

琉球大学学術リポジトリ

パイナップルの明期における気孔閉鎖を制御する 要因について

| | |
|-------|--|
| メタデータ | 言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): パイナップル, CAM型光合成, 気孔伝導度, 名期の開孔 キーワード (En): Pineapple, CAM type, Stomatal conductance, Stomatal opening at light period 作成者: 川満, 芳信, 重久, 利枝子, 福澤, 康典, 村山, 盛一, Kawamitsu, Yoshinobu, Shigehisa, Rieko, Fukuzawa, Yasunori, Murayama, Seiichi メールアドレス: 所属: |
| URL | http://hdl.handle.net/20.500.12000/3616 |

パイナップルの明期における気孔閉鎖を制御する要因について

川満芳信*・重久利枝子*・福澤康典*・村山盛一*

Yoshinobu KAWAMITSU, Rieko SHIGEHISA, Yasunori FUKUZAWA
and Seiichi MURAYAMA : On the factors controlling
stomatal closure during light period in pineapple

キーワード：パイナップル, CAM 型光合成, 気孔伝導度, 明期の開孔
Key words : Pineapple, CAM type, Stomatal conductance, Stomatal
opening at light period.

Summary

In crassulacean acid metabolism (CAM) plants, the CO₂ balance is dependent on the malic acid accumulated in the dark period. Due to the CAM pathways in pineapple, the light use efficiency is low. It is, therefore, necessary to open the stomata further during light period in order to increase the total CO₂ balance. The present paper described that the effects of dark period length and CO₂ free air at Phase 1, stopping the nocturnal CO₂ fixation, on the diurnal changes in gas exchange rate and leaf conductance in pineapple plants. Outlines of the result are as follows;

The malic acid accumulation was almost equal to the control, even if the dark period was shortened. There was no relation between the malic acid accumulation in the dark period and the Phase-3 length and elimination of malic acid and stomatal opening in the light period (e.g. the beginning of the gas exchange at late afternoon). That is to say, the stomatal opening did not occur at Phase 4, even if the low internal CO₂ concentration occurred. Dark period shortening and CO₂-free air treatment increased the stomatal conductance in dark period and decreased the malic acid accumulation, resulting the inhibition of stomatal opening at Phase 4. Leaf water potential and osmotic potential decreased when the malic acid content increased. The CO₂ uptake in light period increased under the long day conditions, however, the total CO₂ balance slightly increased. If the light period extended more, C₄ cycle which forms the malic acid becomes active in Phase 4 and the increased CO₂ balance could not be expected.

はじめに

パイナップルは、暗期に気孔を開いてCO₂を吸収し明期は気孔を閉じたまま光合成を遂行するユニークなCAM型光合成植物に属する(川満ら, 1989, 1995, 1999, 2001; 野瀬, 1979, 1986, 1992).

* 琉球大学農学部生物生産学科

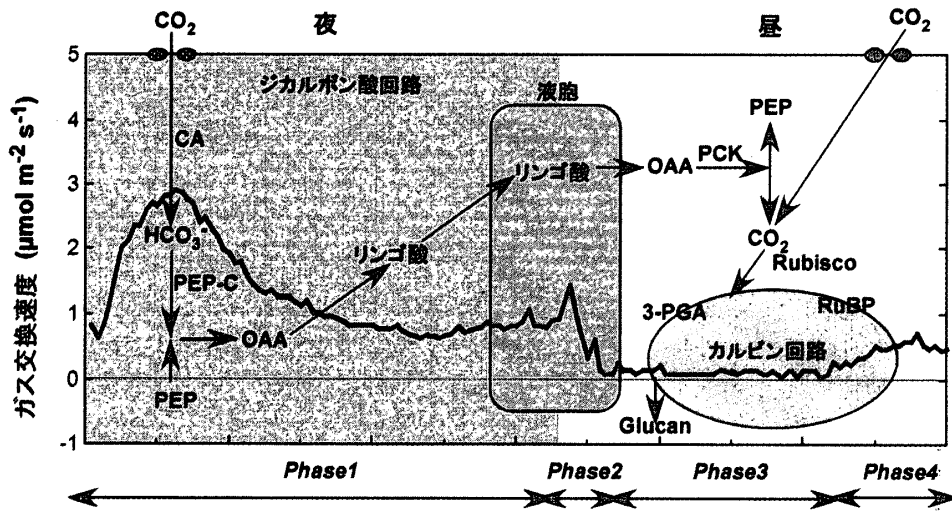


図1. パインアップルのガス交換速度の日変化と炭素代謝経路の模式図.

このCAM植物のガス代謝はCO₂吸収の日変化を基礎に4つのフェーズ (Phase) に分けることができる (図1) (Osmond, 1978). CAM植物のCO₂固定は、暗期ではPEPカルボキシラーゼ (PEPCase) が、明期ではRubiscoが主に機能し完結している (Kluge and Ting, 1993; Winter and Smith, 1996). このような特異的な代謝のため明期の蒸散が著しく抑えられ、その結果、水利用率は他の植物に比べ極めて高いという特徴がある。その反面、明期では太陽エネルギーは十分にあるものの外気からのCO₂供給が制限され光合成速度は暗期に生成されるリンゴ酸の蓄積量に依存し、タイムラグも加わり総CO₂収量はC₃植物の1/5程度である。亜熱帯、熱帯で栽培されるパインアップルはCAM型植物の代表作物であるが、植付けから収穫までの栽培期間が長いという欠点がある (川満ら, 2001).

CAM型植物が明期に気孔を閉鎖する要因として、暗期に蓄積されたリンゴ酸から脱炭酸されたCO₂濃度と関連があると言われる (Ting, 1987). 特に、明期後半にリンゴ酸含量が低下し葉内CO₂濃度が不足すると気孔を開き、外部から直接吸収することからも推察できる。明期において更に気孔開度高めCO₂固定が促進されれば総CO₂収量は増大すると予想される。

本報では、葉のリンゴ酸蓄積量に変化を与え、ガス交換速度、葉内CO₂濃度、気孔伝導度を調べ、明期における気孔開度を制御している要因を検討した。

材料及び方法

供試材料は、パインアップル (*Ananas comosus* L. Merr. cv. Smooth cayenne) 系統 N67-10 を用いた。農学部ハウス内で栽培した母木からえい芽苗を採取し、1997年10月12日に200倍の殺菌剤 (北興, ベンレートT) に2時間浸漬後、10ppmの発根促進剤 (塩野義, オキシベロン) に2時間浸漬した。その後、苗は国頭マージを詰めた1/2000aワグネルポットに植え付け、ビニールハウス内で生育させた。灌水は土壌の状態を観察しながら適宜行った。施肥は、植付け後2週間目から液体肥料を1週間ごとに1ポットあたり500mlずつ与えた。液肥の成分は9mM NH₄NO₃, 6mM K₂SO₄, 6mM CaCl₂, 2mM KH₂PO₄, 2mM MgSO₄ · 7H₂O, 25 μM H₃BO₃, 10 μM MnSO₄ · H₂O, 2 μM ZnSO₄ · 7H₂O, 0.5 μM CuSO₄ · 5H₂O, 0.5 μM H₂MoO₄, 0.1mM FeNa-EDTAであった。また、CO₂処理実験に供試したパインアップルは、沖縄県農業試験場名護支場パイン研究室から入手したえい芽苗を、

1998年6月5日に植付け、上記と同様の方法で生育させた。

ガス交換測定法

パインアップルのガス交換速度は通気式の同化箱法で測定した（川満, 1995, 1999, 2001）。パインアップルの地上部全体をグローブチャンバー内に設置し、日長は陽光ランプ（東芝, D-400）を自動調節し、光強度は $400\text{-}500\ \mu\text{mol quanta m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ に設定した。また、グローブチャンバー内における夜/昼温は、クールラインによって、同化箱内温度はクールニクスによって温度調節した水を内部に設置したラジエーター間を循環させることによって制御した。ガス交換速度は完全展開したD葉を対象に行った。空気はコンプレッサーで外気を取り込み自然界と同じ CO_2 濃度に設定し、葉温はT型熱電対を用いて葉の裏側で測定した。また、ガス交換速度と同時に葉内 CO_2 濃度、気孔伝導度も計測した。

有機酸含量測定法

処理開始から3日後のガス交換測定した葉の先端から基部方向へ順に葉片（ $4\ \text{cm}^2$ ）を採取し、反応を停止させるために素早く液体窒素で固定した。試料の採取は、主に、各処理区とも暗期開始前、暗期終了前、明期開始から2、5、8時間後に行った。採取した試料は、水中で保存した抽出用緩衝液5 ml（200mM Bicine-KOH pH 8.2, 0.2mM EDTA, 0.5mM DTT, 2mM ヨード酢酸, 50mg Polyethylene Glycol 2000）に0.2 g 海砂, 0.03 g PVP (Polyvinylpyrrolidone) を加え、乳鉢で素早く磨砕した。その後、ミラクロス (Calbiochem 社) で濾過し、3.5mlに0.5% HClO_4 を1 ml加え冷凍保存（ -40°C ）し、抽出液とした。測定当日、抽出液を解凍し、3000rpmで10分間遠心分離した後に、上澄み液をメンブレンフィルター（孔径0.45mm）で濾過し、高速クロマトグラフィー（島津, SIL-10A, CDD-6A, ポンプ LC-10A, SCR-102H）を用いて定量した。

水ポテンシャル測定法

有機酸含量測定用に採取した葉とほぼ同じ位置からカッターナイフで葉片（ $4\ \text{cm}^2$ ）を切り取り、アイソピエスティックサイクロメーターで測定した（Boyer, 1995 ; Kawamitsu et al., 2000 ; Tang et al., 2002）。試料の採取は Phase-1 の影響が考えられる7:00, Phase-3 の影響が見られる12:00, Phase-4 の影響が見られる17:00に行った。

浸透ポテンシャルの測定法

水ポテンシャル用ディスクを打ち抜いた箇所近傍から葉片（ $2\ \text{cm}^2$ ）を採取し、針先にゴム栓をした1 mlシリンダーに封入後、 -40°C で冷凍保存した。その後、測定時に解凍し、シリンジから直接葉汁を絞り出してサイクロメーターで測定した（Boyer, 1995）。

結 果

予備実験として、パインアップルの順化に要する時間を見るため、通常条件下で6日間測定した後、暗期7時間処理条件で5日間測定し、ガス交換速度と気孔伝導度の変化を検討した。その結果、供試材料をチャンバーに設置し、測定を開始してから3日後には、ガス交換速度、気孔伝導度ともに安定した（図2）。また、暗期を7時間処理へ移行した場合でも同じ結果となった。これより環境条件を変化させて3日目には安定した日変化リズムに達することから、各処理は3日間行い、全ての測定は3日目に行った。また、図2より、パインアップルにおけるガス交換の日変化は典型的なCAM型である。

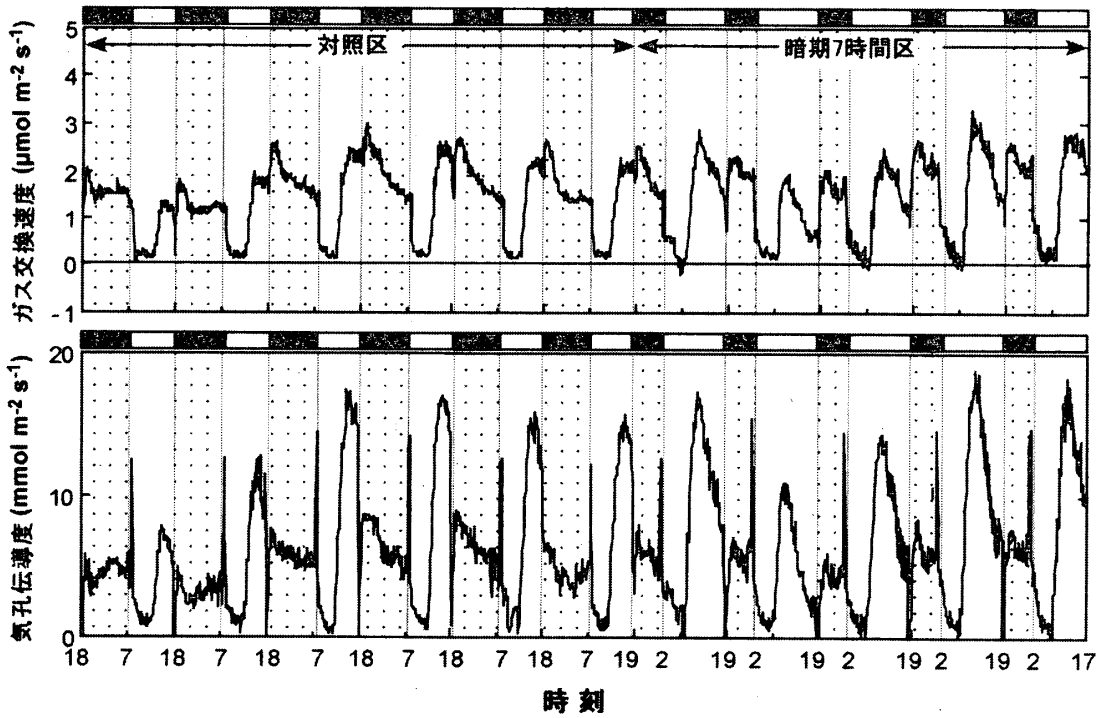


図2. 対照区から暗期7時間処理への変化がパイナップルのガス交換速度と気孔伝導度の日変化に与える影響。

対照区は暗期13時間，明期11時間，処理区は暗期7時間，明期17時間である。

測定は，対照区は6日間，処理区は5日間行った。各処理区とも暗期25℃，明期30℃とした。

長日処理によるリンゴ酸蓄積量とガス交換速度の関係

リンゴ酸の蓄積量との関連の深い明期の気孔開孔を促進させるため，リンゴ酸が蓄積される暗期の長さを短縮した。暗期を13時間から7時間に短縮すると，Phase 1のガス交換速度の最大値は対照区に比べて増加したが，総CO₂収量は逆に低下した(図3, 19)。暗期終了時におけるリンゴ酸蓄積量は対照区比べ低下したが，明期開始直後(Phase-2)に急激な増加を見せ，蓄積量の最大値は対照区とほぼ同じ値になった(図4)。これは，暗期3時間処理においても同様であり，暗期短縮によるリンゴ酸蓄積量の著しい低下は見られなかった。図4をみると，暗期短縮に伴う明期終了時

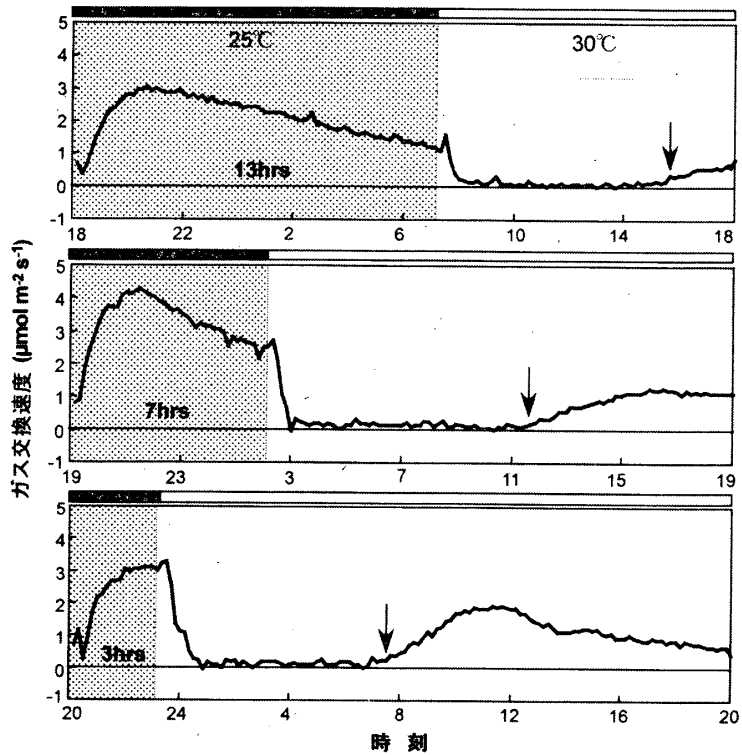


図3. 暗期の長さがパイナップルのガス交換速度の日変化に与える影響。気孔が開きCO₂吸収が開始されるPhase4は，明期開始後約8時間である(矢印)。

のリンゴ酸蓄積量が増加しており、明期後半ではカルビン回路よりもリンゴ酸を生成するC₄ジカルボン酸回路が活発に働いていると予想される。また、対照区、暗期7時間区では、リンゴ酸の消失時間と明期における開孔時間が一致しているものの暗期3時間区においては、リンゴ酸の消失を待たずに気孔が開き、両者は必ずしも関係しているとは言えない(図3)。対照区と比べて、暗期短縮に伴うCAM型光合成の日変化リズムは崩れず、暗期の存在がCAM型光合成に不可欠な要因と考えられる。暗期短縮の結果、リンゴ酸蓄積量の著しい変化は見られなかった。

暗期のCO₂-free処理に伴うリンゴ酸蓄積量とガス交換速度の関係

リンゴ酸合成の基質であるCO₂供給を停止し、暗期のリンゴ酸蓄積量に変化を与えガス交換との関係を検討した。

暗期13時間中、CO₂供給を10時間停止した場合の暗期におけるガス交換速度の最大値は対照区に比べて若干低下した(図5)。前述の暗期3時間区では、暗期のガス交換速度の最大値が増加したことから、対照区と同じ程度のリンゴ酸蓄積に要する時間があればガス交換は十分と考えられ(図5)、その様な場合でも、CAM型光合成の日変化リズムは維持されていた。一方、全暗期CO₂-freeにした場合はPhase-2はそのままで明期の開孔(Phase-4)は見られず、CAM型光合成の日変化パ

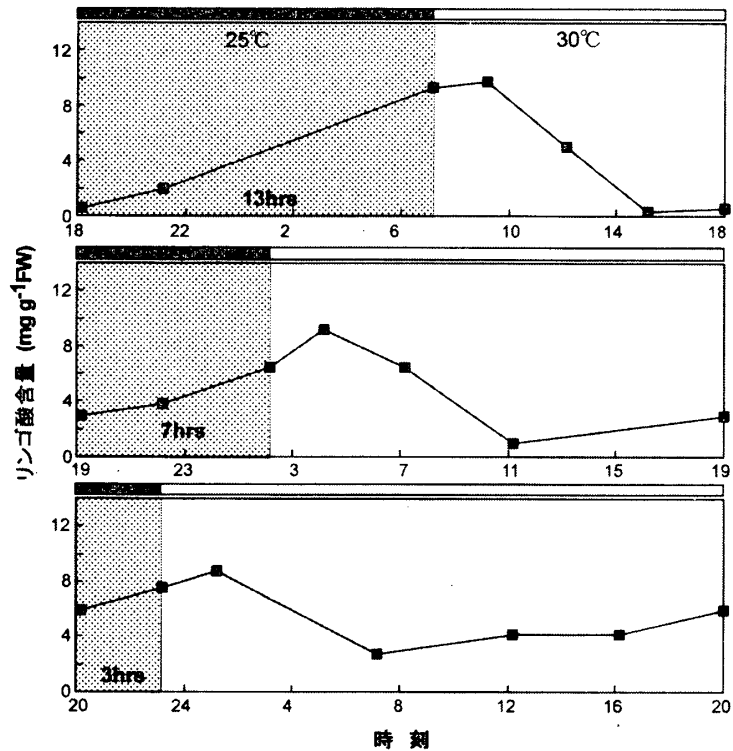


図4. 暗期の長さがパインアップルの葉のリンゴ酸含量の日変化に与える影響。

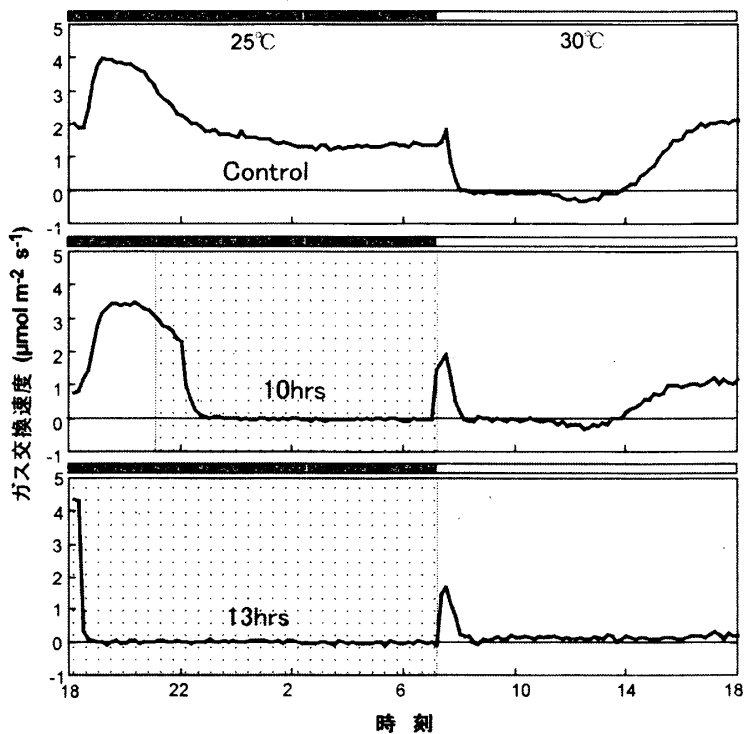


図5. 暗期において10時間および13時間CO₂-free状態にした場合のパインアップルのガス交換速度の日変化。明期のCO₂供給は対照区と同じ。

ターンは著しく崩れた (図5). 暗期10時間の CO₂-free 区におけるリンゴ酸蓄積量の最大値は対照区の約半分であったが, Phase-3 の長さに大きな変化はなかった (図5, 6). 全暗期 CO₂-free 区でのリンゴ酸蓄積量の最大値は対照区の約 1/5 まで減少した (図6). また, 対照区, 暗期10時間 CO₂-free 区では, リンゴ酸の消失と明期におけるガス交換の開始 (開孔) が一致しているものの全暗期 CO₂-free 区では, リンゴ酸蓄積量はゼロ付近まで低下しているにもかかわらず, Phase 4 の開孔は見られなかった (図6, 10). その他, CO₂-free 処理期間に伴うリンゴ酸蓄積の過程を比べると, CO₂-free を行っても明期終了時のリンゴ酸蓄積量に大きな変化はなく, リンゴ酸含量の不足に伴う明期のリンゴ酸蓄積への影響はないと判断される (図6).

以上, 暗期におけるリンゴ蓄積量と Phase-3 の長さ, リンゴ酸の消失と明期での気孔開孔には関連性がないと言える.

葉内 CO₂ 濃度とガス交換速度との関係

対照区および暗期7時間区は, 明期後半に葉内 CO₂ 濃度の低下に伴いガス交換が開始しているが, 暗期3時間区では, 午後4時頃葉内 CO₂ 濃度が低下してもガス交換は開始されなかった (図3, 7, 9). また, 暗期3時間区では, 対照区, 暗期7時間区と比べ, 葉内 CO₂ 濃度は明期開始直後に僅かに上昇したものの, 気孔が閉鎖してい

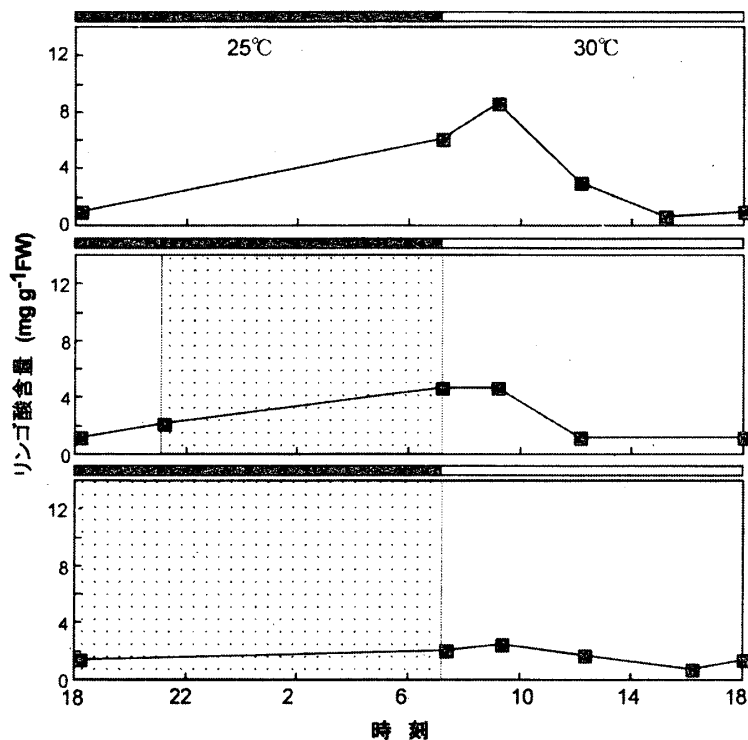


図6. 暗期における CO₂-free air の長さがパイナップルの葉のリンゴ酸含量に与える影響.

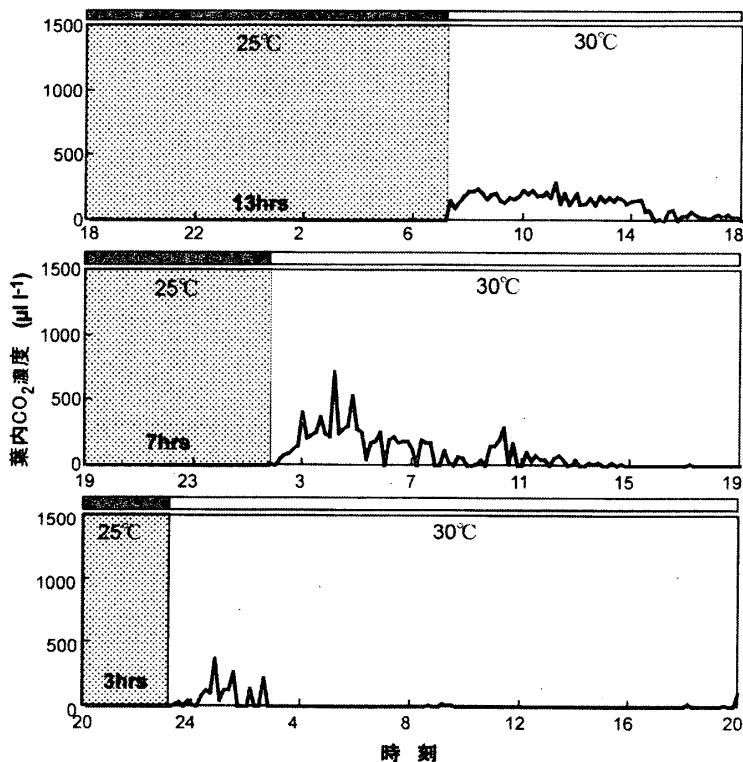


図7. 暗期の長さがパイナップルの葉内 CO₂ 濃度の日変化に与える影響.

る期間 (Phase-3) は他区とほぼ同じであった (図 3, 9)。

また, 全暗期 CO₂-free 区においても, 対照区, 暗期10時間 CO₂-free 区とは異なり, 葉内 CO₂ 濃度が低下した場合でも気孔開孔はみられなかった (図 5, 8, 10)。全暗期 CO₂-free 区の葉内 CO₂ 濃度は気孔伝導度の動きと全くリンクしていない (図 8, 10)。

以上より, リンゴ酸からの CO₂ 供給が減少し葉内 CO₂ 濃度が低下した場合でも, 明期では気孔開孔は見られなかった。

長日処理, CO₂-free 処理が気孔伝導度へ与える影響

全暗期 CO₂-free 区では Phase-4 が見られなかった (図 5)。長日区において, 暗期の気孔伝導度の最大値は明期が長くなると高くなり, また, 暗期10時間 CO₂-free 区は明期の長さは変化しないため CO₂ 供給が停止しても気孔伝導度の最大値は増加しなかった (図 9~10)。また, CO₂-free 条件下では対照区で見られた暗期後半の気孔伝導度の低下が無くなり, 全暗期 CO₂-free 区では対照区に比べ気孔伝導度の著しい増加がみられた。また, 両 CO₂-free 区とも対照区に比べて Phase-1 の気孔伝導度は高く, Phase-4 では逆に小さくなった (図 10)。そこで, Phase-1 と Phase-4 の気孔伝導度には関係があると予想し, 気孔伝導度を積分することで気孔開度を量的にとらえ種々検討した。その結果, 両者は逆相関の関係にあり, Phase-1 で値が高いほど

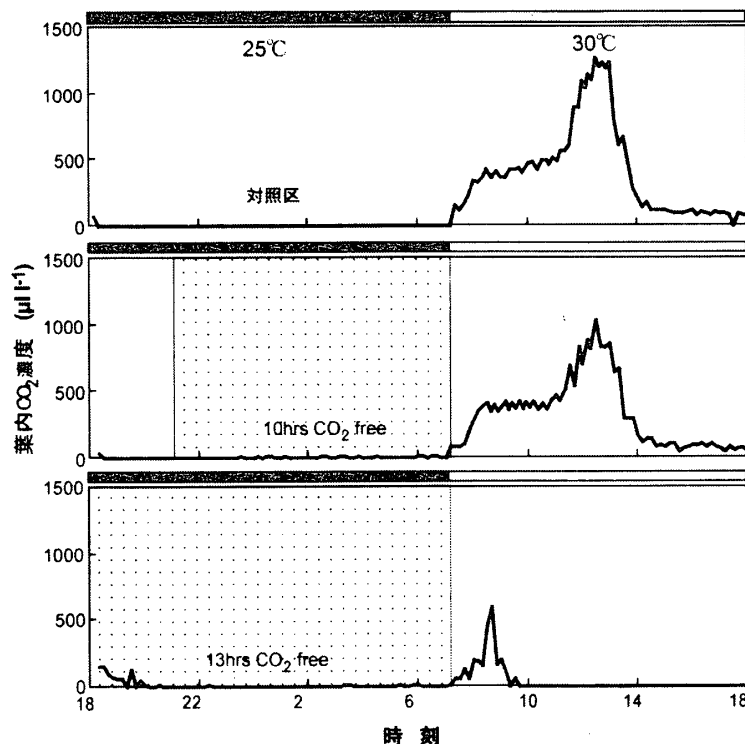


図 8. 暗期10時間および13時間 CO₂-free にした場合のパインアップルの葉内 CO₂ 濃度の日変化。

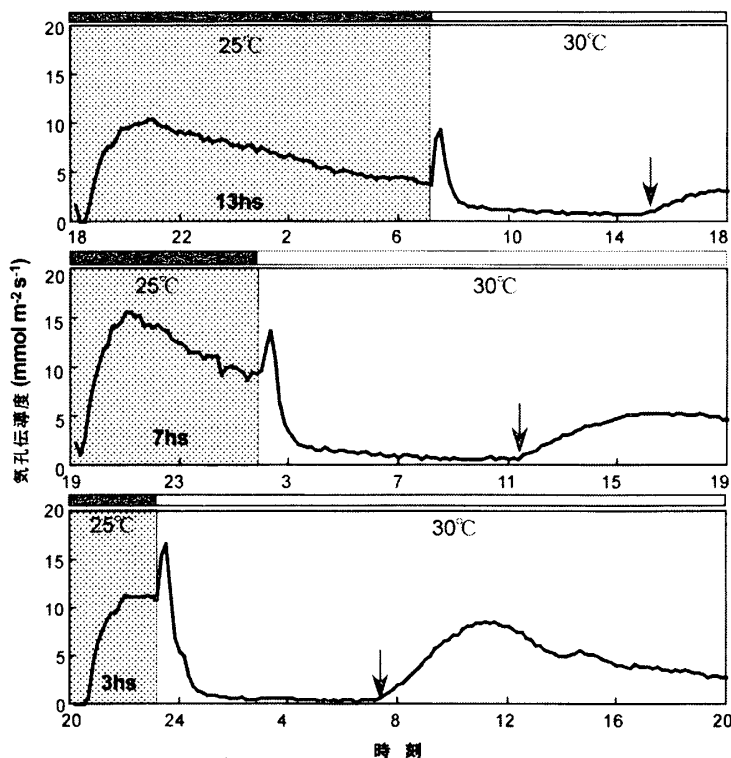


図 9. 暗期の長さがパインアップルの気孔伝導度の日変化に与える影響。気孔が開く時間は明期開始後約 8 時間である (矢印)。

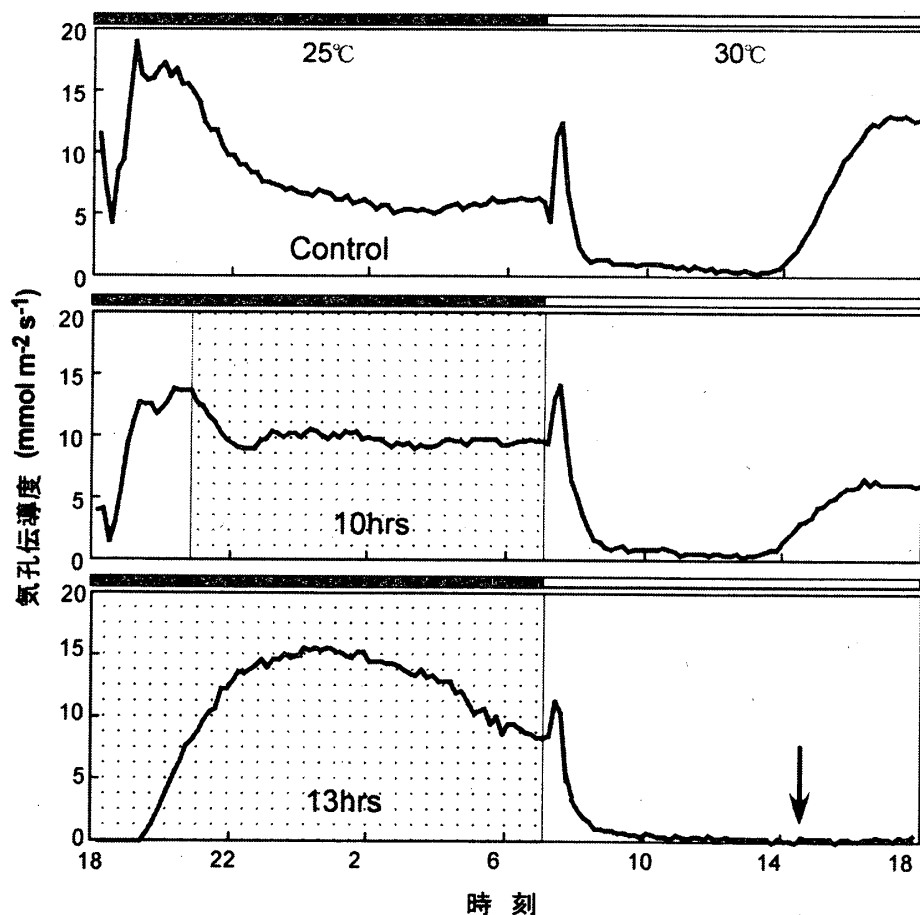


図10. 暗期10時間および全暗期 CO_2 -free にした場合のパイナップルの気孔伝導度の日変化. 全暗期 CO_2 -free 区は Phase 4 が消失した (矢印).

Phase-4 では気孔開孔が阻害されていることが分かった (図11). これは、暗期での気孔開孔の増大で葉の蒸散が促進され葉内の水分が失われることにより、暗期に比べ温度も高く更に蒸散要求量が高くなる明期には、葉内の水分を保持しようと気孔を閉じるためではないかとも考えられる.

昼夜温度が明期の気孔開閉に与える影響

明期と暗期の温度を 25°C に固定し、空気湿度の変化が無い状態で気孔反応を調べた. その結果、暗期13時間 CO_2 -free 区と同様、明期における顕著なガス交換速度の上昇は認められなかった (図12). また、明期の気孔伝導度や葉内 CO_2 濃度においても対照区とほぼ同様な結果となった (図13, 14). これらのことから、温度変化に伴う空気湿度

が気孔伝導度を与える影響は無いと考えられる. また、リンゴ酸蓄積量の日変化は全暗期 CO_2 -free 区と同様で、温度が明期におけるリンゴ酸蓄積に影響を与えるとは考え難い (図15).

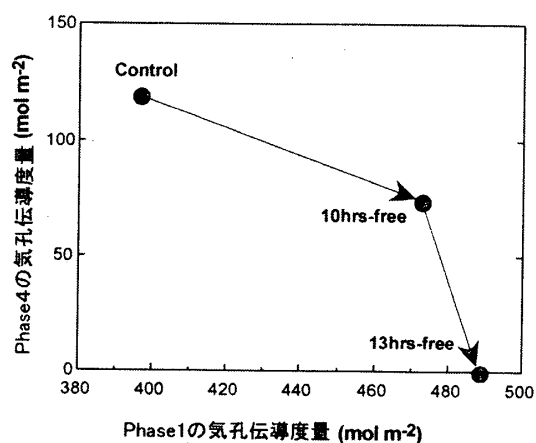


図11. 暗期の CO_2 -free air 処理区に伴うおける Phase 1 と Phase 4 の気孔伝導度量 (積分値) の関係.

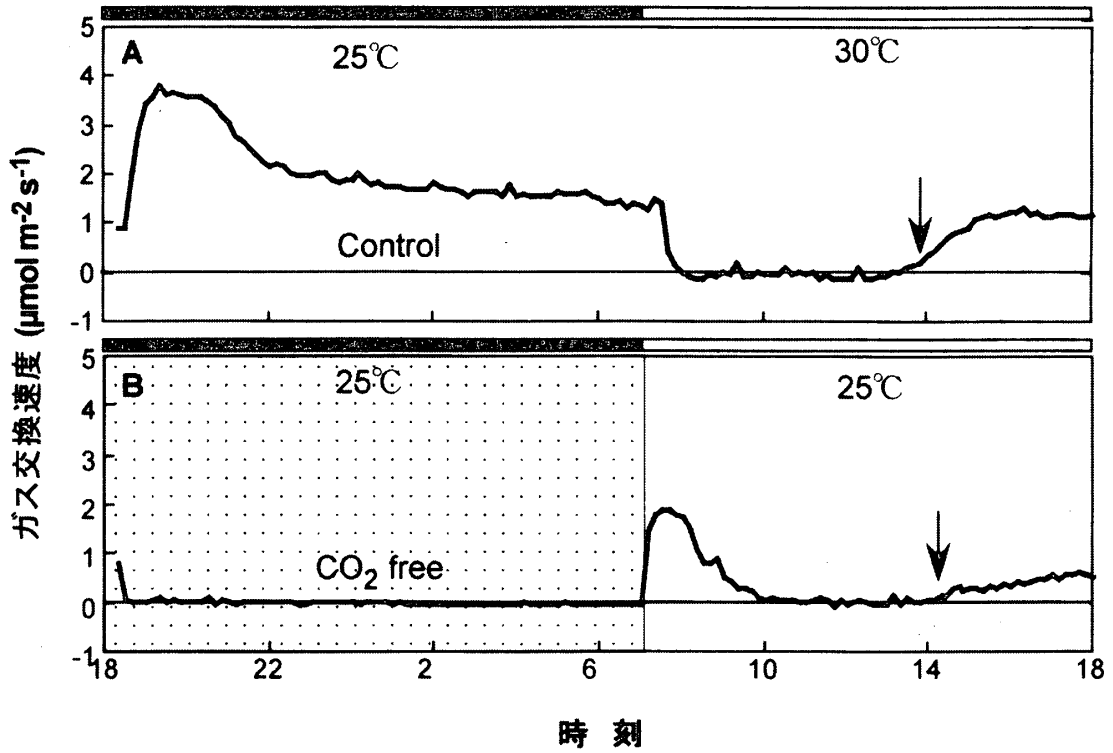


図12. 温度一定条件下で、全暗期 CO₂-free air にした場合のガス交換速度の日変化に与える影響. 暗期を CO₂-free にしても、Phase 4 の開始は変わらず、ガス交換速度は逆に小さくなった (矢印).

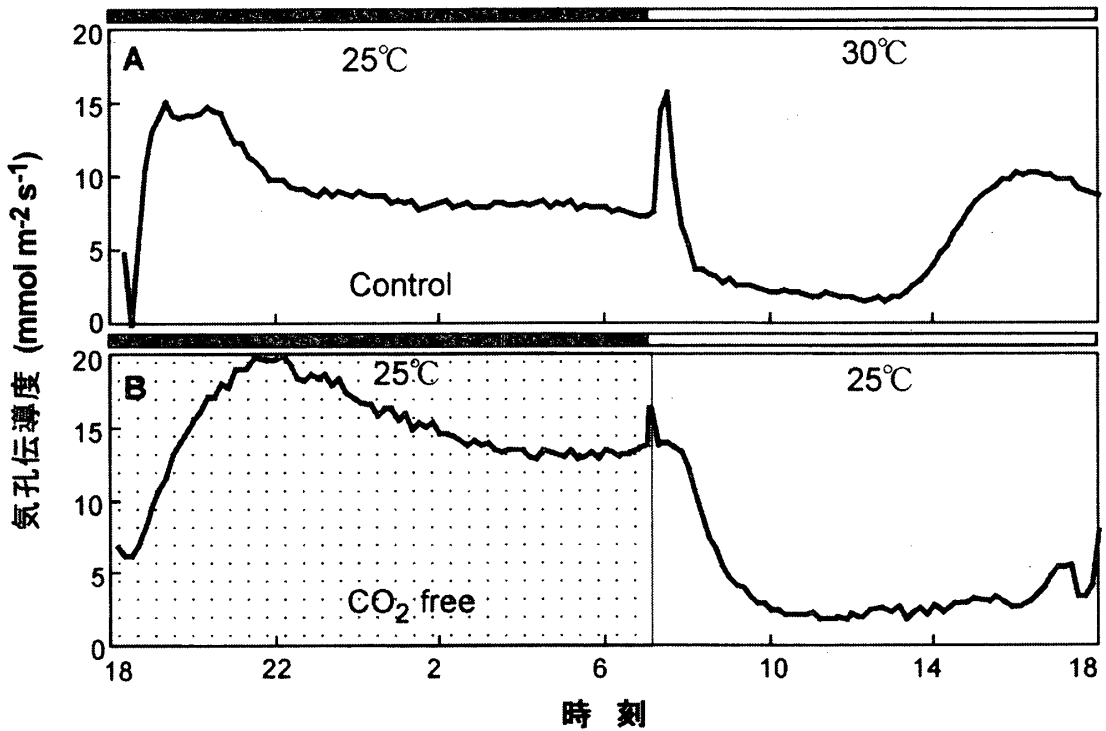


図13. 温度一定条件下で、暗期13時間を CO₂-free air にした場合の気孔伝導度の日変化に与える影響.

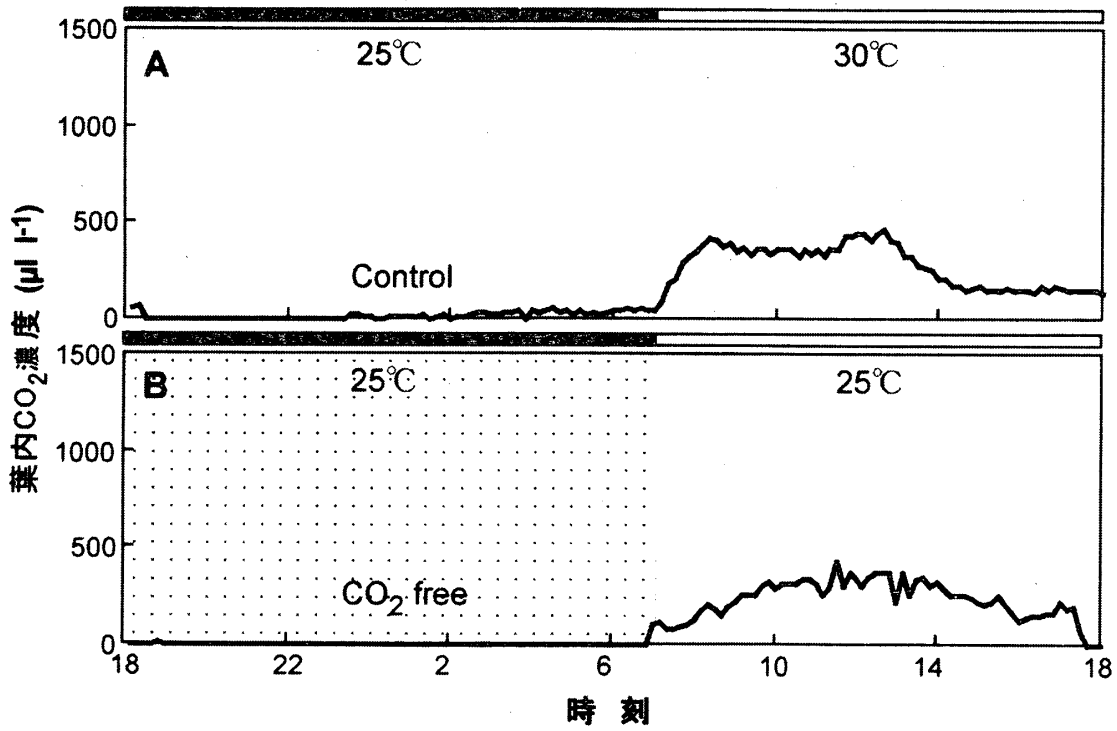


図14. 温度一定条件下で、全暗期をCO₂-free airにした場合の葉内CO₂濃度の日変化に与える影響.

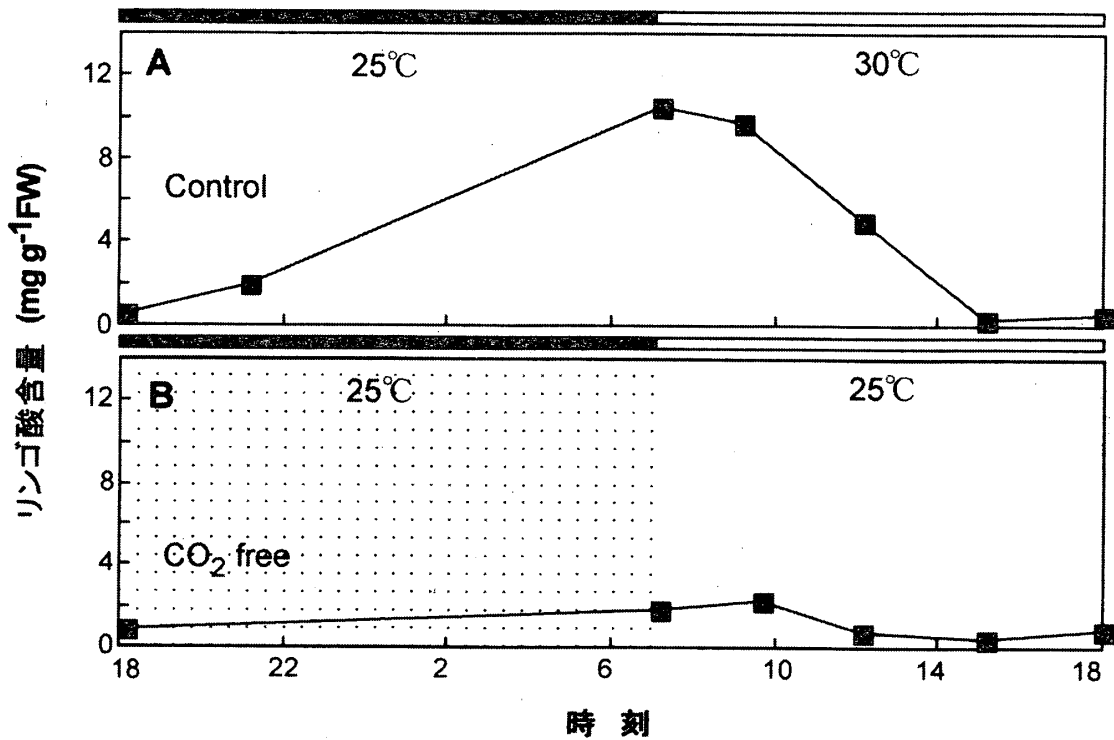


図15. 温度一定条件下で、全暗期をCO₂-free airにした場合のリンゴ酸含量の日変化に与える影響.

水ポテンシャルおよび浸透ポテンシャルと気孔との関係

暗期に気孔伝導度が増大した結果、葉内水分が低下し、水ストレスを経験すると予想し、対照区と各 CO₂-free 区の水ポテンシャルおよび浸透ポテンシャルを測定した。暗期10時間の CO₂-free 区に比べ Phase-1 の気孔伝導度は高く、その結果、全暗期 CO₂-free 区の方が水ポテンシャルは高かった (図16)。浸透ポテンシャルは、水ポテンシャルに比べ処理区間で大きな差は見られなかった (図16)。このことから、CAM 植物がストレス状態に陥ったとき細胞内ポテンシャルを一定に保つ機能が働いていると考えられる。CO₂-free 区と対照区を比べると、対照区は Phase-1 の気孔伝導度が低かったにもかかわらず、水ポテンシャルは低くなっていた。また、Phase-4 の水ポテンシャルは3処理区ともほぼ同じであり、対照区は Phase-1 から Phase-4 にかけて水ポテンシャルの回復が見られた。これは、Phase-4 のリンゴ酸含量が3処理区ともほぼ同じである事と関係していると考えられる。

気孔伝導度と水ポテンシャルとの間には有意な関係は認められず、水ポテンシャルが気孔伝導度に影響を与えているとは言えない (図17)。気孔伝導度と浸透ポテンシャルとの間には有意な関係はなく、浸透ポテンシャルが気孔伝導度に影響していると言い難い (図17)。Phase-1 の値を比べると対照区、暗期10時間 CO₂-free 区、全暗期 CO₂-free 区の順で気孔伝導度は高くなった (図17)。水ポテンシャルと同様に、Phase-4 の浸透ポテンシャルは3処理区ともほぼ同じであり、対照区は Phase-1 から Phase-4 までに回復が見られた (図16)。このように対照区が各 CO₂-free 区に比べ両ポテンシャルとも低い事や、Phase-1 から Phase-4 にかけてみられた回復がリンゴ酸蓄積量の変化に類似していることから、水ポテンシャルにはリンゴ酸蓄積量が影響していると考えられる。水ポテンシャルおよび浸透ポテ

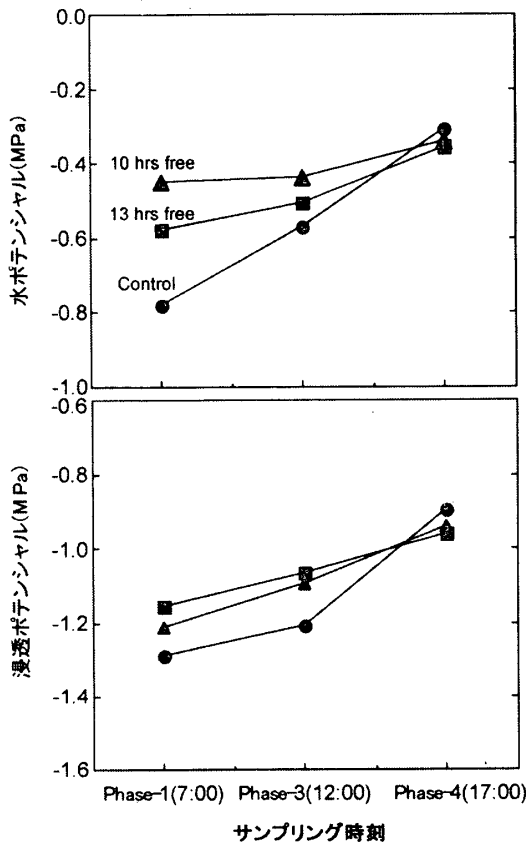


図16. 暗期の CO₂-free air 処理に伴う各 Phaseの水ポテンシャルおよび浸透ポテンシャルの変化。

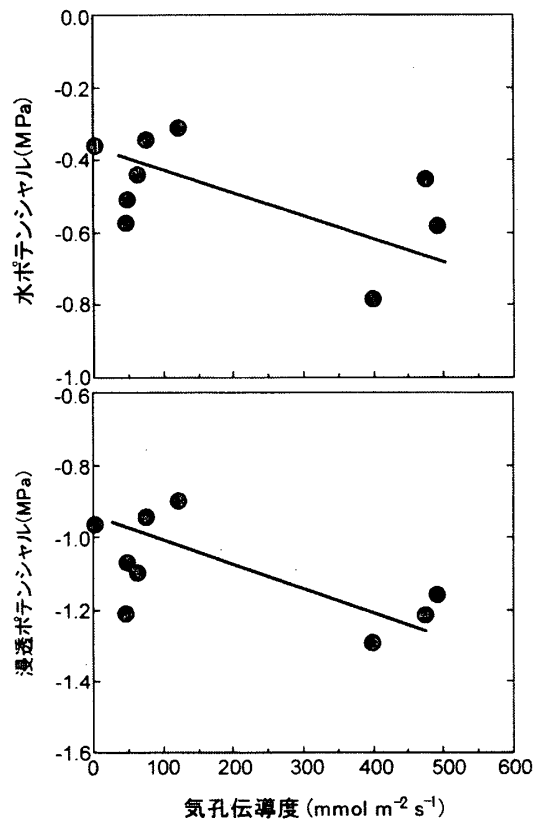


図17. 気孔伝導度と水ポテンシャル、浸透ポテンシャルとの関係。

ンシャルは、リンゴ酸含量が増加すると低下した(図18)。以上より、リンゴ酸は水ポテンシャルと浸透ポテンシャルに影響を与えてると考えられる。

長日処理によるCO₂収支量の変化

対照区と処理区を比べると、長日になるとCO₂収支量は増加した(図19)。これは、長日になると明期のCO₂吸収が増加したためと考えられる。しかし、リンゴ酸蓄積の過程を比べると、長日になると明期終了時のリンゴ酸蓄積量が増加し、長日条件を与えると明期ではC₃回路よりもリンゴ酸を生成するC₄ジカルボン酸回路が活発に働いている可能性が考えられる(図5)。長日条件を与えてCO₂収支量を増加させた場合でも明期のC₃回路は活発化されず、物質生産面の増加は期待できないと考えられる。

以上より、CAM型植物の明期における気孔開閉の制御には、リンゴ酸の消失に伴う葉内CO₂濃度の低下や、温度変化に伴う空気湿度の変化、または水ポテンシャルや浸透ポテンシャルなどの要因が複雑に絡み合い関与していると考えられる。

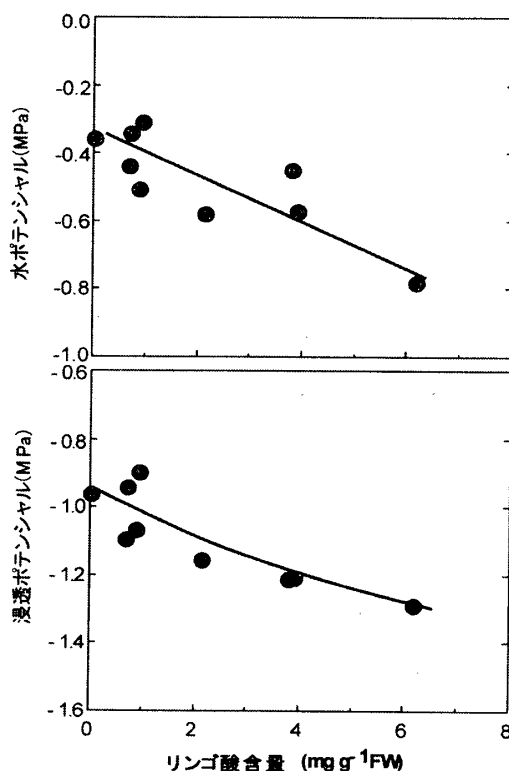


図18. 葉のリンゴ酸含量と水ポテンシャル、浸透ポテンシャルとの関係。

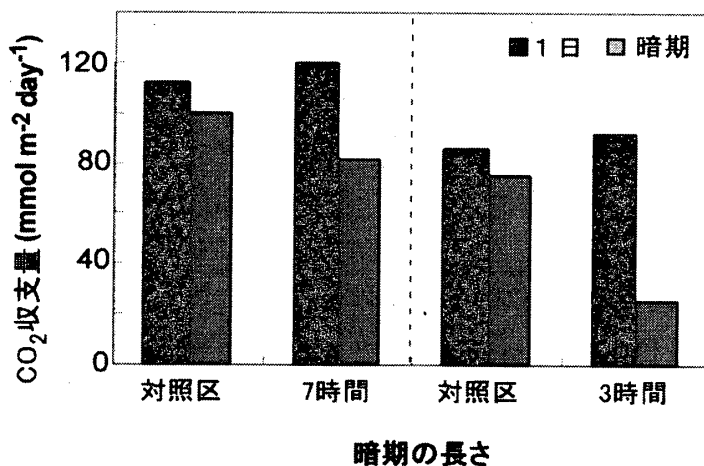


図19. 暗期の長さがパイナップルのCO₂収支量に与える影響。

考 察

パイナップルのガス交換速度は、長日条件になると明期のCO₂吸収量が増加し総CO₂収支量は若干増大したが、更に、明期が長くなるとC₃回路よりもリンゴ酸を生成するC₄ジカルボン酸回路が活発になり、結果的にCO₂収支量における大きな変化は期待できないと考えられた。暗期の立場からみると、明期が長くなるとジカルボン酸回路が活性化し、それに引き続く暗期のCO₂吸収が促進されると

考えられた。また、暗期の存在はCAM型光合成リズムの維持に不可欠な要因と考えられ、少なくとも、7時間以上13時間以下の暗期が必要と考えられる。

暗期におけるCO₂-free状態が気孔伝導度を高めたことから、暗期における開孔の制御要因は葉内CO₂濃度だと言える。また、暗期の開孔が著しいほど明期における開孔は阻害された。その気孔制御に関しては、温度上昇による空気湿度の変化、水ポテンシャルと浸透ポテンシャルの変化、リンゴ酸の変化等、種々考えられるが、これら要因が単独に作用するのではなく複数が絡んで関与していると考えられる。

このリンゴ酸生成量増加は、暗期のリンゴ酸蓄積量の不足が明期におけるリンゴ酸蓄積の増加を促したためではなく、明期が長期に及んだものである。また、リンゴ酸含量が増加するにつれて水ポテンシャル、特に、浸透ポテンシャルが低下しており、リンゴ酸は両者に影響していると考えられる。これから、リンゴ酸の生成が長時間の明期下で高まったのは、細胞内を守るために浸透ポテンシャルを保とうとした結果と考えられる。暗期におけるリンゴ酸蓄積量とPhase-3の長さ、リンゴ酸の消失と明期での気孔開孔が関係ないことが明らかになった。葉内CO₂濃度が低下しても明期での気孔閉鎖(Phase-3)の時間は、ほぼ同じ長さであり、葉内CO₂濃度が低下してもガス交換は停止したままで、すぐに気孔開孔はみられなかった。リンゴ酸からのCO₂供給が困難になり、葉内CO₂濃度が低下した結果、明期での気孔開孔がおこるとは言えない。

要 約

CAM植物であるパインアップルのCO₂収支量を増大させるためには明期の気孔を更に開孔させる必要があると考え、気孔開閉を制限している要因を検討した。

1. 暗期を短縮してCO₂固定を抑制してもリンゴ酸蓄積量は対照区とほぼ同じであった。暗期におけるリンゴ酸蓄積量とPhase-3の長さ、明期におけるリンゴ酸の消失と気孔開孔(ガス交換の開始)に関係は無く、Phase-4において葉内CO₂濃度が低下しても気孔は開かなかった。
2. 暗期短縮やCO₂-free air処理はリンゴ酸蓄積量を減少させたが、Phase-4の気孔開孔は著しく阻害された。
3. 葉のリンゴ酸含量が増加すると水ポテンシャルおよび浸透ポテンシャルは低下した。
4. 暗期を短縮し長日条件にすると明期のCO₂吸収は増加し、総CO₂収支量は僅かに増加した。更に明期が長くなると、C₃回路よりもリンゴ酸を生成するC₄ジカルボン酸回路が活発に働き、総CO₂収支量の増加は期待できなかった。

参考文献

- Boyer, J. S. 1995. Measuring the water status of plants and soils. Academic Press.
- 川満芳信・縣 和一 1989. 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. 九大農学芸誌 43: 145 - 159.
- 川満芳信・名嘉みつき・中山博之・関塚史朗 1995. 高CO₂がファレノプシス(コチョウラン)のCrassulacean Acid Metabolismに及ぼす影響. 琉大農学報 42: 23 - 32.
- 川満芳信・中山博之・竹内誠人・村山盛一 1999. 高CO₂濃度がCAM型植物のガス交換速度とCO₂収支量に与える影響. 琉大農学報 46: 15 - 27.
- Kawamitsu, Y., T. Driscoll and J. S. Boyer 2000. Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant. Plant Cell Physiol. 41 (3) : 344-353.
- 川満芳信・大城常明・村山盛一 2001. 連続明期と温度変化がパインアップルのCO₂交換速度及び気孔伝導度の日変化に与える影響. 琉大農学報. 48: 39 - 52.

- Kluge, M and I. P. Ting 1993. Crassulacean Acid Metabolism. Ecological Studies 30. Springer Verlag.
- 野瀬昭博 1979. CAM 植物における光合成作用とその制御. 農業技術. 34: 341 - 347.
- 野瀬昭博 1986. パインアップルの CAM 型光合成に関する研究. 琉大農学報. 33: 1 - 70.
- 野瀬昭博 1992. CAM 型光合成の変異と制御. 日作紀 61: 161 - 171.
- Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 379 - 414.
- Tang, A. C., Y. Kawamitsu, M. Kanechi and J. S. Boyer 2002. Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf disks lacking an epidermis. Ann. Bot. 89: (861 - 870).
- Ting, I. P. 1987. Stomata in plants with crassulacean acid metabolism. In "Stomatal functions". Zeiger, E., G. D. Farquhar and I. R. Cowan eds. Stanford University Press, California. p. 333 - 366.
- Winter, K. and J. A. C. Smith 1996. Crassulacean acid metabolism: Current status and perspectives. Ecological studies 144. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.