. *Plant Biotechnology*

- 29: 155-162.
- He, C., F.T. Davies Jr and R.E. Lacey 2007. Separating the effects of hypobaric and hypoxia on lettuce: growth and gas exchange. *Physiol. Plant.* 131: 226-240.
- Iwabuchi, K., E. Goto and T. Takakura 1996. Germination and growth of spinach under hypobaric conditions. *Environ. Control in Biol.* 34: 169-178.
- 古在豊樹 2012. 人工光型植物工場. オーム社, 東京.
- Kozaki, A. and G. Takeba 1996. Photorespiration protects C<sub>3</sub> plants from photooxidation. *Nature* 384: 557-560.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology*, Ed. 4, Springer-Verlag, Berlin, pp 203.
- 農商工連携研究会 2009. 植物工場ワーキンググループ報告書. 経済産業省. <http://www.meti.go.jp/report/data/g90424aj.html>
- Priestley, C.A., K.J. Treharne and F. Lenz 1988. Effects of low oxygen on photosynthesis, translocation and growth in green pepper. *Ann. Bot.* 61: 159-167.
- Quebedeaux, B. and R.W.F. Hardy 1975. Reproductive growth and dry matter production of *Glycine max* (L.) Merr. in response to oxygen concentration. *Plant Physiol.* 55: 102-107.
- 武田友四郎・土屋幹夫・縣和一 1978. 酸素濃度が作物の光合成および生育におよぼす影響. 第4報 明期と暗期の低酸素濃度が水稻, ヒメタイヌビエの生育と葉面積拡大におよぼす影響. *日作紀* 47(2): 344-353.