

# 琉球大学学術リポジトリ

## パインアップルの CAM 型光合成に関する研究(農学科)

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): キーワード (En): 作成者: 野瀬, 昭博, Nose, Akihiro メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/20.500.12000/3919">http://hdl.handle.net/20.500.12000/3919</a>

# パイナップルの CAM 型光合成に関する研究

野瀬昭博 \*

Akihiro NOSE : Studies on the CAM type photo-synthesis of pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.) plants

## 目 次

Summary .....	2
緒論.....	4
第 1 章 光強度がパイナップルの CAM 型光合成に及ぼす影響.....	7
実験材料及び方法.....	7
実験結果.....	11
考 察.....	16
摘 要.....	20
第 2 章 日長がパイナップルの CAM 型ガス交換に及ぼす影響.....	21
実験材料及び方法.....	21
実験結果.....	23
考 察.....	32
摘 要.....	34
第 3 章 土壌水分がパイナップルの CAM 型ガス交換に及ぼす影響.....	35
実験材料及び方法.....	35
実験結果.....	37

---

\* 琉球大学農学部農学科

考 察	40
摘 要	44
第 4 章 窒素栄養がパイナップルの CAM 型ガス交換に及ぼす影響	45
実験材料及び方法	45
実験結果	46
考 察	53
摘 要	54
第 5 章 総合考察	55
1. パイナップルにおける CAM 型光合成の炭素フロー	55
2. パイナップルの物質生産の制御とその限界	57
3. 沖縄におけるパイナップルの物質生産特性	59
要 約	63
引用文献	64

### Summary

Pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.) is a main crop next to sugar cane in Okinawa. This plant is a rare crop belonging to crassulacean acid metabolism (CAM) plants. CAM is one of the three types of carbon fixing process observed in higher plants, and it is known to be favorable to arid area, since CO<sub>2</sub> exchange in CAM is done mainly at night. CAM is gaining an increasing interest with the discovery of C<sub>4</sub> photosynthesis, and studies on photosynthetic process were started in the 1970's. In CAM plants including pineapple, much has been left to be studied on the mechanism of matter production system. The productivity of CAM plants is generally low, but pineapple plants show a high a productivity as well as other usual crops do.

In the present study, the authors first examined relationships between light intensity and CAM type photosynthesis, which is the most basic factor in plant matter production system. An approach adopting the above mentioned relationships was used for other experiments in this study. Secondly, relationships between day-length and CAM type photosynthesis were examined; and effects of light conditions were discussed from the view both of day-length and amount of radiation. Thirdly, since CAM type photosynthesis

is well known as a carbon-obtaining type tolerable to drought, relationships between soil moisture condition and CAM type photosynthesis were also examined. Forthly, the authors studied the effects of nitrogen nutrition which may be said to be the most important basis in agricultural technics. In other words, the effects of nitrogen concentration in culture solution and leaves on CAM type photosynthesis were examined. Fifthly, commenting on the carbon flow and the basic regulating mechanism of CAM type photosynthesis in pineapple plants, the authors discussed the possibility and limitation of matter production control in pineapple plants. On the base of the results obtained in these studies, last of all, the growth of pineapple plants in Okinawa was analyzed in view of solar radiations for matter production.

Results obtained in the present studies are summarized as follows:

1. Relationships between light intensity in the light period and CAM type photosynthesis.

1) As average light intensity in the light period increased, both the CO<sub>2</sub> efflux rate and the CO<sub>2</sub> efflux duration (phase 3) decreased. In addition, CO<sub>2</sub> influx rate in both the later half of light period (phase 4) and the dark period (phase 1) increased. As a result of this process, daily CO<sub>2</sub> balance increased as the average light intensity in the light period increased up to 30 to 40 klx, and the balance attained a steady value under the average light intensities higher than 30 to 40 klx.

2) The effect of solar radiation on the daily variation in malate content in leaves was found as follows: The increase in solar radiation in the light period lowered the malate content in leaves in the end of the light period and it heightened the content in the end of the dark period. The disappearance rate of malate in the light period attained a steady value under the solar radiation of 100 to 150 cal/cm<sup>2</sup>/5 hrs. The accumulation of malate in the dark period increased as solar radiation in the light period increased. In this study, however, the upper limit value of the accumulation was not observed. Solar radiation of 100 to 150 cal/cm<sup>2</sup>/5 hrs in which malate disappearance rate reached a steady value corresponded to 20 to 30 klx of average light intensity. In other words, saturated solar radiation for malate disappearance in field experiments was almost equal to saturated average light intensity for CO<sub>2</sub> exchange obtained in laboratory experiments.

2. Effects of day-length on CAM type photosynthesis.

It was found that CAM type CO<sub>2</sub> exchange in pineapple plants was activated under short day-length conditions. Under the short day-length, daily CO<sub>2</sub> balance increased, and these results were obtained by increasing CO<sub>2</sub> influx in phase 1. On the other hand, under the long day-length conditions CO<sub>2</sub> influx rate in phase 4 increased, and daily CO<sub>2</sub> balance decreased. It was concluded that the increase in CO<sub>2</sub> influx under the short day-length was derived from the increasing CO<sub>2</sub> fixation ability of leaves in phase 1.

3. Effects of soil moisture on CAM type photosynthesis.

Pineapple plants exhibited a positive CO<sub>2</sub> balance even under the soil moisture stress between the first wilting point and permanent wilting point where other photosynthetic type plants wilt or perish. Therefore, it was concluded that pineapple exhibited a strong drought tolerance. Since transpiration ratio as an index of water use efficiency exhibited low values such as 20 to 150, it was concluded that water use efficiency in pineapple plants was high. On the other hand, maximum

daily CO<sub>2</sub> balance was observed when soil moisture condition was at total readily available moisture condition (pF 2 to 3). Consequently, it appeared that keeping soil moisture under suitable condition is necessary for the vigorous growth of pineapple.

#### 4. Effects of nitrogen nutrition on CAM type photosynthesis.

Maximum CO<sub>2</sub> balance for full one day was obtained with the nitrogen treatment of 277 ppm culture solution. Daily CO<sub>2</sub> balance showed statistically significant positive correlation with total nitrogen content, soluble content, and chlorophyll content in leaves. CAM ability, the ratio of CO<sub>2</sub> balance in phase 1 to CO<sub>2</sub> balance for full one day, also showed a significant positive correlation with total nitrogen content in leaves. It was concluded that the increase in CO<sub>2</sub> balance following the improvement of nitrogen nutrient was derived from the increasing CO<sub>2</sub> influx in phase 1.

#### 5. Possibility and limitation of matter production control in pineapple plants.

It was conjectured that, based on the characteristics of CAM type carbon flows, the improvement of matter production in pineapple plants should be attained via the increase in CO<sub>2</sub> influx in phase 4. Using the CAM ability as an index, the authors examined the ways with which environmental factors affected the CO<sub>2</sub> balance in pineapple; and it was found, as it had been expected, that the environmental factors affecting the improvement of daily CO<sub>2</sub> balance may be classified into two factors: the one to reduce CAM ability and the other to contrary strengthen CAM ability. Soil moisture showed both the characteristics in the CO<sub>2</sub> balance improving scheme.

#### 6. Analysis of pineapple culture in Okinawa in view of matter production characteristics.

Based on the light saturation point obtained from CO<sub>2</sub> balance experiments using the single shoot, calculations of some solar radiation parameters such as directly utilizable solar radiation (DUSR) and duration of saturated solar radiation (DSSR) etc. were done, and an analysis of environmental characteristics viewed from the solar radiation conditions in Okinawa was made. From DUSR, some deficiency in solar radiation during December and February, winter in Okinawa, was found. Since CAM type CO<sub>2</sub> absorption of pineapple was activated under short day-length, however, it appeared that sufficient growth rate may be insured even in winter by the accelerated CO<sub>2</sub> absorption, although light saturation was not attained. Solar radiation conditions in Ishigaki island were almost equal to those in Hawaii, an advanced pineapple growing area in the world, and it was concluded that Ishigaki island is suitable for pineapple culture. The above conclusions were drawn based on the light saturation experiments using individual plant. Consequently, it appears that solar radiation in winter in Okinawa will be insufficient if pineapple culture with high leaf area index is to be realized in the future.

## 結 論

パイナップルは南アメリカのブラジル南部, アルゼンチン北部, パラグアイにまたがる, 南緯15度から30度, 西経40度から60度にまたがる地域原産のアナナス科の植物である。特に, 現在世界の主要栽培系統となっている Smooth cayenne は, コロンビアのオリノコ河流域のガラニインディアン住居地域が発生の地といわれている<sup>6,68)</sup>。沖縄には, 1927年嘉数宜有によって本格的に導入され<sup>67)</sup>, 現在 (1979年

資料) は沖縄本島北部地域と八重山地域の3,300ha にわたって栽培される<sup>73)</sup>、沖縄農業におけるサトウキビにつぐ主幹作物の一つである。

パイナップルは Crassulacean acid metabolism (CAM) 植物に属する数少ない作物のひとつでもある。CAM とは、本来 Crassulaceae (ベンケイソウ科) 等の多肉植物が示す、有機酸代謝を意味していた。しかし、1965年 Kortschack によって C<sub>4</sub> ジカルボン酸回路が示唆され、ついで Hatch と Slack によって当回路の全容が提示されるにいたり<sup>26)</sup>、CAM の炭素フローと C<sub>4</sub> ジカルボン酸回路の類似性が明らかになった。しかし、CAM と C<sub>4</sub> ジカルボン酸回路が類似しているとはいふものの、その表現様式は著しく異なったものである。つまり、CAM においては、夜間に外気から CO<sub>2</sub> を吸収し、それをリンゴ酸の形で液胞に貯える。続く昼間に、液胞から流出したリンゴ酸は、細胞質中で脱炭酸され、生じた CO<sub>2</sub> がカルビン回路に取り込まれ、炭水化物に転換されるというものである<sup>7,33,34,38,39,43,55,66,78,80,89)</sup>。このように、CAM における外界からの CO<sub>2</sub> の吸収は、蒸散量の小さい夜間に行われること、さらに、CAM 回路を有する植物 (CAM 植物) が水分供給に制限のある地域に生息していることなどから、CAM とは水分ストレスの極度に厳しい条件下で生き残るための、高等植物における乾燥適応型の光合成系であると考えられる。従って、パイナップルは、以上のような極めて特異的な光合成系を有する、数少ない作物のひとつであると理解されよう。

CAM に関する研究は古くからなされ、1960年以前にその代謝経路の概要は、ヨーロッパを中心にした植物生理学者により明らかにされていた<sup>8,43,82,111,114)</sup>。しかし、当時の興味を中心は、多肉植物が示す特異的な有機酸代謝系という点にとどまり、その生態的な意義を理解するまでに至らなかった。つまり、CAM が高等植物の有する3種類の光合成のひとつとして注目を集めるようになったのは、1970年代になってからのことである。従って、近年における CAM に関する研究は、光合成系としての炭素代謝様式について多くなされ<sup>38,78,80)</sup>、CAM 植物の物質生産についての研究は少ない。

パイナップルに関する作物生理学的研究は、1930年代から50年代にかけて、ハワイの Pineapple Research Institute (PRI) を中心、Sideris や Krauss らによって詳細に展開されている<sup>90,91,92,93,94,95)</sup>。しかし、CAM に関する研究の流れと同様に、パイナップルの研究においても、パイナップルが CAM という特異的な有機酸代謝を有する作物であるという認識は早くから認められる<sup>93,95)</sup>ものの、CAM がパイナップルの炭素獲得系として働いているという認識は近年にいたって、はじめてみられるようになったものである。従って、CAM 型光合成の視点からパイナップルの物質生産を解析した研究は数少なく、オーストラリアの Neales ら<sup>53,56)</sup>、ハワイの Bartholomew ら<sup>5)</sup>にみられるのみである。

1980年に提出されたアメリカ合衆国政府特別調査報告<sup>2)</sup>によれば、現在地球的な規模での重要な環境問題は、大気中の CO<sub>2</sub> 濃度の上昇と陸地の砂漠化、つまり乾燥地化であるという。前段までに述べたように、CAM 植物とは乾燥地に適応できる特異な植物群である。従って、CAM 植物の乾燥地適応能力を生態学的な組み合わせの中で生かしながら、乾燥地での緑の回復など、今後この植物群に寄せられるであろう期待には大きなものがある。ところが、一般に CAM 植物の生産性は低い。しかし、パイナップルは通常の作物に匹敵するような、CAM 植物としては高い生産能力を有している<sup>4,28,50)</sup>。従って、パイナップルの物質生産特性の解明は、沖縄の主幹作物としての生産性の問題もさることながら、地球規模での乾燥化を防ぐ技術を模索するうえでも重要な知見を与えるものと考えられる。

作物の物質生産をガス交換特性から解析していく場合、個葉の光合成にその基点をおいてその物質生産機構を解明してゆくのも、そのひとつである。パイナップルの葉身における個葉の CO<sub>2</sub> 吸収能力は、最も高い時でさえ 10mg CO<sub>2</sub>/dm<sup>2</sup>/h<sup>17,32,48,53,58,67,70,71)</sup> と低い。このため、本研究をすすめるにあたって、その基本を個葉の CO<sub>2</sub> 交換特性に求めることに、技術的な困難があった。そこで、本研究においては、個体、それも地上部のみについて、そのガス交換特性を調べ、それを基にしてパイナップルの物質生産

機構を解明しようと試みた。Sale と Neales<sup>63)</sup> は、パイナップルの地上部について求めた  $\text{CO}_2$  交換特性と日射量の関係から実際圃場での任意の期間の個体群生長速度 (CGR) を予測し、その結果と乾物で表した CGR が極めてよく一致することを認めている。従って、地上部全体の  $\text{CO}_2$  交換特性を基点にして論を展開する仕方は、一般的な物質生産研究法とはいささか趣を異にするが、パイナップルの物質生産特性を解明するうえでそれなりの意義をもつものと考えられる。

以上のべてきたように、CAM 型光合成についての一般的な理解は浅い。また、その  $\text{CO}_2$  交換も、 $\text{C}_3$  や  $\text{C}_4$  植物にみられるような体内の  $\text{CO}_2$  固定回路の同時平行的な表現ではなく、数時間前の前歴と関係しながら達成されるものである (詳細は第 5 章を参)。CAM 植物の  $\text{CO}_2$  の日変化には、いくつかの類型があるが<sup>55)</sup>、その中でも一般に認められる  $\text{CO}_2$  交換の日変化を図 1 に示した。Osmond<sup>78)</sup> は、このような日変化のパターンを体内の炭素代謝特性との関連で 4 つの相に分別した。つまり夜間の  $\text{CO}_2$  吸収期を Phase 1、早朝の  $\text{CO}_2$  吸収期を Phase 2、真昼の  $\text{CO}_2$  交換抑制期を Phase 3、そして午後生じる  $\text{CO}_2$  吸収期を Phase 4 と名づけた。本論文においては、種々の要因がパイナップルの CAM 型光合成に及ぼす影響の仕方を主に各相ごとに整理し、検討を加えている。従って、本論文における  $\text{CO}_2$  収支は、 $\text{C}_3$  や  $\text{C}_4$  植物のものとは幾分異なったものである。

本論文では、まず第一章で植物の物質生産過程において最も基本的な現象である、光強度と CAM 型光合成の関係を取りあげた。第二章では、日長との関係を取りあげ、日射量との関係も含めた光条件が CAM 型光合成に及ぼす影響を追求した。第三章においては、CAM 型光合成が乾燥適応型の炭素獲得系

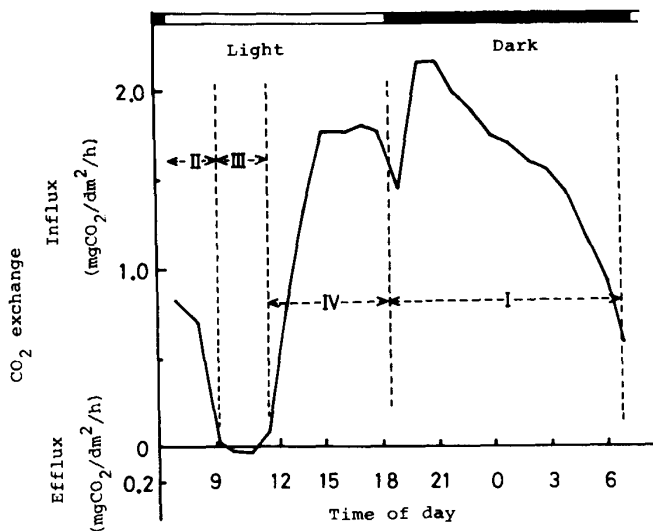


Fig. 1. Diurnal  $\text{CO}_2$  exchange pattern at pineapple shoot<sup>67)</sup>.  
I: phase 1, II: phase 2,  
III: phase 3, IV: phase 4. The four phases of gas exchange are detailed in the text.

と考えられることから、土壤水分条件と CAM 型光合成の関係を調査した。さらに、第四章においては、近代農業技術の基本ともいべき窒素栄養の問題を取りあげた。総合考察では、まずパイナップルにおける CAM 型光合成の炭素フローとその基本的な制御機構について検討を加え、その後に本論文で明らかにした知見に基づいて、パイナップルの物質生産の制御とその限界について論じた。さらに、沖縄におけるパイナップル栽培について、物質生産の観点から日射環境に重きをおいて検討を加えた。

研究の遂行と取りまとめに当たり、恩師 九州大学教授 武田友四郎博士から賜った懇切な指導に対して、心から感謝を捧げる次第である。また、研究遂行の便宜と適切な助言並びに御批判をいただいた 琉球大学 宮里清松教授、城間理夫教授、村山盛一助教授に

深く感謝の意を表する。さらに、実験材料としての苗を心よく分譲いただき、適切な御助言もいただいた沖縄県農業試験場名護支場の小那覇安優氏に深く感謝の意を表する。また、研究遂行に協力いただいた琉球大学農学部作物学研究室の学生諸氏、並びに九州大学農学部栽培学研究室の関係諸氏に厚く御礼申しあげる。

## 第1章 光強度がパインアップルのCAM型光合成に及ぼす影響

高等植物の光合成において、光の影響は最も基本的なもののひとつである。とくに、CAM型光合成がCalvin回路によるCO<sub>2</sub>固定(C<sub>3</sub>回路)と、C<sub>4</sub>ジカルボン酸回路によるCO<sub>2</sub>固定(C<sub>4</sub>回路)を昼夜に分けて稼働させている点から<sup>34,38,66,78,80</sup>、光とCAM型光合成の関係は、C<sub>3</sub>回路による光合成(C<sub>3</sub>光合成)やC<sub>4</sub>回路による光合成(C<sub>4</sub>光合成)との比較の観点からも興味深い。

昼間の光強度がCAMの有機酸代謝に影響を及ぼすことは古くから知られていた<sup>29,82</sup>が、明確な定量的資料はなかった。近年、Nobelら<sup>62,63,64</sup>はサボテンの一種を用い、Klugeらは*Tillandsia usneoides* (サルオガセモドキ)を用い<sup>37</sup>、昼間の光強度(あるいは光量)とCAM型光合成の関係を明らかにしている。パインアップルについては、Crewsら<sup>17</sup>とSale and Neales<sup>83</sup>が個葉と個体のレベルで、そのCAM型光合成に対する光の影響を調査している。これらの研究において、昼間の光強度あるいは光量がCAM型光合成のCO<sub>2</sub>収支に影響を及ぼし、光飽和現象が存在する点についてはほぼ一致している。しかし、その詳細については必ずしも同じではない。

CAM型光合成においては、そのCO<sub>2</sub>交換特性が葉内の有機酸(主にリンゴ酸)代謝と極めて密接な関係にある<sup>34,43,66,78</sup>。従って、光とCAM型光合成の関係においては、CO<sub>2</sub>交換特性と葉内の有機酸の動態との関連も興味深い。本章においては、CO<sub>2</sub>ガス交換特性に関する結果<sup>65</sup>と、葉内の酸含量に関する結果を比較検討しながら、昼間の光強度や光量の多少がパインアップルのCAM型光合成に及ぼす影響を明らかにしたい。

CO<sub>2</sub>交換についての実験は、1976年2月から5月にかけての実験室内の条件下で、また葉内の有機酸の動態についての実験は、1982年11月から12月にかけてガラス室の自然日射条件下で行ったものである。

### 実験材料及び方法

#### A) CO<sub>2</sub>ガス交換特性に関する実験

供試材料は、パインアップル、*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne、三菱系優良系統である。沖縄県農業試験場名護支場より入手したえい芽苗を供試した。

えい芽は殺菌剤で消毒したのち、陰干しし1975年9月23日に国頭レキ層土壌をつめた1/2,000 a ワグネルポットに植え付け、琉球大学農学部(那覇市首里当蔵町)内のビニールハウスで育成した。施肥は沖縄県の栽培指針<sup>72</sup>に従い行った。追肥として、1975年12月31日、1976年1月10日に液肥(住友2号 N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=10:5:8(容量%)の200倍液)をポット当たり2 l あたえた。実験に供試した植物体の形状は、葉数にして50~54枚、地上部乾物重にして76~87 gのものである。

CO<sub>2</sub>ガス交換の測定は、1976年2月21日~3月1日、3月6日~16日、4月23日~5月3日の栄養生長期の植物体について行い、各々実験I、II、IIIと名づけた。明期の光強度の多少がパインアップルのCO<sub>2</sub>ガス交換に及ぼす影響を知るために、植物体の頂部で平均光強度として10、20、40、80klxの4種類の処理区を設定した。光強度区の相互作用を明らかにするために、各回の光強度区をラテン方格状に組



み合わせた (表 1)。

Table 1. The combination of the light block for each experiment; numerals in the table shows average light intensity on the plant top.

Experiment No.	Date from beginning of experiment				
	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10
I	80	20	40	10	20
II	40	10	20	80	20
III	20	80	40	10	20

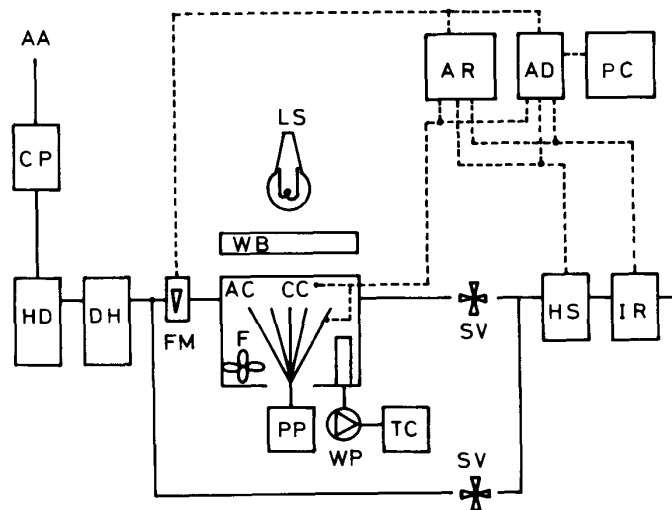


Fig. 2. Schematic diagram of the gas exchange measurement system. Solid line and broken line show air or water flow, and electric current, respectively. AA: ambient air, CP: air compressor, HD: humidifier, DH: dehumidifier, FM: flow meter, AC: assimilation chamber, F: fan, PP: plant and pot, WP: water pump, TC: temperature controller, SV: solenoid valve, HS: humidity sensor, IR: infra red  $\text{CO}_2$  analyzer, WB: water bath, LS: light source, CC: thermocouple, AR: analog recorder, AD: A/D converter, PC: personal computer.

CO<sub>2</sub>ガス交換の測定は、以下のようにして行った。ポットの土壌面からの水の蒸発を抑制するために、厚み1.5cmの発砲スチロール板で土壌面をおおった。その後、植物体をポットごと、容積80×80×80cmのビニール製通気式同化箱内に設置した。日長は明期を7:00から18:30の11.5時間、暗期を残りの13.5時間とした。Siderisら<sup>92)</sup>はパインアップル個体の葉身を形態と生理的特性に基づいて、葉齢の古い順にA群からE群までの5つの群に類別し、個体の中で最も長く生理的活性の高い葉群をD葉と名づけた。葉温はD葉から数えて5番目の葉の裏側に熱電対( $\Phi=0.32\text{mm}$ )を密着して測定し、明期 $30.0\pm 1.0^\circ\text{C}$ 暗期は $26.5\pm 1.0^\circ\text{C}$ であった。通気量は、 $7.2\pm 0.5\text{ l / min}$ で湿式流量計(池本WT-5)により逐時測定した。同化箱内部の空気の攪はんは小型扇風機により行った。同化箱の入口と出口空気のCO<sub>2</sub>濃度は、絶対値型CO<sub>2</sub>赤外線分析計(Beckman-Toshiba 315A)で測定した。CO<sub>2</sub>交換速度の計算は、温度とCO<sub>2</sub>濃度の補正項を入れずに行った。図2に本研究で使用したガス交換測定装置の概要を示した。

光源には陽光ランプ(東芝D400, DR400)を用いた。光は、深さ8cmの水層を通したのち、植物体に当てられた。植物体頂部での光強度は、照度計(東芝SPI-5)で測定した。植物体頂部での光強度の調節は、光源と植物体との距離を調節することと、同化箱上面に白色の寒冷沙をかけることを併用して行った。

表1に示した光強度下で連続2日間ガス交換の測定を行い、2日目の結果を各光強度区のものとして扱った。一連の光強度についての測定の終わり(9~10日目)に、ポット内の土壌と根部から放出されるCO<sub>2</sub>を測定した。つまり、地上部をポットの地際から切り取り、切り口に白色ワセリンを塗布して根部の乾燥を抑制したのち、一昼夜ガス交換の測定を行った。この時の明期の光強度は40klxとし、他の条件は地上部の測定時と同様に保った。植物体頂部での実際の光強度は、設定した値(表1)と必ずしも一致しなかったため、その都度実測値を示した。

測定期間中の植物体への給水は、各光強度区の1日目の明期の始に、ポットの土壌面から300mlの水道水を与えた。この時、余分な水は、ワグネルポットの下部の排水口に取り付けた密閉形の水トラップに蓄えた。

#### B) 葉内の有機酸含量の動態に関する実験

供試品種は、パインアップル、Smooth cayenne ハワイ系N-72である。秋実の冠芽苗を沖縄県農業試験場名護支場より入手し供試した。実験は、琉球大学農学部附属農場(中頭郡西原町千原)ガラス室で行った。

冠芽苗は、殺菌剤(マンネブダイセン, 1,000倍液)に10分間浸漬消毒し、10日間陰干したのち、1981年10月2日に国頭レキ層土壌をつめた1/2,000 a ワグネルポットに植えつけた。施肥は基肥として市販の堆肥を1 l, 化成肥料(N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=12:6:8, 重量パーセント)を40gずつ各ポットに施与した。追肥は、1982年9月10日, 11月5日, 13日, 12月4日に液肥(住友2号, 500倍液)をポット当たり500ml与えた。植物体は植え付け後屋外で育成し、調査の3~4日前にガラス室内へ移した。

昼間の日射量に4種類の区を設定した。つまり、木製の遮光箱(幅×奥行×高さ=1.1×1.2×1.2m)を、白色と黒色の寒冷沙を用い作成した。4種類の処理区とは、遮光率の程度で、0, 56, 69, 83%の区で順次I, II, III, IV区と略記する。植物体は、調査日の前日の日没後に各遮光箱の中に移した。葉の採集調査は、6時30分, 10時, 17時30分, 21時, 翌朝の6時と一昼夜に5回行い、このような調査を1982年11月26~27日, 12月2~3日, 12月9~10日の3回くり返した。採集調査を行った期間の日の出は6時56分~7時6分, 日の入りは17時37分~17時38分の間であった。

調査はD葉(最長葉)と、D葉より数えて10枚目と11枚目の古い葉であるC0とC1葉<sup>92)</sup>について行った。試料の採集は、各葉の中央から、葉先端と葉基部の各方向へ4cm幅の3ヶ所、合計6ヶ所の採集部位を事前に設定した。調査は、葉の先端の採集部位から順次基部の方向に向けて行った。各回の調査では、生重にして約0.3g(葉面積2.01cm<sup>2</sup>)の試料を、直径1.6cmのコルクボーラを用い採集した。試料を採集後、葉の切口部をセロハンテープで被覆し、乾燥を防いだ。打ち抜いた葉試料は、その後ひょう

量瓶を用い精秤し、沸騰蒸留水 (10ml) 中で約 1 時間煮沸した。

煮沸した試量をホモジナイザー (池本, ケミトロン) で粉碎したのち, 1 層のミラクロスで固形部を除去したのち, 10,000rpm で10分間遠心し, 上澄液を得た。滴定酸度は, 上澄液を40°Cのウォーターバス中で加温したのち, フェノール・フタレインを指示薬として, 1/100規定 NaOH (factor=1.0, 和光純薬 K.K.) を用いピストン・ビュレットで迅速に滴定して得た。リンゴ酸含量はニコチンアミドアデニンヌクレオチド (NAD) の340nmの吸光度を利用した分光測光法<sup>25)</sup>で定量した。リンゴ酸定量用の反応液組成は78mM 3-Amino-1-propanol (pH 10.0), 2mM NAD, 53mM Na-glutamate (pH 10.0), 4 units glutamate-oxaloacetatetransaminase (GOT), 30 units malate dehydrogenase である。

調査日の気温, 葉温, ハウス内の日射量は, 表 2 のとおりである。葉温は  $\Phi=0.32\text{mm}$  の銅コンスタンタン熱電対を, 調査個体の上位, 中位, 下位の 3ヶ所の葉の裏側に密着させ, 気温は植物体の根もとの部分で各々測定した。日射量は, エプリー型日射計 (英孔精機, MS-42) で測定した。

Table 2. Experimental conditions of solar radiation ( $\text{cal/cm}^2/\text{day}$ ), leaf temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and air temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) among shading treatments.

Date	Block	Radiation	Leaf temperature		Air temperature	
			Light	Dark	Light	Dark
	I	138	25.4 $\pm$ 4.8	19.8 $\pm$ 0.6	24.1 $\pm$ 3.6	19.8 $\pm$ 0.6
	II	80	26.3 $\pm$ 5.5	19.9 $\pm$ 0.6	24.5 $\pm$ 4.2	20.1 $\pm$ 0.7
	III	34	24.5 $\pm$ 4.2	19.9 $\pm$ 0.6	23.8 $\pm$ 3.9	19.7 $\pm$ 0.6
	IV	19	25.3 $\pm$ 4.7	19.9 $\pm$ 0.7	24.0 $\pm$ 3.9	19.7 $\pm$ 0.7
	Mean		25.4 $\pm$ 4.8	19.9 $\pm$ 0.6	24.1 $\pm$ 3.8	19.8 $\pm$ 0.7
	I	180	27.7 $\pm$ 5.4	18.5 $\pm$ 1.0	25.6 $\pm$ 4.5	18.5 $\pm$ 1.0
	II	112	28.1 $\pm$ 5.0	18.8 $\pm$ 1.2	26.7 $\pm$ 4.7	18.9 $\pm$ 1.1
	III	47	27.6 $\pm$ 5.1	18.9 $\pm$ 1.3	26.3 $\pm$ 4.9	18.9 $\pm$ 1.5
	IV	27	26.7 $\pm$ 4.6	18.7 $\pm$ 1.0	26.2 $\pm$ 4.2	18.6 $\pm$ 1.0
	Mean		27.5 $\pm$ 5.1	18.7 $\pm$ 1.1	26.2 $\pm$ 4.5	18.7 $\pm$ 1.2
	I	70	23.2 $\pm$ 2.2	18.6 $\pm$ 0.7	22.0 $\pm$ 1.6	18.5 $\pm$ 0.7
	II	44	22.9 $\pm$ 2.0	18.6 $\pm$ 0.7	22.6 $\pm$ 1.8	18.6 $\pm$ 0.7
	III	18	23.1 $\pm$ 2.0	18.8 $\pm$ 0.8	22.5 $\pm$ 1.7	18.7 $\pm$ 0.8
	IV	11	23.0 $\pm$ 2.0	18.7 $\pm$ 0.7	22.3 $\pm$ 1.7	18.6 $\pm$ 0.7
	Mean		23.1 $\pm$ 2.0	18.7 $\pm$ 0.7	22.4 $\pm$ 1.7	18.6 $\pm$ 0.7

## 実験結果

A) CO<sub>2</sub> ガス交換に関する結果

図3に明期の平均光強度が個体当たりのCO<sub>2</sub>交換の日変化に及ぼす影響を示した。図中の黒丸は、ポット内の土壌及び根部からのCO<sub>2</sub>の放出を示している。従って、地上部についてCO<sub>2</sub>交換を比較する場合、Y軸のゼロをこの黒丸の位置まで移動して補正する必要がある。パイナップルの地上部のCO<sub>2</sub>交換の日変化は、いずれの平均光強度下においても明期にCO<sub>2</sub>を放出し、暗期に吸収するというCAM型光合成の特徴的な日変化<sup>78)</sup>を示した。さらに、明期の平均光強度の強弱がCO<sub>2</sub>交換の日変化に影響を与えていることが明らかに認められた。明期の平均光強度が上昇すると明期におけるCO<sub>2</sub>の放出が吸収に変わる時刻が早くなり、明期においてもCO<sub>2</sub>吸収が認められるようになる。暗期についてみると、平均光強度の上昇に伴い暗期のCO<sub>2</sub>吸収速度も大きくなっている。

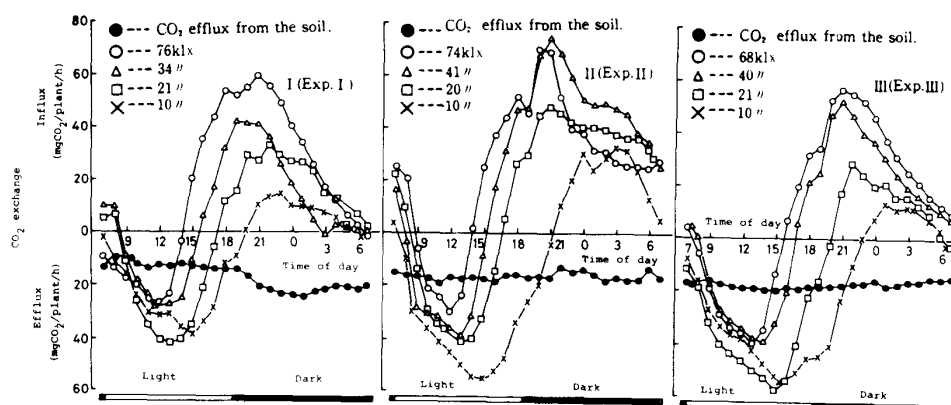


Fig. 3. Effect of light intensity on diurnal CO<sub>2</sub> exchange at pineapple plants.

図4は地上部の単位乾物重当たりのCO<sub>2</sub>収支について、明期の平均光強度の影響を示したものである。ここでは、1日のCO<sub>2</sub>収支を、1日当たりの総収支、夜の収支、昼のCO<sub>2</sub>吸収量、それに昼のCO<sub>2</sub>放出量に分けて示した。これらのCO<sub>2</sub>収支項は、各光強度下で得られたCO<sub>2</sub>交換速度から、対応する時刻のポット内土壌と根部からCO<sub>2</sub>放出量を差し引いて積算した値である。図中の白丸でしめした1日当たりのCO<sub>2</sub>収支についてみると、いずれの測定においても明期の平均光強度の上昇にともない、1日当たりのCO<sub>2</sub>収支は増大し、その後定常値に達している。1日のCO<sub>2</sub>収支が定常値に達する平均光強度は、実験IとIIIではほぼ40klx、実験IIでは30klx前後である。

次に、1日のCO<sub>2</sub>収支を構成する各収支項について検討を加えてみよう。図中の黒丸と白三角印で示した暗期のCO<sub>2</sub>収支と明期のCO<sub>2</sub>吸収は、明期の平均光強度の上昇に伴い増大し、その後定常値に達している。また、黒三角印で示した明期のCO<sub>2</sub>放出量も、明期の平均光強度の上昇に伴い減少し、その後定常値に達している。各CO<sub>2</sub>収支項が定常値に達する平均光強度は、実験IとIIIで40klx、実験IIで20~30klxと、1日当たりのCO<sub>2</sub>収支で得られた値と同様である。

CAM型光合成は、夜のCO<sub>2</sub>吸収で特徴づけられる。つまり、1日のCO<sub>2</sub>収支の中で、夜のCO<sub>2</sub>収支の占める割合が高ければ高い程、CAM型光合成の特徴が際立つことになる。従って、1日のCO<sub>2</sub>収支

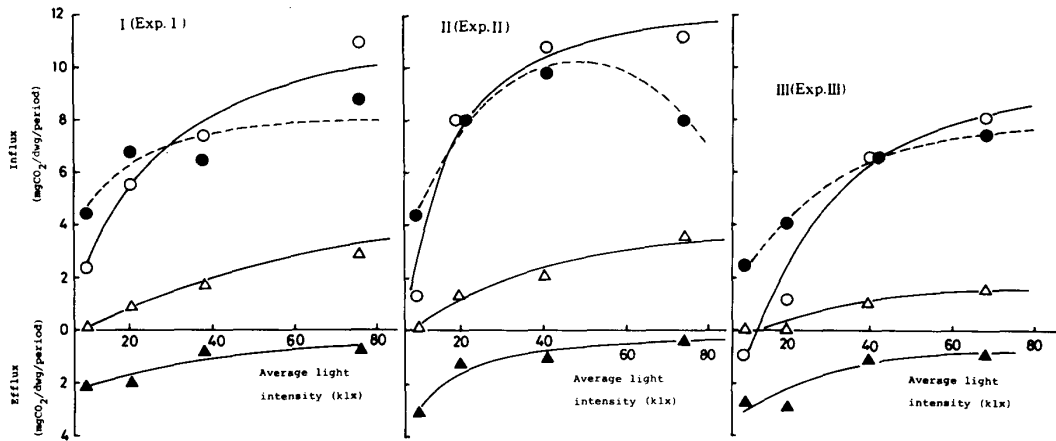


Fig. 4. Relationship between the parameters of CO<sub>2</sub> balance at the top of pineapple plants and average light intensity. ○: Daily total CO<sub>2</sub> balance, ●: CO<sub>2</sub> gain in the dark period, △: CO<sub>2</sub> gain in the light period, ▲: CO<sub>2</sub> efflux in the light period.

に占める夜の CO<sub>2</sub> 収支の占める割合を CAM 性 (CAM ability) と定義し, CAM 性の比較を行うことは, CAM 型光合成の制御を目指すときに有効な知見を与えるものと考えられる<sup>70)</sup>。

以上のような仮定に基づき, CAM 性と明期の平均光強度の関係を示したのが図 5 である。いずれの測定においても, 明期の平均光強度が小さいと CAM 性は高く, 平均光強度の上昇とともに CAM 性が低下し, 30~40klx 以上の光の下で 90% 前後の定常値に達している。

B) 葉内の酸含量の動態に関する結果

CAM 型光合成においては, その CO<sub>2</sub> 交換の動きと葉内の酸, 主にリンゴ酸の動態が密接に関連していることはよく知られている<sup>34,78)</sup>。図 6 には, 4 種類の遮光処理条件下における滴定酸度の日変化を示した。いずれの処理区においても, 滴定酸度が昼間に減少し, 夜に増大するという CAM 植物特有の日変化を<sup>38,78,111)</sup> 示している。昼間の滴定酸度の推移をみると, 朝の 6 時 30 分

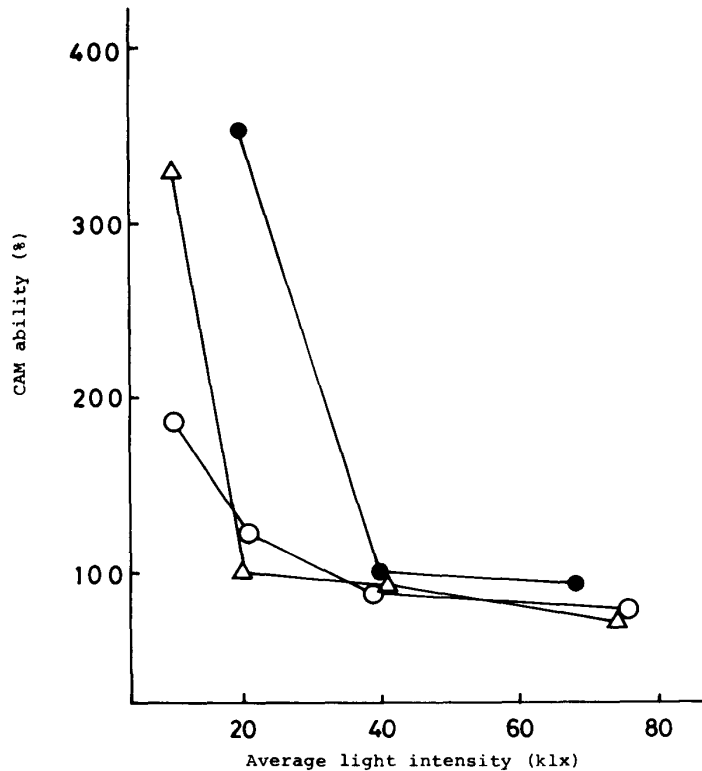


Fig. 5. Relationship between the CAM ability at the top of pineapple plants and average light intensity in light period. ○: Exp. I, △: Exp. II, ●: Exp. III.

から10時にかけての酸度の減少の程度に比べ、10時から17時にかけての酸度の減少程度が大きくなっている。また、無処理区では、調査したいずれの葉位においても、56%遮光のII区ではC<sub>0</sub>葉で、6時30分から10時にかけての酸度の増大が認められる。

日の出から早期にかけての期間は、ガス交換の日変化相からすると phase 2 に相当<sup>78)</sup>する。Winter and Tenhunen<sup>122)</sup>は、phase 2 のCO<sub>2</sub>吸収は葉内の滴定酸度の増大を伴うことを *Kalanchoe daigremontiana* (コダカラベンケイ) で認めている。パイナップルにおいても、野外条件下で phase 2 のCO<sub>2</sub>吸収が認められている<sup>53,56,83)</sup>。従って、本実験で認められた午前中の滴定酸度の減少の程度が小さいことや、酸度が増大するという現象は、単に日射量が小さいということより、むしろこの期間に phase 2 に相当するCO<sub>2</sub>の吸収と有機酸の蓄積が行われたことを示すものと考えられる。

D葉について、各処理区での滴定酸度の推移を比較すると、日没前(17時)の酸度は、無処理区 ≤ II区 < III区 < IV区 の順に大きくなっている。C<sub>0</sub>、C<sub>1</sub>葉についても、遮光処理区と滴定酸度の関係はD葉と同様であった。

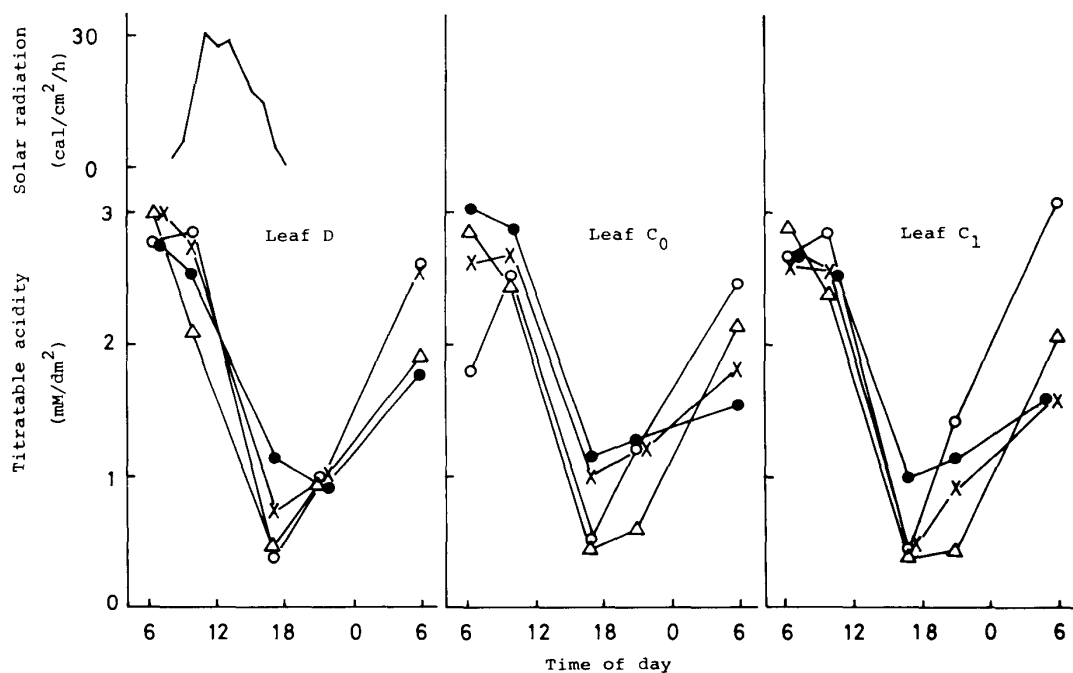


Fig. 6. Effect of solar radiation on diurnal titratable acidity patterns of pineapple leaves. Symbols show the shading rate: ○: non-shading, △: 56%, X: 69%, ●: 83%. Leaf D is the longest leaf on a pineapple shoot. C<sub>0</sub> and C<sub>1</sub> are the tenth and eleventh leaves from leaf D, respectively, and both older than leaf D.

つまり、昼間の日射量の低下は、滴定酸度の昼間の最小値を大きくし、夜間に達成される最大値を小さくするような仕方で、滴定酸度の日変化の振幅を小さくする。Sale and Neales<sup>83)</sup>は、パイナップルの滴定酸度の最大振幅は20~180μM/f. w. gであったと報告している。本実験の無処理区のD葉においては、23μM/f. w. gから196μM/f. w. gの変化を示した(図6)。

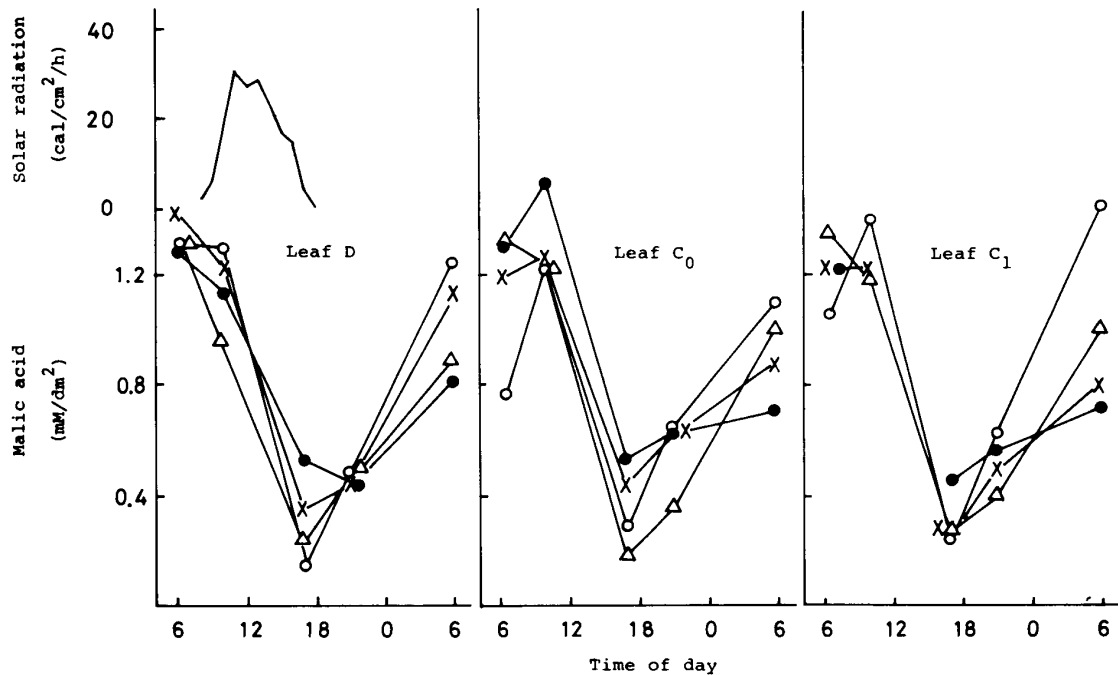


Fig. 7. Effect of solar radiation on diurnal malic acid patterns of pineapple leaves. Symbols and other notations are the same as in Fig. 6.

図7は、葉内のリンゴ酸含量の推移を示している。D、C<sub>0</sub>、C<sub>1</sub>葉において、遮光処理がリンゴ酸含量の日変化に及ぼす影響は、滴定酸度の場合と同様である。また、無処理区のD葉で得られたリンゴ酸含量の日変化幅は最小値が  $146\mu\text{M}/\text{d m}^2$  ( $=11\mu\text{M}/\text{f. w. g}$ ) で、最大値が  $1.32\text{mM}/\text{d m}^2$  ( $=101\mu\text{M}/\text{f. w. g}$ ) であった。従来から、CAM植物における有機酸の大半はリンゴ酸であると言われてきた<sup>82)</sup>。本実験においても、滴定酸度でみた日射強度の影響の仕方と、リンゴ酸含量でみた結果が極めてよく一致することが認められた(図6, 7)。そこで、滴定酸度で評価した総酸量とリンゴ酸含量の量的関係を求めたのが、図8の結果である。結果は滴定酸度(モル)をリンゴ酸含量(モル)で除した値(T/M比)で示した。葉位や遮光処理がT/M比に何の影響も及ぼさないことを示している。図中に示したT/M比をみると、いずれの葉位でもT/M比は、2.02~2.07の値を示しパイナップルの葉位や日射量の多少によって殆んど変化しない。リンゴ酸は2個のカルボキシル基を持つことから、リンゴ酸を滴定によって評価すると、その当量は実存量の2倍、つまり、T/M比は2.0になる。このことは、本実験で得られたT/M比=2.02~2.07は、パイナップルの総酸量の99~97%がリンゴ酸で占められ、残りの1~3%が他の有機酸によっていることを示すものである。

図9, 10は昼間の日射量の程度が、滴定酸度とリンゴ酸の消失速度に及ぼす影響を示している。3回の調査結果をまとめて示してある。Vickerly<sup>112)</sup>は *Bryophyllum calycinum* Salisb (セイロンベンケイ) において、昼間のリンゴ酸の消失速度は日の出後から5時間の間に急速に進み、その後は消失速度が低下すると報告している。本実験においては、日の出前(6時30分)から10時の測定の間にかけて、滴定酸度やリンゴ酸の増大が認められた(図6, 7)。滴定酸度やリンゴ酸の消失に対する日射量の影響をより明確に知る為に、本実験においては、10時から17時にかけての滴定酸度およびリンゴ酸の消失量と日射量の影響を比較した。

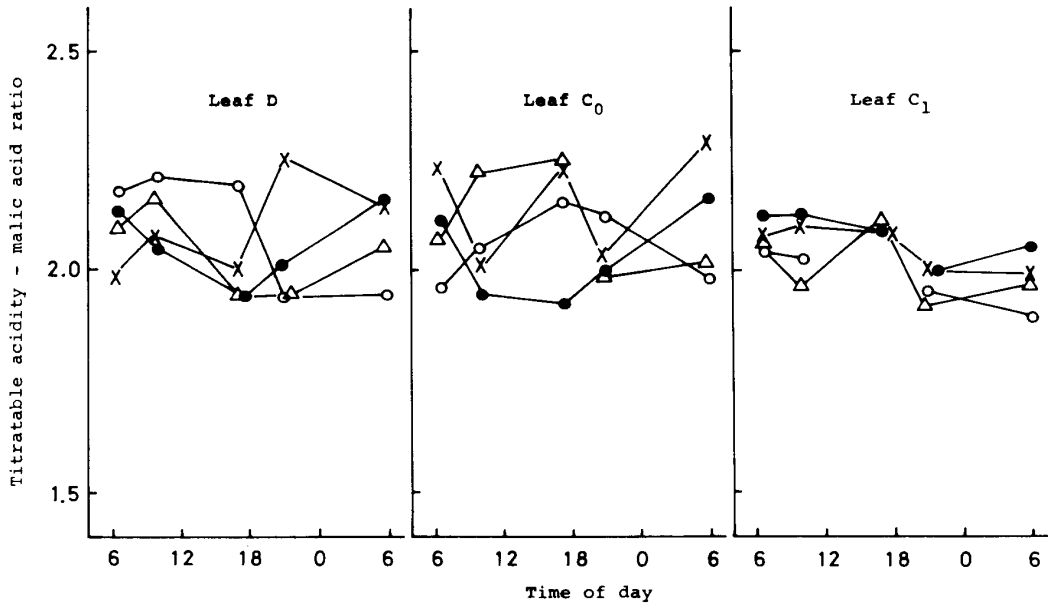


Fig. 8. Effect of solar radiation on diurnal patterns of titratable acidity - malic acid ratio. Symbols and other notations are the same as in Fig. 6.

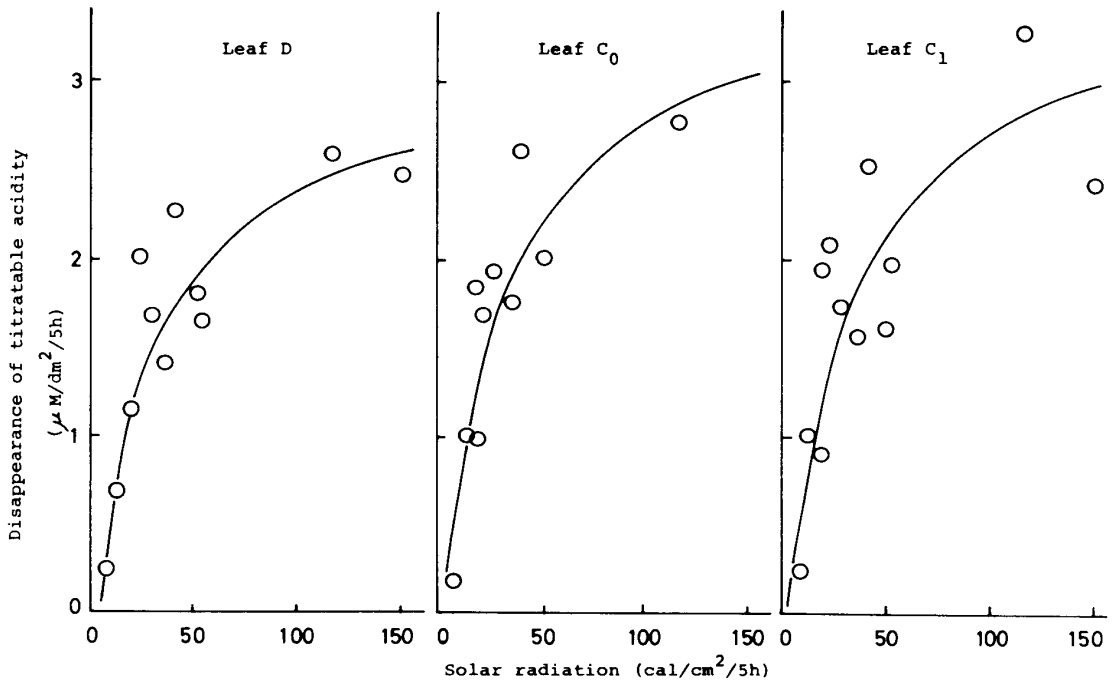


Fig. 9. Relationship between the disappearance of titratable acidity and solar radiation. Results were obtained from data collected between 10:00 and 17:00 hrs. For leaves D, C<sub>0</sub> and C<sub>1</sub> see Fig. 6.



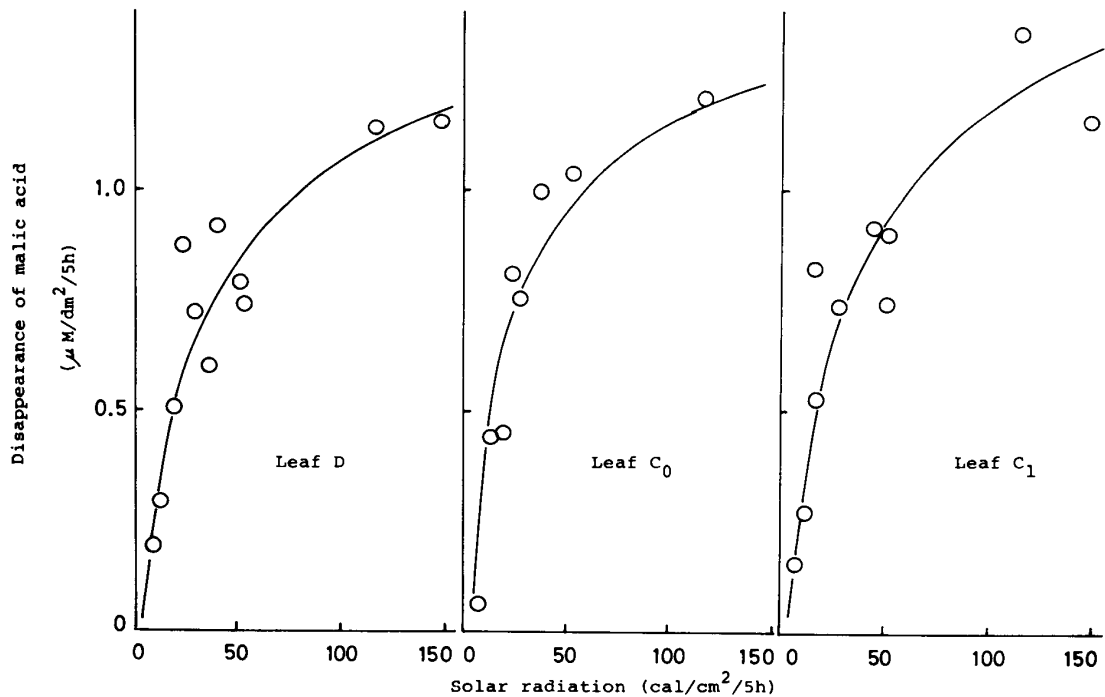


Fig. 10. Relationship between the disappearance of malic acid and solar radiation. Results were obtained from data collected between 10:00 and 17:00 hrs. For leaves D, C<sub>0</sub> and C<sub>1</sub> see Fig. 6.

滴定酸度の消失量と日射量の関係(図9)には、両者には指数関数的な関係が認められる。つまり、10時から17時にかけての滴定酸度の消失量は、その間の日射量が100~150cal/cm<sup>2</sup>/5hのところ定常値に達している。図10には、リンゴ酸の消失量と日射量の関係を示してある。結果は図9の滴定酸度の場合と同様である。

次に、夜の滴定酸度とリンゴ酸の増大量と昼間の日射量の間関係を図11と図12に示した。図11に示した滴定酸度と日射量の間関係においては、両者間に指数関数的な関係が認められ、夜間の滴定酸度は昼間の日射量の増大に伴ない上昇し続けている。本実験において設定した日射量の範囲では飽和値を得ることができなかった。図12に示したリンゴ酸含量の増大と日射量の間関係についても、図11と同様な結果である。

## 考 察

実験結果から、明期の平均光強度の強弱がパイナップルのCO<sub>2</sub>交換に影響を及ぼしていることは明らかである(図3)。明期の平均光強度が上昇すると、Phase 3のCO<sub>2</sub>放出期間が短くなり、明期の早い時刻にPhase 4のCO<sub>2</sub>吸収が始まっている。さらに、Phase 3のCO<sub>2</sub>放出速度は小さく、Phase 4とPhase 1のCO<sub>2</sub>吸収速度は大きくなる。

Crewsら<sup>17)</sup>及びSale and Neales<sup>83)</sup>は、パイナップルのCO<sub>2</sub>交換に及ぼす明期の光強度の影響を調査し、本実験の結果とは若干異なった結果を報告している。CrewsらはパイナップルのD葉を用い、2,000ftc (22klx)から7500ftc (81klx)の人工光の下でCO<sub>2</sub>交換を測定し、Phase 1とPhase 4のCO<sub>2</sub>吸収が強光条件下で促進されたが、その差は余り明確ではなかったと報告している。Sale and Neales

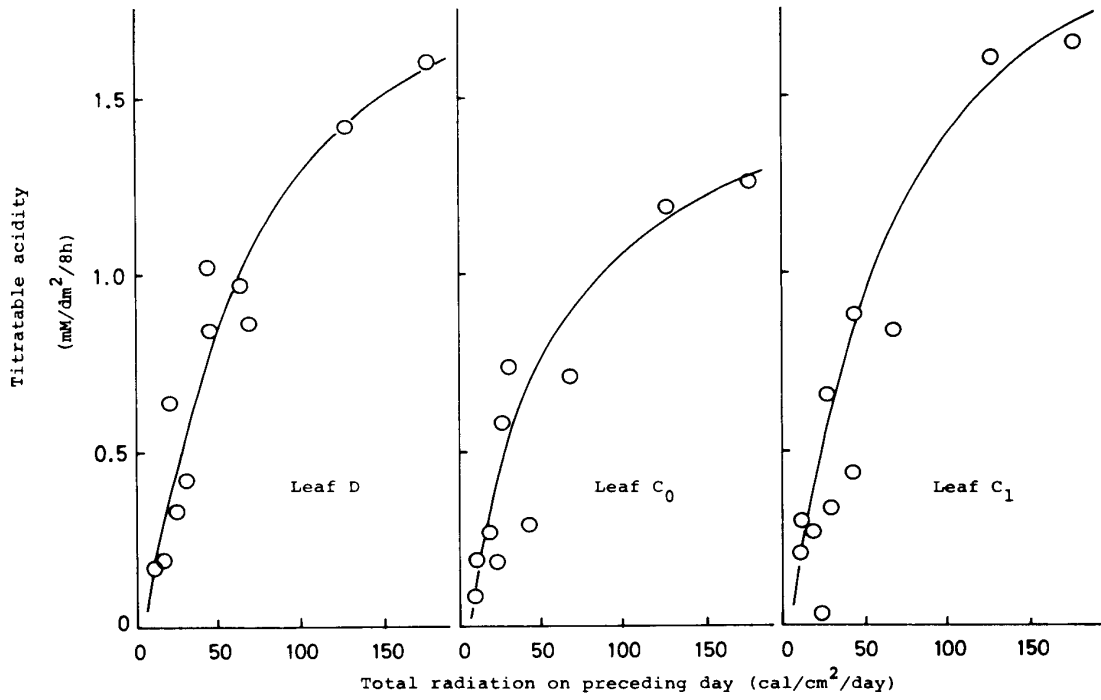


Fig. 11. Effect of total radiation on preceding day on the accumulation of titratable acidity between 21:00 and 6:00 hrs. For leaves D, C<sub>0</sub> and C<sub>1</sub> see Fig. 6.

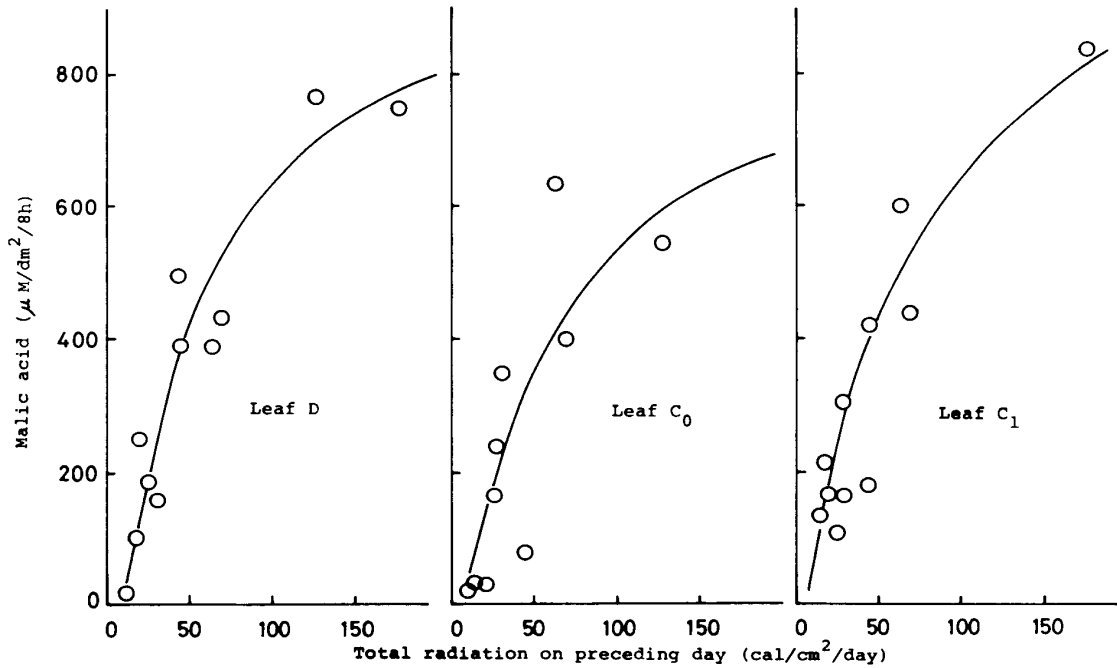


Fig. 12. Effect of total radiation on preceding day on the accumulation of malic acid between 21:00 and 6:00 hrs. For leaves D, C<sub>0</sub> and C<sub>1</sub> see Fig. 6.

は、個体と単葉の両方で CO<sub>2</sub> 交換を測定し、明期の光量の多少が Phase 1 の CO<sub>2</sub> 吸収に影響を及ぼすことを認めている。しかし、彼らは Phase 1 や 4 の CO<sub>2</sub> 交換に対し、明期の光強度や光量は殆んど影響を及ぼさなかったと報告している。以上のような本実験の結果との若干のくい違いは、Crews らの場合は、設定された光条件の下限値が 2,000ftc (22klx) と高かった為、CO<sub>2</sub> ガス交換が光飽和の状態となって光強度の影響が顕著に認められなかったものと推察される。Sale and Neales の結果は、Phase 4 の CO<sub>2</sub> 吸収が全く認められないという点で、本実験の結果とは明らかな違いを示していた。このような違いが何によってもたらされたのかを、彼らの実験条件と本実験の条件を比較しても不明であった。ただ、彼らの用いたパイナップルの系統が Cayenne 系のもので、我々の Smooth cayenne 系とは異なることから、このような系統の違いが以上のような異なった結果をもたらしたのとも推察される。

パイナップル以外の CAM 植物においては、Kluge ら<sup>37)</sup>が *Tillandsia usneoides* (サルオガセモドキ) について、明期の光強度と CO<sub>2</sub> 交換の日変化の関係を研究している。*T. usneoides* においては、明期の CO<sub>2</sub> 交換は、本実験の結果と同様、強光条件下で Phase 3 の CO<sub>2</sub> 交換の抑制期間が短縮され、Phase 4 の CO<sub>2</sub> 吸収が活発化するというものであった。しかし、*T. usneoides* においては Phase 1 に対する明期の光強度の影響は明確に認められていない。

CAM 型光合成において、CO<sub>2</sub> 交換は葉内の酸含量の動態と密接に関連するものであることから、明期の光強度がパイナップルの葉内の酸含量に及ぼす影響について、以下に考察を加えてみたい。

本実験の結果は、明期の光量の減少は明期の終わりの酸度あるいはリンゴ酸含量を高くし、暗期の終わりの酸度・リンゴ酸含量を低くするような仕方で、葉内の酸含量の日変化の振れ幅を小さくすることを示していた (図 6, 7)。Sale and Neales<sup>83)</sup> もパイナップルにおいて、昼間の光量の低下が本実験の結果と同様な影響を及ぼすと報告している。Crews ら<sup>17)</sup> は、前述した CO<sub>2</sub> 交換の測定と同時平行した葉内の滴定酸度の測定から、明期の光条件は酸度の日変化に殆んど影響を及ぼさなかったと報告している。Crews らの結果は、CO<sub>2</sub> 交換について述べたように、光強度の下限値が 22klx と高かった為に生じたものと推察される。

パイナップル以外の CAM 植物においては、Vickery<sup>112)</sup>が *Bryophyllum calycinan* Salisb. (セイロンベンケイ) で、Barrow and Cockburn<sup>9)</sup>が *Kalanchoe daigremontiana* R. Hamet & Perrier (コダカラベンケイ) において、明期の光強度の増大がリンゴ酸の消失速度を増大させると報告している。いっぽう、夜間の酸含量の増大に対する明期の光量の影響については、Ranson and Thomas<sup>82)</sup>が、総説の中で夜の酸含量の増大の程度は明期の光量の多少、つまり光合成の程度によって影響をうけると述べているが、その実証的な資料は示されていない。近年、Nobel ら<sup>60,62,63,64)</sup> は、サボテンやリュウゼツランの仲間を用い、明期の光量の増大に伴ない暗期の酸含量は増大するという、本実験の結果と同様な結果を報告している。また、彼らの結果では明期の光量と夜の酸蓄積量の間には、飽和現象が認められている。

Sale and Neales<sup>83)</sup> は、パイナップルの地上部について 1 日当たりで求めた CO<sub>2</sub> 収支の結果は、実際圃場下での CGR をよく説明するものであったと報告している。従って、地上部の CO<sub>2</sub> 収支や酸含量と明期の光強度や光量の関連を総合的に検討することは、パイナップルの物質生産を考えるうえで、重要な情報を与えるものと考えられる。以下は、このような観点から、本実験の結果について検討を加えることにしたい。

本実験の CO<sub>2</sub> 収支と明期の平均光強度の関係は、明期の光強度の上昇に伴い 1 日当たりの CO<sub>2</sub> 収支は増大し、平均光強度が 30~40klx 以上では定常値に達することを示していた (図 4)。Sale and Neales<sup>83)</sup> は、野外条件下のパイナップルにおいて夜の CO<sub>2</sub> 吸収量と昼間の光合成有効放射量との関係を調査し、光不飽和型と飽和型の 2 種類の関係を認めている。彼らの飽和型曲線においては、夜の CO<sub>2</sub> 収支は昼の光合成有効放射量が 6~8 MJ/m<sup>2</sup>/day (全日射量; 287~382 cal/cm<sup>2</sup>/day) 以上の光量下で定常値を示している。本実験における結果を、1 klx の光が 1.14 × 10<sup>2</sup> cal/cm<sup>2</sup>/min の日射量に相当する<sup>11)</sup>として、

各CO<sub>2</sub>収支項が定常値に達した30–40klx（日長11:5時間）の値を換算すると、その日射量は234–315cal/cm<sup>2</sup>/dayとなり、Saleらの結果の約82%となり、両者の結果はほぼ一致する。

夜の酸蓄積量と昼の日射量の関係についてみると、本実験においては日射量の増大に伴い滴定酸度とリンゴ酸含量の増大が認められ、上限値は得られなかった（図11, 12）。CO<sub>2</sub>収支の結果から、夜の酸蓄積量が飽和状態になる日射量を推定すると、234–315cal/cm<sup>2</sup>/dayで、酸含量の実験で得た最大日射量は179cal/cm<sup>2</sup>/dayと低い値であった。また、Sale and Neales<sup>83)</sup>は、パインアップルの夜の滴定酸度は239–287cal/cm<sup>2</sup>/dayの日射量下で飽和すると報告している。つまり、本実験において夜の酸蓄積量が定常値に達しなかった原因は、昼間の日射量が不足していたと考えられる。

パインアップル以外のCAM植物で昼の日射量が夜のCO<sub>2</sub>収支や酸蓄積量に及ぼす影響についてみると、夜のCO<sub>2</sub>収支の飽和値は、*Ferocactus acanthodes* var. Britonとvar. Roseで310cal/cm<sup>2</sup>/day<sup>60)</sup>、*Opuntia ficus-indica* (L.) Milleroで218–240cal/cm<sup>2</sup>/day<sup>64)</sup>、*Bryophyllum daigremontiana*（ベニベンケイ）では269cal/cm<sup>2</sup>/day<sup>62)</sup>の日射量下で得られている。夜の酸含量の飽和値は、*Agave deserti* Engelmで362cal/cm<sup>2</sup>/day<sup>62)</sup>、*Opuntia chlorotica*, *O. basilaris*, *Stenocereus gunmosus*で229cal/cm<sup>2</sup>/day<sup>63)</sup>の日射量下で得られている。今までに得られたCAM植物の夜のCO<sub>2</sub>収支や酸蓄積量が飽和値に達する昼の日射量は、植物の種によって異なるものの、ほぼ220–360cal/cm<sup>2</sup>/dayの範囲である。次に、昼間の酸消失速度に対する日射量の影響についてみると、本実験では10時から17時の間の酸消失量は、その間の日射量が100–150cal/cm<sup>2</sup>/7hで定常値に達していた（図9, 10）。先に述べたように1klxが1.14×10<sup>2</sup>cal/cm<sup>2</sup>/minの日射量に相当するとして換算すると、100–150cal/cm<sup>2</sup>/7hの日射量は、平均21–31klxの照度で光を照射したことになる。この平均光強度は、CO<sub>2</sub>交換速度で明期のCO<sub>2</sub>放出速度が定常値に達した光強度と一致する（図4）。パインアップルについて、このような酸消失速度と日射量の間関係を認めた結果は見当たらないが、*Kalanchoe daigremontiana* R. Hamet & Perrier（コダカベンケイ）において、Barrow and Cockburn<sup>3)</sup>は、明期のリンゴ酸消失速度が500μmol/m<sup>2</sup>/s（約22klx）の光の下で定常値に達すると報告している。

本実験におけるCO<sub>2</sub>交換の測定は実験室内の人工照明下で行ない、酸含量の測定はガラス室内の自然日射条件下で行なったものである。従って、昼間の日射分布パターンは両実験で全く異なったものであった。しかし、CO<sub>2</sub>ガス交換と葉内の酸含量に及ぼす光強度の影響を比較検討すると、各々の現象はよく対応するものであった。つまり、明期の光強度が上昇するときに観察された、CO<sub>2</sub>交換のPhase 3のCO<sub>2</sub>放出量の減少と期間の短縮は、昼の日射量の増大に伴ない葉内の酸消失速度が促進され、葉内の酸レベルがより低くなるということと対応していた。また、高光強度時での夜のCO<sub>2</sub>吸収量の増大は、高日射条件時でのより大きな酸蓄積量ともよく対応した現象であった。

ここで、本実験で認められたCO<sub>2</sub>交換と酸含量およびそれをめぐる光条件の関連をCAM型光合成の炭素フローにそって簡単に考察を加えてみたい。CAM型光合成においては<sup>8,19,33,34,38,43,66,75,78,80,98,102)</sup>、夜間に気孔を通して植物体内に入ったCO<sub>2</sub>は、葉肉細胞内でPhosphoenolpyruvate carboxylase (PEP-C)の働きで、リンゴ酸の形で固定され、その後液胞内に貯えられる。明期の開始とともに、オキザロ酢酸を経てリンゴ酸は液胞から細胞質へ流失し、malate dehydrogenase (MDH)やPEP carboxykinase (PEP-CK)<sup>19,36)</sup>の働きにより、リンゴ酸からCO<sub>2</sub>が遊離される。このCO<sub>2</sub>は光化学反応と共役した葉緑体内のCalvinサイクルにとり込まれ、炭水化物に転換される。さらに、夜のCO<sub>2</sub>吸収のPEPサイクルの基質PEPは、昼間に蓄積された炭水化物（主にグルカン）から解糖系<sup>74,81,98)</sup>をへて供給される。本実験で得られた、明期の光の強さが強くなるにつれ、Phase 3のCO<sub>2</sub>放出速度が小さくなった現象（図3）は、光強度の上昇に伴ないCalvinサイクルへのCO<sub>2</sub>吸収が増大し、体外へ漏出するCO<sub>2</sub>の量が少なくなったことを示しているものと考えられる。また、強光条件下で昼間のリンゴ酸含量がより低下し（図7）、Phase 4のCO<sub>2</sub>吸収がより活発化する（図3）のは、液胞に貯蔵されるリンゴ酸含量に限界があり、強光によるCalvinサイクルへのCO<sub>2</sub>吸収が、前夜に貯えられたCO<sub>2</sub>の量を凌駕するために、CO<sub>2</sub>

源となるリンゴ酸の消失が促進され、CO<sub>2</sub>源が体内から体外へ移行した結果と考えられる。

さらに、強光条件下において、Phase 1 (夜) の CO<sub>2</sub> 吸収速度や吸収量が增大し (図 3, 4), また酸の蓄積量も増大する現象 (図 6, 7) は、昼間により多量の炭水化物 (グルカン) が蓄積され、夜間の CO<sub>2</sub> 固定の基質である PEP を生産する原料とその生成系である解糖系を動かすエネルギー源が増大したためと考えられる。さらに、明期の光強度の増大は、明期の終わりの酸含量の下限値を低下させる (図 6, 7) ことが認められた。これは、葉内のリンゴ酸貯蔵プールの容量の増大を意味し、この面からも CO<sub>2</sub> 吸収量が増大したのと考えられる。

以上のような仕方では、明期の光強度の上昇はパインアップルの CO<sub>2</sub> 収支を物質生産的に拡大する方向へ動かしたのと考えられる。しかし、各 CO<sub>2</sub> 収支項と明期の光強度の関係のみならず、明期の光強度は 30-40klx 以上の条件下では CO<sub>2</sub> 収支にもはや影響を与えなくなった。この点については、CAM 型光合成の明期に働く炭素固定回路が Calvin サイクルであること<sup>38,75,78,118</sup>) に由来する現象であると考えられる。通常酸素濃度下で Calvin サイクルが、30-40klx の光強度下で光飽和することは多くの C<sub>3</sub> 植物で知られた特性である。つまり、パインアップルにおいても、明期に働く CO<sub>2</sub> 固定回路が C<sub>3</sub> 植物と同様な Calvin 回路であることから、リンゴ酸由来の CO<sub>2</sub> 固定効率も 30-40klx の光の下で飽和するものと考えられる。さらに、昼の後半の Phase 4 における CO<sub>2</sub> 吸収も Calvin サイクルの光反応特性に制限される。明期の CO<sub>2</sub> 固定が基本的に Calvin サイクルによることは、CO<sub>2</sub> 固定の結果、生産される炭水化物の生産量と明期の光量の間にも上限値をもたらすことになる。夜の CO<sub>2</sub> 吸収の基質とエネルギー源が昼間に生成される炭水化物に存在することから、夜の CO<sub>2</sub> 吸収量と昼の光量の間にも、C<sub>3</sub> 光合成と類似した光反応特性が存在したのと考えられる。

## 摘 要

パインアップルの CAM 型光合成に対する昼間の光強度の影響を研究した。CAM 型光合成では、CO<sub>2</sub> 交換と葉内の酸含量とが密接に関連しているため、光強度をめぐって、これらの形質について実験を行なった。昼間の光強度がパインアップルの CO<sub>2</sub> ガス交換に及ぼす影響について、実験室内の人工照明下で個体を用いて調査を行なった。葉内の酸含量については、3種類の葉位の葉身を用い、ガラス室内の自然日射条件下で日射量の影響を調査した。得られた結果は以下のとおりである。

1. 明期の平均光強度の強弱は、パインアップルの CAM 型 CO<sub>2</sub> 交換の日変化に明らかな影響を与えている。平均光強度が上昇すると、明期における最大 CO<sub>2</sub> 放出速度が小さくなり、CO<sub>2</sub> 放出期間も短くなった。明期の後半に生じる CO<sub>2</sub> 吸収が活発化され、夜の CO<sub>2</sub> 吸収速度も増大した (図 3)。
2. 地上部の CO<sub>2</sub> 交換を夜の CO<sub>2</sub> 吸収、昼の CO<sub>2</sub> 放出、それに 1 日の総 CO<sub>2</sub> 収支に分けて、明期の平均光強度が各 CO<sub>2</sub> 収支項に及ぼす影響を比較すると、明期の平均光強度が上昇するにともない、CO<sub>2</sub> 吸収量は増大し、CO<sub>2</sub> 放出量は減少した。平均光強度が 30-40klx 以上の光の下で、各 CO<sub>2</sub> 収支項は定常値に達した (図 4)。
3. 昼間の日射量の多少は、パインアップルの葉内の酸含量に影響を及ぼした。つまり、日射量の減少は、滴定酸度やリンゴ酸の昼の終わりの最小値を上昇させ、夜の終わりの最大値を低下させるような仕方では、滴定酸度とリンゴ酸の日変化の振れ幅を小さくした (図 6, 7)。
4. 昼の酸消失量 (滴定酸度・リンゴ酸) は調査期間の日射量の増大とともに大きくなり、100~150 cal/cm<sup>2</sup>/期間の日射量下で定常値に達した (図 9, 10)。
5. 夜の酸増大量は、昼の日射量の増大とともに上昇し、本実験の限りでは上限値を認めることができなかつた (図 11, 12)。
6. パインアップルにおいては、滴定酸度で求めた総酸量の 97~99% がリンゴ酸で占められ、この割合は葉位や 1 日の時刻で殆んど変化しなかつた (図 8)。

7. CO<sub>2</sub> ガス交換で得た昼間の CO<sub>2</sub> 放出量や吸収量が定常値に達する平均光強度 (30~40klx) は、1 klx の照度が  $1.14 \times 10^2 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$  の日射量に相当するとして換算すると、酸含量の消失速度が一定になる 100~150 cal/cm<sup>2</sup>/期間という日射量とよく対応した値であった。

## 第2章 日長がパインアップルのCAM型ガス交換に及ぼす影響

CAM 植物はその CAM 型光合成の程度と環境要因の関係から、2 種類に分類される。つまり、種々な環境下においても一定の CAM 型光合成を維持する固定的な CAM 植物 (obligate CAM) と、条件によっては C<sub>3</sub> や C<sub>4</sub> 型の光合成を示す可塑的な CAM 植物 (facultative CAM) である<sup>78)</sup>。後者の型の CAM 植物の中で、*Kalanchoe blossfeldiana* poellniz. cv. Tom Thum (ベニベンケイ) や *K. velutina* Welw. (ナガエベンケイ) は、長日条件下では C<sub>3</sub> 型光合成を示し、短日になると CAM 型光合成をすることが知られている<sup>9,10,11,12,13,18,24,81,82,116)</sup>。しかし、固定的な CAM 植物において、日長が CAM 型光合成に及ぼす影響については充分知られてない。

パインアップルは、固定的な CAM 植物に属すると予想されるが、その栽培期間が周年であることから、日長と CAM 型光合成の関係は、実際栽培条件下の物質生産を考えるうえでも大事な課題である。

Friend and Lydon<sup>20)</sup> は、692日間の日長処理後のパインアップルについて調査し、リンゴ酸含量の日変化からみた CAM 型光合成には、短日と長日処理の間に有意な差はなかったと報告している。Brulfelt ら<sup>12)</sup> は *K. blossfeldiana* poellniz. cv. Tom Thum において、短日処理は処理後50~60日間は PEP カルボキシラーゼの活性を増大させるが、その後は急激な活性低下がおこると報告している。

これまでの研究結果に鑑みて、本実験では50~60日の日長処理を行なったパインアップルを用い、日長がパインアップルの CAM 型ガス交換に及ぼす影響を調査した。日長の影響を明期の平均光強度と光量の両面から解析するために、6種類の光条件下で地上部のガス交換特性の測定を行なった。

### 実験材料及び方法

供試材料は、パインアップル、*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne、ハワイ系 N72 系統である。春実の冠芽苗を沖縄県農業試験場名護支場より入手し供試した。

冠芽苗は、殺菌剤：マンネブダイセン、1,000倍液、に約10分間浸漬消毒したのち、日陰で10日間乾燥させ、1983年4月16日に国頭レキ層土壌をつめた 1/2,000 a ワグネルポットに植え付けた。施肥は基肥としてポット当り堆肥 (市販堆肥「ソイルペット」、N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=0.7~1.3:0.7~1.2:0.7~1.3、重量パーセント) を 1 l、化成肥料 (N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=12:6:10、重量パーセント) を 30 g 施し、追肥は行なわなかった。灌水は2日に1回の割合で行ない、屋外で育成した。

日長処理区として、長日、短日、自然日長の3区を設定した。長日区は、昼を自然日長と人工照明で16時間、夜を8時間とした。人工照明は、植物体頂部で10klxとなるよう、白熱ランプ (日本電池 RF500 WH) を用い、ガラス室内で行った。短日処理区は、屋外に設置した短日処理装置 (小澤700B横型) を用いて行い、昼を7時から17時の10時間、夜を14時間とした。自然日長区は屋外条件下に設置した。長日処理は1983年7月9日に、短日処理は7月22日に開始した。長日区、短日区、自然日長区は、以後 LD, SD, ND 区と略記する。

ガス交換の測定は、アクリルガラス製の通気式同化箱 (幅×高さ×奥行=66×48×98cm) をもちいて行なった。通気量は、差圧計 (横河 d/p セル) によって、また通気空気中の水蒸気圧は相対湿度計 (千野 HMP-14) で測定した。その他の方法は前章で述べたものと同様である。

**Table 3. Average light intensity (klx) and total radiation (cal/cm<sup>2</sup>/day) for long (LD), short (SD) and natural (ND) day-length plants.**

Exp. block	Average light intensity (klx)					
	55	47	36	25	18	10
LD	659	-	439	-	216	120
ND	495	420	316	225	162	91
SD	412	350	270	189	135	83

**Table 4. Number of leaves, leaf area, and specific leaf area (SLA) of the samples in gas exchange measurement of long (LD), short (SD) and natural (ND) day-length plants.**

Exp. block	No. of leaves	Leaf area	SLA
		(cm <sup>2</sup> )	(cm <sup>2</sup> /dwg)
LD	34.7 ± 2.1	6640 ± 887	74.9 ± 2.2
ND	32.3 ± 2.1	6750 ± 222	70.4 ± 1.8
SD	33.0 ± 3.5	5032 ± 527	86.5 ± 4.0

ガス交換の測定は、LD 区については処理後64日目の1983年9月5日から13日にかけて、SD 区については処理後53日目の9月15日から9月24日にかけて、ND 区は9月25日から10月12日にかけて行なった。測定期間中の日長は、LD 区では明期を6時から22時の16時間、SD 区では明期を7時から17時の10時間とし残りを暗期とした。ND 区は、測定開始時の日の出と日の入の時刻が6時19分と18時24分であったことから、測定期間中の明期を6時30分から18時30分の12時間とした。ガス交換の測定は、6種類の光強度の下で行なった。植物体頂部での実際の平均強度は、表3に示したとおりである。表3は、陽光ランプ(東芝D400)の80klxの照度が1 cal/cm<sup>2</sup>/minの日射量に相当する $\rho$ として換算したものである。葉温は、いずれの区においても、明期を30±1°C、暗期を25±1°Cに維持した。測定時の植物体の形状は、表4に示したとおりである。

PEPカルボキシラーゼ(PEP-C)とリンゴ酸の抽出・定量は以下のようにして行なった。調査は各日長処理個体のD葉について、

各々の処理条件下で行なったものである。まず、D葉の中央部より葉の先端方向へ4cmの幅で5ヶ所の採集部位を定めた。1日の時刻の進行にともない、葉先端側の採集部位から順番に基部方向へ採集した。試料はコルクボーラ(Φ=1.6cm)を用い、各調査当り約0.5g(disk 2枚, 4.02cm<sup>2</sup>)を採集した。試料は採集後、秤量瓶を用い精量したのち、氷冷した10ml試験管内で、5mlの抽出用緩衝液; 0.2M Bicine-KOH (pH8.2), 0.2mM EDTA, 0.5mM DTT, を加え、ホモジナイザー(池本, ケミトロン)を用い、30~40秒以内で摩砕した。摩砕液を1層のミラクロス(Calbiochem Co.)で漏過したものを最終抽出液とした。最終抽出液の0.1mlをPEP-C活性の定量に、2mlをリンゴ酸の定量に使用した。

PEP-Cの定量は分光測光法<sup>86,117)</sup>によって、抽出後1~3分以内に行なった。反応液(3ml)の組成は、0.5M Bicine-Mes KOH (pH8.0), 0.1M MgCl<sub>2</sub>, 0.1M NaHCO<sub>3</sub>, 10mM NADH, 60units MDH, 0.1M PEPである。なお、リンゴ酸によるPEP-C活性阻害の日変化を調査するために、反応液に、リンゴ酸無添加区, 1mMリンゴ酸添加区, 2mMリンゴ酸添加区を40mMリンゴ酸(pH7.0, NaOH)により調整した。

リンゴ酸含量の定量は、最終抽出液2mlに1mlの5% HClO<sub>2</sub>を加え、その後に1N KOHを加えて

中和 (pH 5.5) したのち、冷凍保存 ( $-20^{\circ}\text{C}$ ) し、後日分光法<sup>25)</sup>により行なった。分光法による定量は、前章で述べたとおりである。

## 実験結果

### 日長がガス交換の日変化に及ぼす影響

図13に明期の平均光強度を等しくしときの、各日長下での  $\text{CO}_2$  交換の日変化を示した。図13の I は明期の平均光強度を  $55\text{klx}$  に維持したときのものである。 $\text{CO}_2$  交換の日変化は、いずれの日長下においても CAM 型特有の変化を示し、4つの相に分類できるものであった。そして、 $\text{CO}_2$  交換の日変化は、日長処理の影響を受けていることが明らかに認められる。

1日の最大  $\text{CO}_2$  吸収速度は、SD区とND区では夜 (phase 1) で認められ、LD区では明期の後半 (phase 4) で認められた。各 phase での日長の影響を比較すると、まず、phase 1においては、最大  $\text{CO}_2$  吸収速度は  $\text{SD} > \text{ND} > \text{LD}$  の順に日長が長くなるほど小さい値となった。次に、明期の始めに認められる  $\text{CO}_2$  吸収の相、phase 2についてみると、LD区では  $\text{CO}_2$  吸収速度が高く、 $\text{CO}_2$  吸収の持続期間も長くなっている。明期の真中の  $\text{CO}_2$  交換の抑制される相、phase 3についてみると、SD、ND区は  $\text{CO}_2$  補償点を持続するか、 $\text{CO}_2$  の放出を示すのに対し、LD区では  $\text{CO}_2$  吸収は抑制されるが、依然として  $\text{CO}_2$  の吸収を示している。明期の後半の phase 4においては、 $\text{CO}_2$  吸収速度が上昇してゆく程度は、 $\text{SD} > \text{ND} > \text{LD}$  の順に小さく、最大  $\text{CO}_2$  吸収速度も  $\text{SD} > \text{ND} > \text{LD}$  の順に小さくなっている。

図13の II は、明期の平均光強度を  $18\text{klx}$  にした場合の  $\text{CO}_2$  交換の日変化を示している。 $\text{CO}_2$  交換の日変化の仕方と日長の関係は、 $55\text{klx}$  の場合とほぼ同様で本質的差異はみられない。

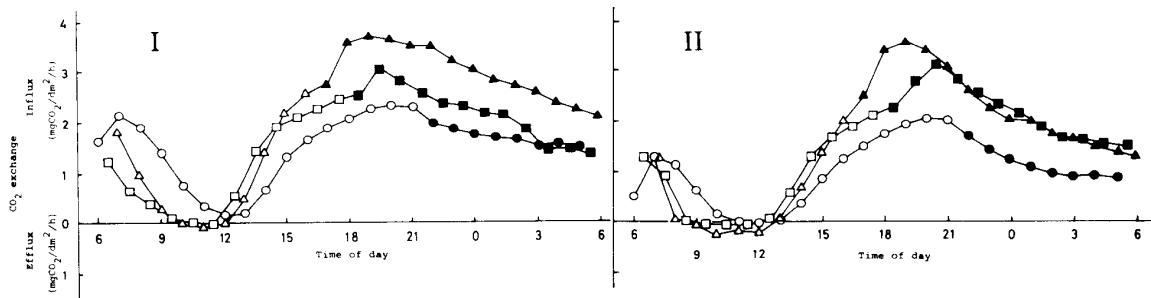


Fig. 13. Effect of day length on diurnal  $\text{CO}_2$  exchange patterns at pineapple shoots. I and II in the figure show  $55\text{klx}$  and  $18\text{klx}$  of light intensity on the plant top, respectively. ●: LD dark, ○: LD light, ■: ND dark, □: ND light, ▲: SD dark, △: SD light. SD: short day-length, ND: natural day-length, LD: long day-length.

次に、図14は明期の総光量を  $412\sim 439\text{cal}/\text{cm}^2/\text{day}$  の範囲で一致させたときの  $\text{CO}_2$  交換の日変化を示したものである。明期の光量を等しくした場合にも日長の影響は明らかに認められる。つまり、1日の最大  $\text{CO}_2$  吸収速度は、SD、ND区では phase 1に、LD区では phase 4に認められる。phase 1での最大  $\text{CO}_2$  吸収速度は  $\text{SD} > \text{ND} > \text{LD}$  の順に小さくなり、phase 4においても  $\text{SD} = \text{ND} > \text{LD}$  の順に小さい。phase 2での最大  $\text{CO}_2$  吸収速度は  $\text{SD} > \text{ND} > \text{LD}$  の順に小さいが、 $\text{CO}_2$  吸収速度の減少の程度はLD区



で小さく、その結果として phase 2 の持続期間が LD 区で長くなっている。以上のように、明期の総光量を等しくするように平均光強度を日長によって調整した場合、CO<sub>2</sub> 交換の日変化には、日長処理と共に平均光強度の高低も影響するように考えられる。

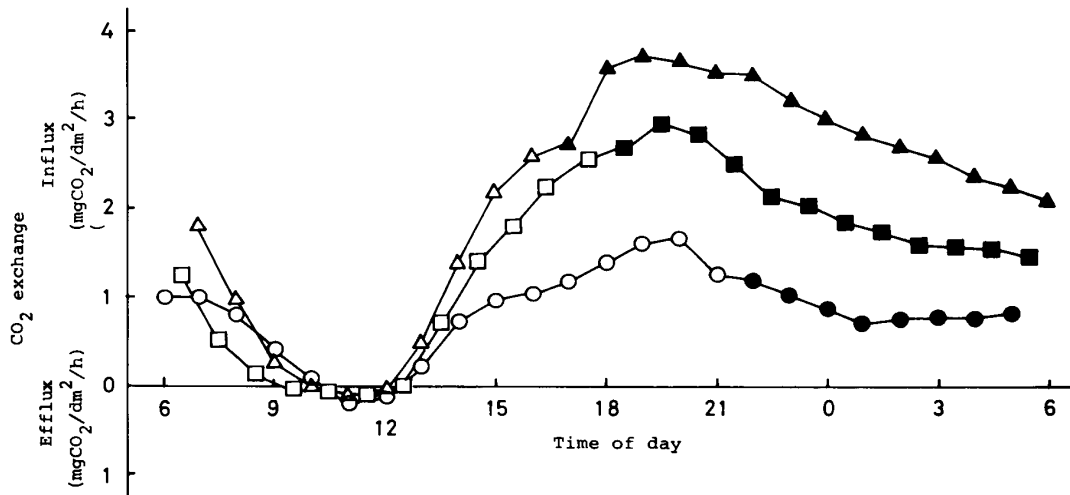


Fig. 14. Effect of day-length on diurnal CO<sub>2</sub> exchange patterns at pineapple shoots when total light quantity of 412 - 439 cal/cm<sup>2</sup>/day in light period was identical among all the experimental blocks. Average light intensity in blocks SD, ND and LD was 55, 47, and 35 klx, respectively. Symbols are the same as in Fig. 13 .

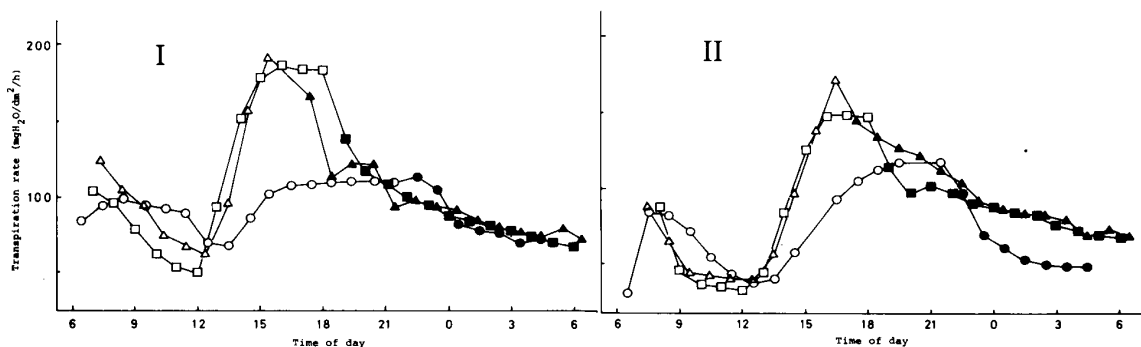


Fig. 15. Effect of day-length on diurnal transpiration patterns at pineapple shoots. Figures and symbols in the figure are the same as in Fig. 13.

明期の平均光強度を55klxに保ったときの蒸散速度の日変化を図15のIに示した。phase 1においては、各日長処理区の間には違いは認められない。phase 2と3においては、いずれの処理区においても蒸散速

度は時間の推移とともに小さくなる傾向がみられる。しかし、LD区は減少の程度が小さく、phase 2と3の間にも高い蒸散速度を維持している。phase 4においては、SD区とND区の間には差が認められないが、LD区は他の2区に比べ明らかに小さい蒸散速度を示している。

図15のIIは、明期の平均光強度を18klxにしたときの蒸散速度の日変化を示している。各処理区での蒸散速度の推移は、55klxの光の下で認められたものと同様である。

明期の総光量を等しくしたとき(412-439cal/cm<sup>2</sup>/day)の蒸散速度の日変化を図16に示した。LD区ではphase 4とphase 1で他の2区に比べ蒸散速度は明らかに小さい。SD区とND区はphase 4とphase 1でほぼ同様な推移を示している。phase 2とphase 3では、いずれの処理区においても、蒸散速度は時間の経過に伴い小さくなる傾向にあり、その値はSD>LD>NDの順に小さくなっている。つまり、蒸散速度においても、1日の総光量より平均光強度や日長処理のほうが、より強い影響をもつものと考えられる。

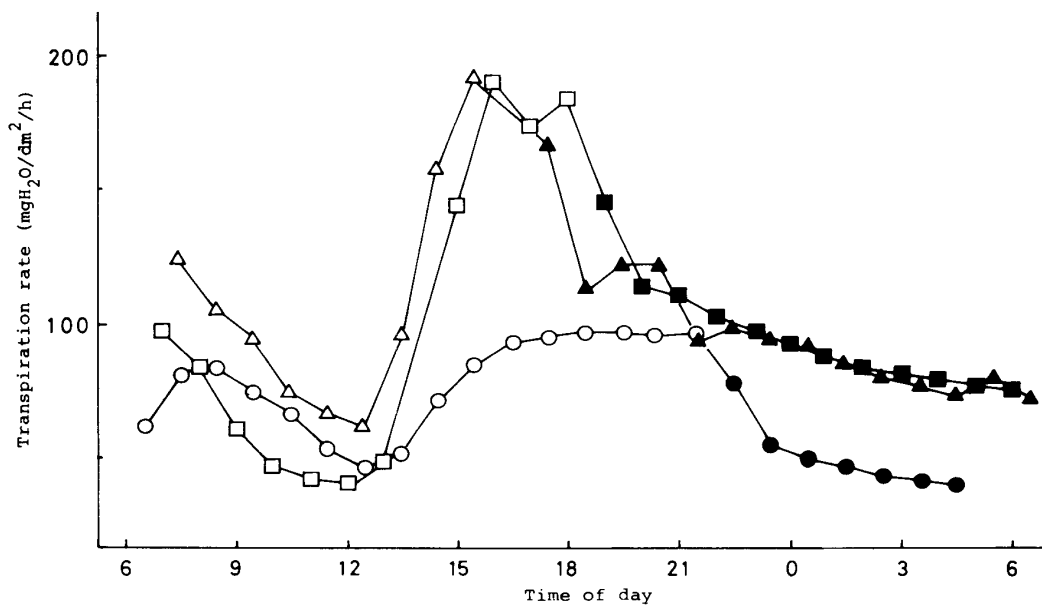


Fig. 16. Effect of day-length on diurnal transpiration patterns at pineapple shoots when total light quantity of 412 - 439 cal/cm<sup>2</sup>/day in light period was identical among all the experimental blocks. Average light intensity in SD, ND and LD block was 55, 47 and 35 klx, respectively. Symbols are the same as in Fig. 13.

ガス交換を制御する気孔開度は、水蒸気交換係数 (Gs) によって表わすことができ、Gsは次式<sup>21,67,103,109,115)</sup>によって求められる。

$$Gs = T / (e_{int} - e_a) \quad \dots (1)$$

ここで、Tは蒸散速度、 $e_{int}$ は葉内の水蒸気圧、 $e_a$ は同化箱内空気の水蒸気圧である。Gsを個体状態で求めることは、気相の境界層抵抗 ( $r_a$ ) が空気の攪はん程度や葉の形状に影響をうけること<sup>21,103)</sup>から、きわめて複雑な要因を含んでいると考えられる。本実験においては、同化箱内にファンを設置し空気の攪はんを充分に行ない、植物体の形状もそれ程大きな相違はなかったことから、 $r_a$ はほぼ同様で、(1)式によって求めたGsが、パイナップル地上部での個体状態でのガス拡散系における気孔コンダクタ

ンスを表すものと考えた。

図17の I は、明期の平均光強度を55klx に維持したときの水蒸気交換係数 (Gs) の日変化を示している。Gs の1日内の最大値は、いずれの日長処理区においても phase 1 で認められる。phase 1 の23時以後のGs はLD区で大きく、SDとND区は同様な値を示している。明期においては、LD区でGsが小さくなる期間が長く、SDとND区はほぼ同様な推移を示している。

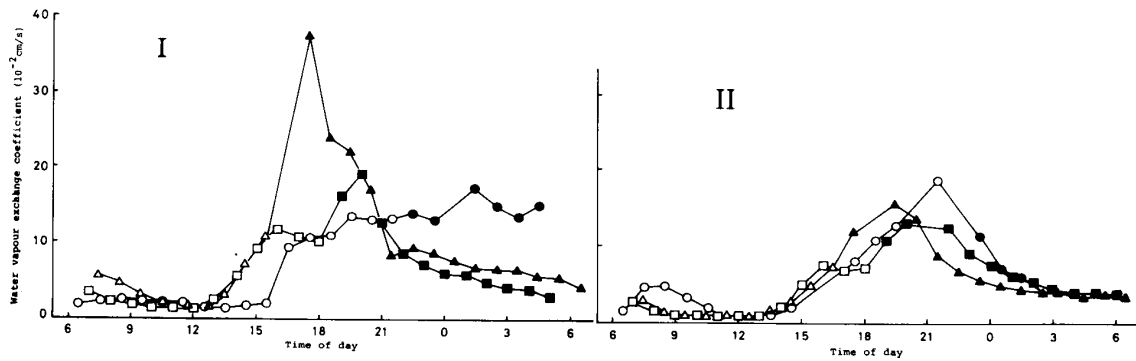


Fig. 17. Effect of day-length on diurnal patterns of water vapour exchange coefficient at pineapple shoots. Figures and symbols in the figure are the same as in Fig. 13.

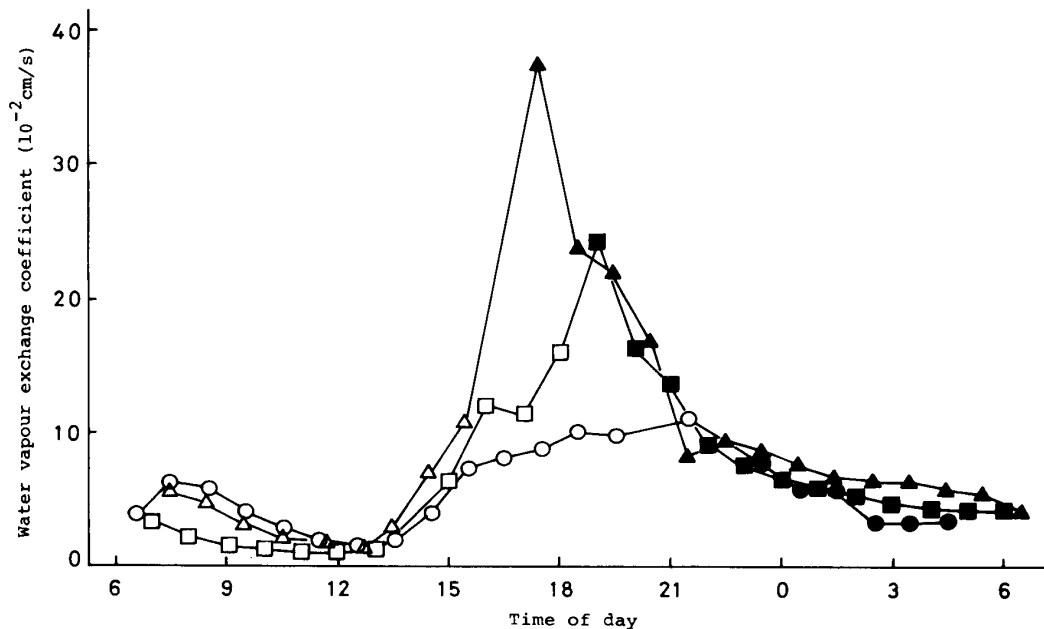


Fig. 18. Effect of day-length on diurnal patterns of water vapour exchange coefficient at pineapple shoots when total light quantity of  $412 - 439 \text{ cal/cm}^2/\text{day}$  in light period was identical among all the experimental blocks. Average light intensity in blocks SD, ND and LD was 55, 47 and 35 klx, respectively. Symbols are the same as in Fig. 13.

図17のIIは、明期の平均光強度を18klxにしたときGsの推移を示している。各処理区のGsの日変化は、ほぼ類似した推移を示している。ただ、phase 2と4でLD区のGsが他の区に比べ大きくなるのが特徴的である。

明期の光量を等しくした(412~439cal/cm<sup>2</sup>/day)ときの、Gsの推移を図18示した。1日の内の最大Gsは、SDとND区ではphase 1で、LD区ではphase 4で認められた。phase 1でのGsの推移には、処理区による差は殆んど認められなかった。phase 1でのGsはSD>ND>LDの順に小さくなっていく。ここにおいても、Gsは1日の光量よりも、平均光強度や日長処理により影響を受けているようである。

### 日長がCO<sub>2</sub>収支に及ぼす影響

前節では、日長がガス交換の日変化に及ぼす影響について述べた。本節ではパイナップルの物質生産を支えるCO<sub>2</sub>収支について、日長の影響を検討してみたい。まず、図19はphase 1におけるCO<sub>2</sub>収支と明期の光量との関係に対して、日長がどのような影響を及ぼすかを調べたものである。SD区では明期の光量が約200cal/cm<sup>2</sup>/dayまでphase 1のCO<sub>2</sub>収支は急増し、その後約200cal/cm<sup>2</sup>/day以上の光量下で定常値に達している。ND区では約150cal/cm<sup>2</sup>/day以上の光量下で定常値となっている。LD条件下では、設定した光量の範囲では、phase 1のCO<sub>2</sub>収支に差が認められない。さらに、各処理区で得られた定常値を比較すると、SD>ND>LDの順に小さく、パイナップルのphase 1のCO<sub>2</sub>収支は短日条件になるほど増大し、明期の光に対するphase 1のCO<sub>2</sub>吸収の光利用効率が高くなることを示している。

次に、明期の後半(phase 4)でのCO<sub>2</sub>収支をみやすものが図20である。いずれの日長下でも250~290cal/cm<sup>2</sup>/dayの光量下でCO<sub>2</sub>吸収量は定常値に達している。各処理区で得られた定常値は、LD>ND>SDの順に小さく、phase 1で得られた結果とは逆である。phase 4におけるCO<sub>2</sub>収支は長日条件下で増大し、その時の光利用効率もLD条件下で高くなる。

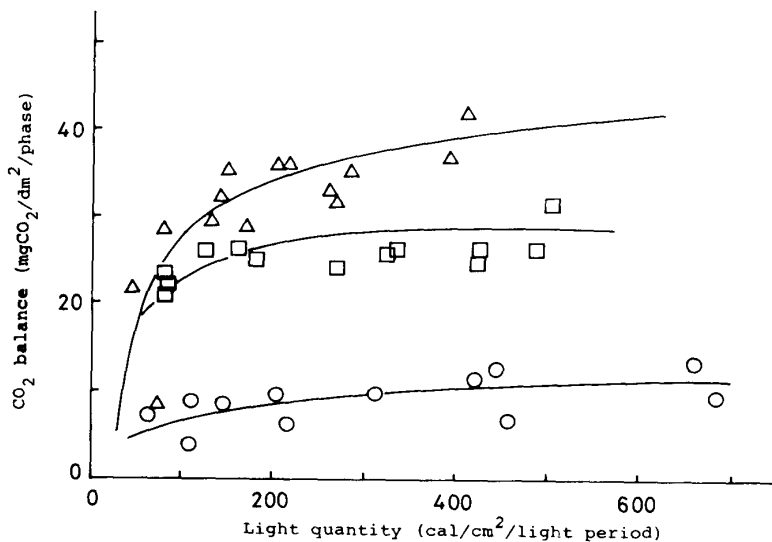


Fig. 19. Effect of day-length on the relationship between CO<sub>2</sub> balance at pineapple shoots in phase 1, dark period, and total light quantity in preceding light period.  $\Delta$ : SD,  $\square$ : ND,  $\circ$ : LD.

図21は日長処理が1日のCO<sub>2</sub>収支に及ぼす影響を示している。いずれの処理区においても、明期の光量が250~290cal/cm<sup>2</sup>/day以上の光量下でCO<sub>2</sub>収支は定常値に達している。各定常値を比較すると、SD>ND>LDの順に小さく、1日のCO<sub>2</sub>収支は短日条件下で良くなることを示している。また、低光量下でのCO<sub>2</sub>収支曲線の立ち上がりは、LD区で小さい。

### CAM性と日長の関係

1日のCO<sub>2</sub>収支は短日条件下で大きくなり、phase 1でのCO<sub>2</sub>収支も短日条件下で促進されることが明らかになった。1日のCO<sub>2</sub>収支に占めるphase 1のCO<sub>2</sub>吸収量の割合<sup>70)</sup>、つまり

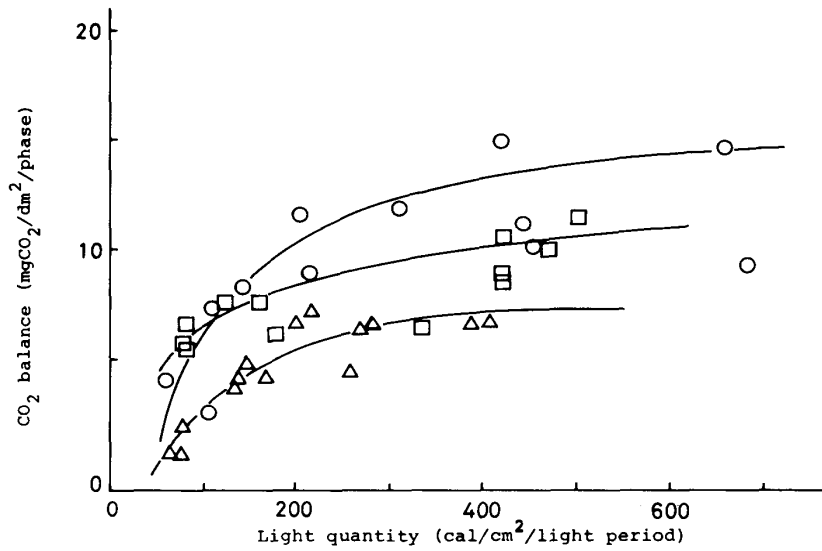


Fig. 20. Effect of day-length on the relationship between  $\text{CO}_2$  balance at pineapple shoots in phase 4, the last half part of light period, and total light quantity in light period. Symbols are the same as in Fig. 19.

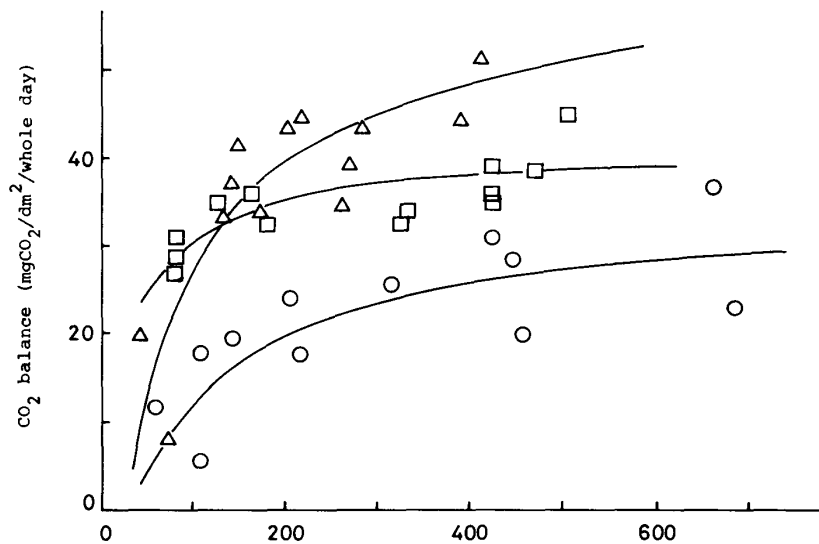


Fig. 21. Effect of day-length on the relationship between  $\text{CO}_2$  balance at pineapple shoots in a whole day and total light quantity in light period. Symbols are the same as in Fig. 19.

CAM性の程度を比較したのが図22である。日長処理と明期の総光量の両方がCAM性に影響を及ぼしていることが明らかに認められる。いずれの日長区においても、明期の光量の増大とともにCAM性は低

下し、約 $220\text{cal/cm}^2/\text{day}$ 以上の光量下で定常値に達する。各処理区で得られた定常値を比較すると、日長処理の影響が認められ、SD区では80%以上の高いCAM性を示すのに対し、LD区では40%前後の低い値となっている。短日条件下においては、夜の $\text{CO}_2$ 吸収が促進され、1日の $\text{CO}_2$ 収支の80%を占める程度までCAM性が強化される。

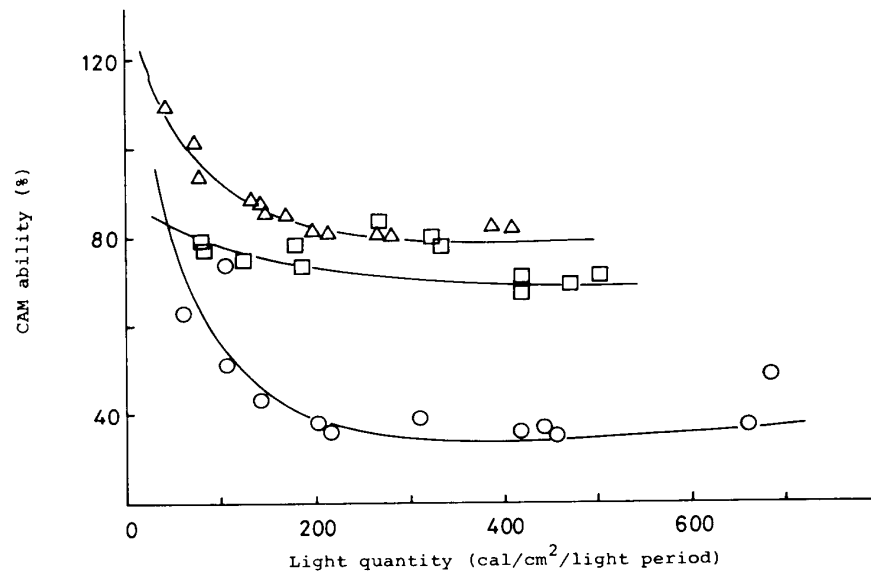


Fig. 22. Effect of day-length on the relationship between CAM ability at pineapple shoots and total light quantity in light period. Symbols are the same as in Fig. 19.

#### CO<sub>2</sub> 吸収速度と水蒸気交換係数の関係

植物葉身における $\text{CO}_2$ 吸収過程は、主に気孔部分を中心としたガス拡散過程と葉肉細胞内での $\text{CO}_2$ 固定反応系の2つに分けて考えることができる。日長が葉の気孔開度を介して $\text{CO}_2$ 吸収過程に及ぼす影響を比較したのが図23から図25である。図23のIは、明期の平均光強度を $55\text{klx}$ にしたときのphase 1における $\text{CO}_2$ 吸収速度と気孔開度（水蒸気交換係数、 $G_s$ ）との関係を示している。SDとND区では、 $G_s$ と $\text{CO}_2$ 吸収速度は指数関数的な関係にある。LD区では $G_s$ と $\text{CO}_2$ 吸収速度の間に一定の関係は認められない。さらに、 $0.1\text{sec/cm}$ 以上の $G_s$ の下での $\text{CO}_2$ 吸収速度は、 $\text{SD} > \text{ND} > \text{LD}$ の順に小さく、気孔開度が充分なとき $\text{CO}_2$ 吸収速度は短日条件下で高くなることを示している。

図23のIIは明期の平均光強度を $18\text{klx}$ にしたときの $G_s$ と $\text{CO}_2$ 吸収速度との関係を示している。LD下で両者に直線関係が成り立つ以外は、 $55\text{klx}$ 下で認められたものと同様な現象が認められる。

図24のIは明期の平均光強度を $55\text{klx}$ にした時のphase 4における $G_s$ と $\text{CO}_2$ 吸収速度との関係を示している。 $G_s$ と $\text{CO}_2$ 吸収速度との間には、直線関係が認められる。LD区での $\text{CO}_2$ 吸収速度がわずかに小さくなる傾向にあるが、日長処理による差は余り明確ではない。

明期の平均光強度を $18\text{klx}$ にした時のphase 4における $G_s$ と $\text{CO}_2$ 吸収速度との関係を図24のIIに示した。両者に指数関数的な関係が認められる。 $\text{CO}_2$ 吸収速度と $G_s$ の関係は、SDとND区で差がなく、LD区では同様の $G_s$ の下で $\text{CO}_2$ 吸収が小さくなっている。

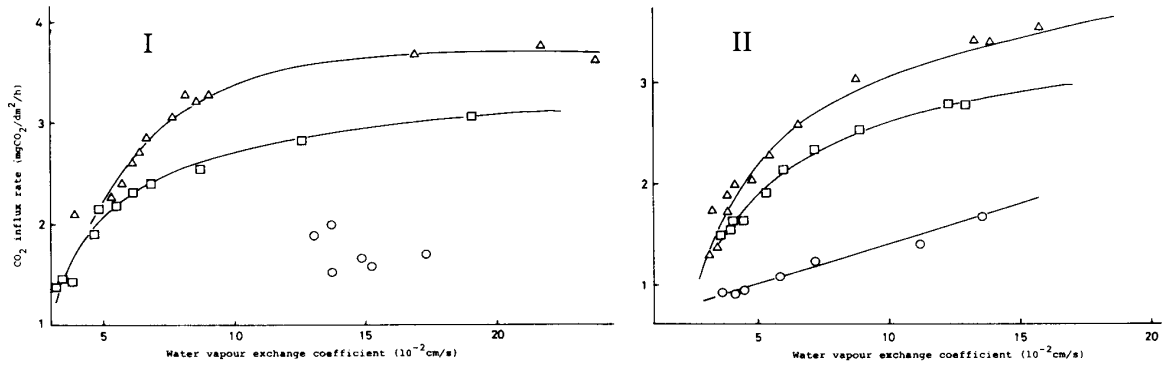


Fig. 23. Relationship between CO<sub>2</sub> influx rate and water vapour exchange coefficient in phase 1. I and II in the figure show 55 klx and 18 klx of light intensity on the plant top, respectively. Symbols are the same as in Fig. 19.

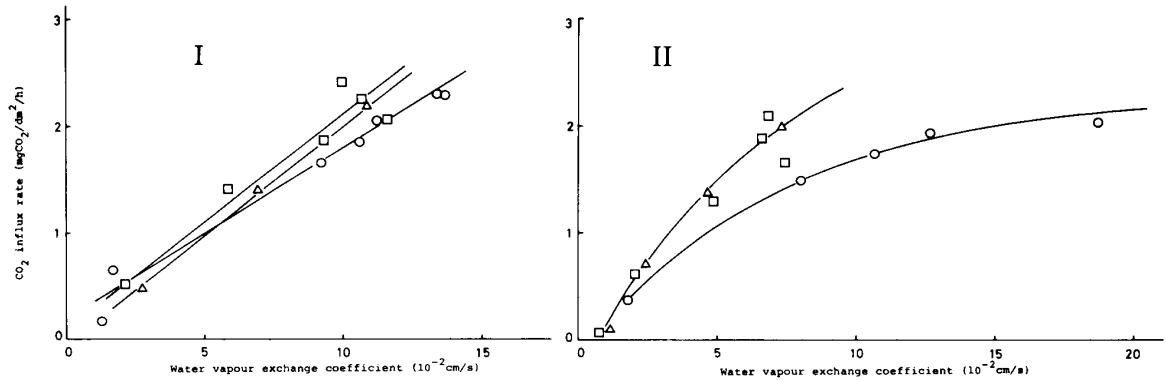


Fig. 24. Relationship between CO<sub>2</sub> influx rate and water vapour exchange coefficient in phase 4. Figures and symbols are the same as in Fig. 23.

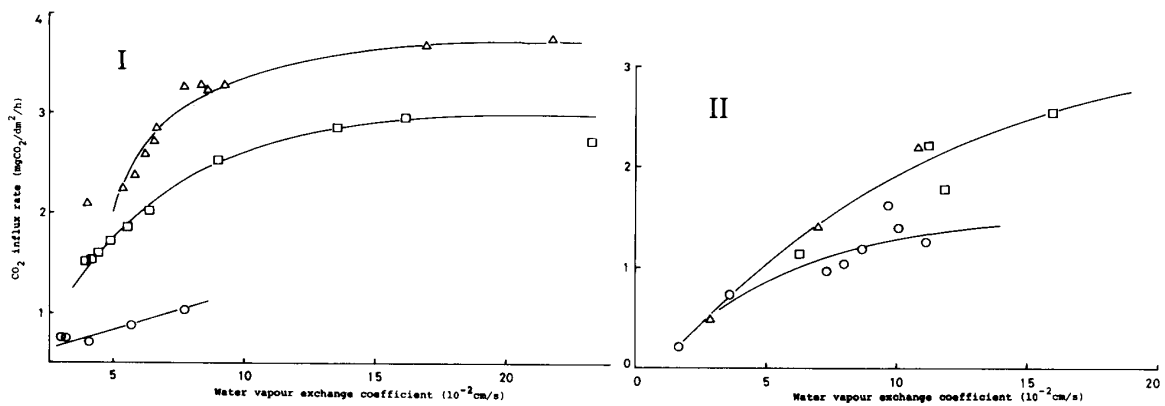


Fig. 25. Relationship between CO<sub>2</sub> influx rate and water vapour exchange coefficient when total light quantity of 412 - 439 cal/cm<sup>2</sup>/day in light period was identical among all the experimental blocks. Average light intensity in blocks SD( $\Delta$ ), ND( $\square$ ), and LD( $\circ$ ) was 55, 47, and 35 klx, respectively. I and II in the figure show phase 1 and phase 4, respectively.

明期の光量を等しくしたとき (412~439cal/cm<sup>2</sup>/day) の phase 1 と 4 での CO<sub>2</sub> 吸収速度と Gs の関係を図25に示した。phase 1 においては (図25の I), SD と ND 区で CO<sub>2</sub> 吸収と Gs は指数関数的相関を示し, LD 区では直線関係を示している。また, 得られた Gs の全ての範囲内で CO<sub>2</sub> 吸収速度は, SD > ND > LD の順に小さく, 明期の光量より平均光強度の大小や日長処理が, 気孔開度以外の要因を通して CO<sub>2</sub> 吸収の増大に作用していることが推察された。

図25の II は, 明期の光量を等しくしたときの phase 4 における CO<sub>2</sub> 吸収速度と Gs の関係を示している。0.05sec/cm以上の Gs の下で, LD 区の CO<sub>2</sub> 吸収速度が SD と ND 区に比べ小さくなっている。

#### PEP カルボキシラーゼ活性とリンゴ酸含量の日変化

葉内の PEP カルボキシラーゼ活性や, リンゴ酸含量に対する日長の影響を調査した結果を図26に示している。図中の丸印で示した反応液にリンゴ酸を添加しないで測定した PEP カルボキシラーゼ活性は, LD 区と SD 区で大きな日変化を示し, ND 区で日変化の程度が小さくなっている。特に, 1 日の内の PEP カルボキシラーゼ (PEP-C) の最大活性は, LD 区では明期の終わりに, SD 区では暗期の始めに認められた。

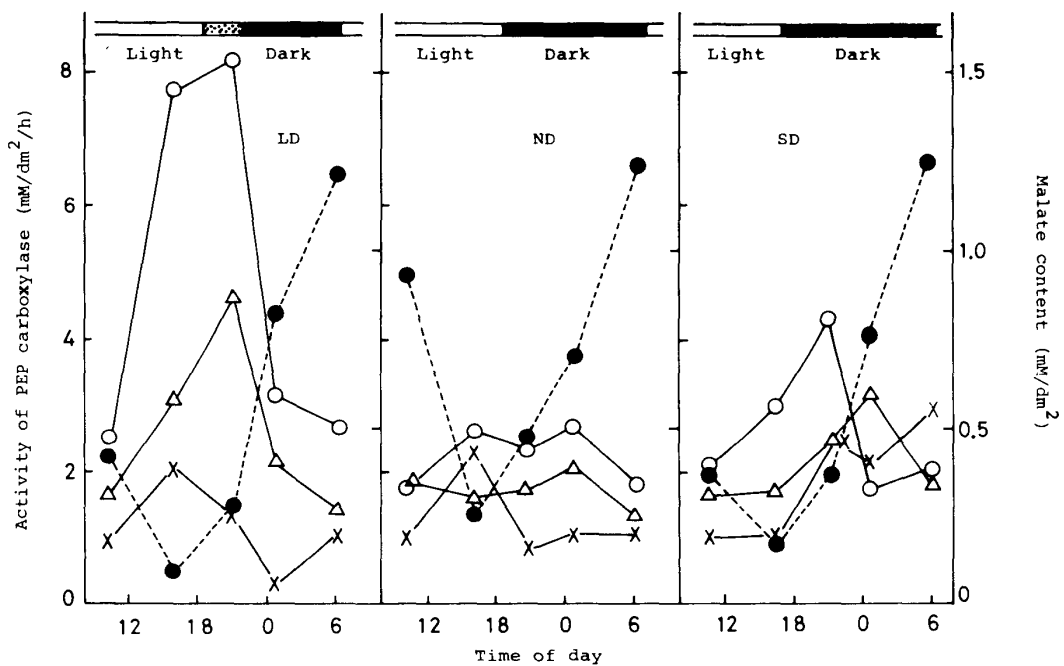


Fig. 26. Effect of day-length on PEP carboxylase (PEP-C) activity and malate content (Sept, 22nd - 23rd, 1983). Dotted part of the bar in the figure LD shows artificial illumination. ●: malate, ○: PEP-C with no malate added to the reaction mixture, △: PEP-C with 1 mM of malate added to the reaction mixture, X: PEP-C with 2 mM of malate added to the reaction mixture.

リンゴ酸含量は明期の終わりに低く, 暗期に増大するという, CAM 植物で従来から認められているのと<sup>34,78,66)</sup>同様な日変化を示した。そして, リンゴ酸含量の増減は, PEP-C 活性の大小と対称的な推移を示している<sup>41)</sup>。また, 暗期の終わり (6時) のリンゴ酸含量には日長処理による差は認められなかった。



図中の三角印と×印は、PEP-C 活性測定反応液に二次的にリンゴ酸を添加し、リンゴ酸による PEP-C 活性の抑制の程度を比較したものである。

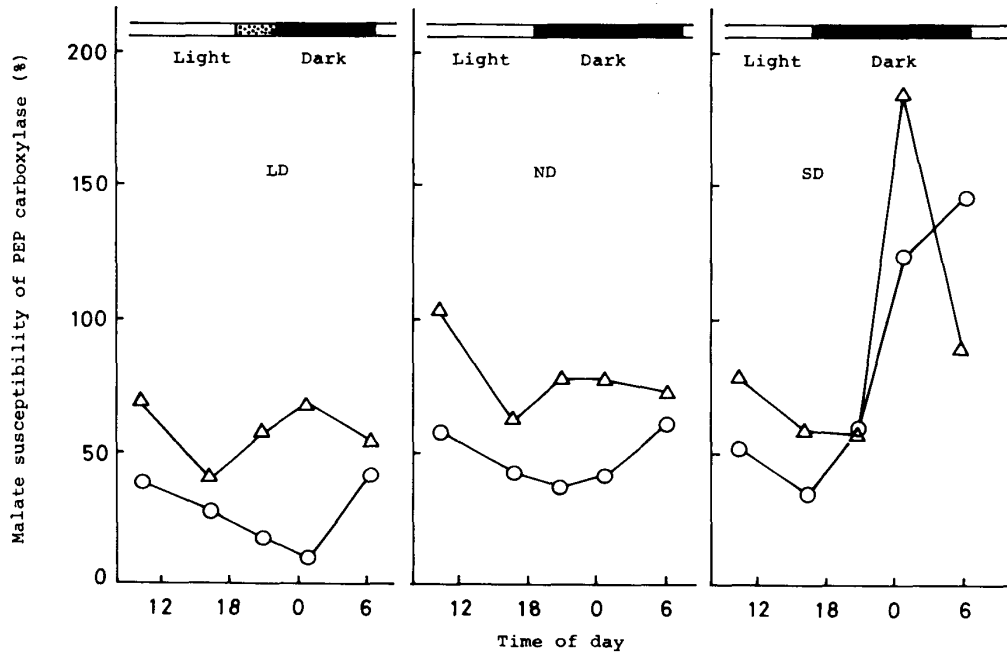


Fig. 27. Effect of day-length on diurnal malate susceptibility patterns of PEP carboxylase. ○: 1 mM of malate added to the reaction mixture, △: 2 mM of malate added to the reaction mixture.

そこで、リンゴ酸による PEP-C 活性の抑制の程度を、リンゴ酸無添加区の活性に対する割合として表わしたのが、図27である。PEP-C 活性のリンゴ酸による抑制は、日変化し、明期の終わりから暗期の始めに抑制の程度が大きかった。そして、暗期中・後期はリンゴ酸による PEP-C 活性阻害の程度が小さくなる傾向にあった。さらに、SD 区では暗期においては、リンゴ酸による PEP-C 活性阻害が生じない。

## 考 察

日長がパイナップルの CO<sub>2</sub> ガス交換に影響を及ぼすことが明らかになった。つまり、短日条件下においては、夜の CO<sub>2</sub> 吸収が促進され、長日条件下においては昼の CO<sub>2</sub> 吸収が促進された (図13)。 *Kalanchoe blossfeldiana* Pollniz. cv. Tom Thum (ベニベンケイ) や *K. velutira* Welw. (ナガエベンケイ) は、長日条件下では C<sub>3</sub> 光合成を営み、CO<sub>2</sub> の殆んどを昼間に吸収する。そして、短日になるとこれらの植物は CAM 型光合成を示し、昼の CO<sub>2</sub> 吸収が抑制され、夜に CO<sub>2</sub> 吸収を示すようになる (9,10,11,12,13,14,18,24,81,82,116)。本実験で得られたパイナップルの CO<sub>2</sub> 交換に及ぼす日長の影響は、基本的には、*K. blossfeldiana* や *K. velutira* で認められたものと近似している。しかし、パイナップルにおいては、長日条件下での昼の CO<sub>2</sub> 吸収が促進されるものの、CAM 型光合成が消失してしまうことはない。

明期の平均光強度を等しくしたり、総光量を等しくして比較したパイナップルの各日長処理区での

CO<sub>2</sub> 交換 (図14) は、CAM 型光合成に対しては、明期の光量の多少よりも日長処理のほうがより強い影響を及ぼすことを示していた。このことは、明期の光量の多少によってもたらされるであろう、葉内の CAM 型光合成の基質の量的変化より、むしろ、日長によって直接影響をうけるような要因、例えばフィトクローム活性<sup>12)</sup>などが、日長処理により影響を受けることを示唆している。

Friend and Lydon<sup>20)</sup> は、パインアップルを4種類の日長下で692日にわたり育成し、葉内のリンゴ酸含量の日変化から、日長処理はパインアップルの CAM 型光合成に影響を及ぼさなかったと報告している。本実験においても、日長処理条件下 (屋外とハウス内) で調査した、D葉でのリンゴ酸含量の日変化には、日長処理による違いは明らかではなかった (図26)。本実験のガス交換測定とリンゴ酸含量についての測定結果、及び Friend and Lydon の実験結果のくい違いの原因については、なお不明である。Brulfelt ら<sup>12)</sup> は、*K. blossfeldiana* Poellnize. Tom Thumb において、短日処理による CAM 型光合成の促進は、処理後50~60日目に最大となり、その後低下すると報告している。従って、Friend and Lydon の実験結果は、このような処理日数の違いの為に生じたとも考えられる。さらに本実験におけるリンゴ酸含量とガス交換実験のくい違いは、前者が葉身レベルで葉位を固定して行なったのに対し、後者は個体の地上部全てについての測定結果であるという、調査対象の水準の違いによってもたらされたとも考えられる。以上の詳細な原因については今後の検討が必要である。

以上のべたように、本実験の範囲内でもガス交換の結果と葉内のリンゴ酸についての結果は、必ずしも一致したものではなかった。以下には、日長処理が及ぼす影響の仕方についてガス交換を主体にして若干の考察を加えてみたい。

まず、短日処理によるパインアップルの CO<sub>2</sub> 交換は phase 1 で活性化された (図19)。このときの CO<sub>2</sub> 吸収速度の増大は、気孔開度の増大より、葉内の CO<sub>2</sub> 固定能力に由来することが推定された (図23)。しかし、CAM 型光合成の phase 1 の CO<sub>2</sub> 固定酵素である PEP-C の暗期の活性には、日長処理による違いは殆んど認められなかった (図26)。そして、図26に示した、夜の PEP-C 活性は、2~2.5mM CO<sub>2</sub>/dm<sup>3</sup>/h で、これは88~110mg CO<sub>2</sub>/dm<sup>3</sup>/h に相当する値で、図11で認められた夜の CO<sub>2</sub> 吸収速度と比較すると40~100倍のポテンシャルを示している。つまり、in vitro での活性ではあるが、パインアップルの PEP-C の夜の CO<sub>2</sub> 固定能力は極めて高い状態にあり、短日条件下での夜の CO<sub>2</sub> 固定能力の増大は、PEP-C 活性とは異なる部位で制御されるものと考えられる。

Greenway ら<sup>23)</sup> は、*Mesembryanthemum crystallinum* (ハナイズミ) において、in vivo の最大活性を得るような反応液 (pH8.0) で測定した PEP-C の特性より、低い pH (pH6.5)、つまり、in vitro の状態で余り高い活性を出さないような反応液で測定した PEP-C の特性のほうが、夜のリンゴ酸合成をよりよく説明できるものであったと報告している。そして、彼らは、低 pH 反応液での PEP-C 特性が、in vitro での代謝特性をよりよく再現し、in vitro での酵素特性調査法のあり方に疑問を提示している。従って、本実験においても、PEP-C 活性は、その最大活性が得られるような反応液で調査したため、前述したような PEP-C 活性の違いが生じたのかもしれない。

Winter ら<sup>117,119,120)</sup> は、*Mesembryanthemum crystallinum* (ハナイズミ) を用い、CAM 型光合成の PEP-C の in vitro での昼の不活性化と夜の活性化を抑制するのは、リンゴ酸に対する PEP-C の感受性の日変化のためであると報告している。つまり、昼間に葉内のリンゴ酸レベルが低いにもかかわらず、PEP-C が活性化しないのは、昼間に PEP-C のリンゴ酸による活性阻害の感受性が高いためであり、他方、リンゴ酸レベルの高い夜に PEP-C が充分に働きうるのは、その時のリンゴ酸感受性が低下しているためであると解している。さらに、Brulfelt ら<sup>11,13)</sup> は、*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln. Tom Thumb (ベニベンケイ) と *Sedum morganianum* E. Walth. (キリンソウの仲間) を用い、Jones ら<sup>31)</sup> は、*Bryophyllum fedtschenkoi* Hamet et Perrier (トウロウソウの仲間) を用い、CAM 植物の PEP-C には2~3個のアイソザイムがあり、日長処理によって、アイソザイムの活性パターンが変化すると報告し、日長処理による CAM 型合成の変異は PEP-C のアイソザイム構成の変化を通して現れると報告し

ている。

以上のような PEP-C の酵素学的特性を探ろうと設定したのが、図26と27に示したリンゴ酸添加による PEP-C 活性阻害程度の比較である。図によると PEP-C のリンゴ酸による阻害の程度は昼間に強く、夜に弱くなるという日変化を示し、パインアップルの PEP-C においてもリンゴ酸感受性の日変化が存在することが示されている。さらに、短日条件下においては、夜間のリンゴ酸による活性阻害が殆んど生じていない。従って、本実験で得られたパインアップルの短日処理下における夜の CO<sub>2</sub> 吸収の増大は、PEP-C の活性の多少よりも、リンゴ酸に対する感受性の違いによって生じたことが推察される。しかし、この点については、活性量と CO<sub>2</sub> 固定速度等の間にかかなりな差が存在することから、今後の詳細な検討が必要である。

最後に、パインアップルの物質生産の面から、日長に関連した問題を整理してみたい。CAM 型光合成の炭素フローにおいて、夜の CO<sub>2</sub> 吸収は、最終的には細胞内液胞のリンゴ酸貯蔵能力によって律せられている。それに比べ、昼の CO<sub>2</sub> 吸収は、その炭素フローが Calvin 回路による<sup>78,80)</sup>ものであることから、夜間のような CO<sub>2</sub> 吸収量の上限は存在しないと考えてよい。パインアップルの物質生産を高める生理的意義は、昼の CO<sub>2</sub> 吸収をいかに増加させるかに関連している。

以上の観点から推論すれば、本実験においては、長日条件下で明期の平均光強度を上昇させたときに、1日の CO<sub>2</sub> 収支は大きくなるはずである。しかし、本実験の結果は、明期の光量が240~290cal/cm<sup>2</sup>/day 以上になると、1日の CO<sub>2</sub> 収支が短日条件下で大きくなり、SD 区の定常値は LD 区の約 2 倍の値になることを示していた (図19)。そして、短日条件下での CO<sub>2</sub> 収支の増大は、主に夜の CO<sub>2</sub> 収支の改善を介して行なわれることが認められた (図22)。つまり、パインアップルの物質生産においては、CAM 型を弱めるような制御は、CO<sub>2</sub> 収支の低下をもたらすものと考えられる。

## 摘 要

パインアップル, *Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne, ハワイ系 N72 系統の植え付け後 84 日目と 105 日目に長日と短日処理を開始し、処理開始後 53~64 日目の植物体について、ガス交換特性を研究した。日長条件は、長日区が昼/夜: 16/8 時間、短日区が昼/夜: 10/14 時間である。対照区として自然日長区を設定した (12 時間日長)。日長の影響を明期の平均光強度や光量の面からも解析するために、6 種類の光強度区を設定し、各々の光の下で地上部のガス交換特性を調査した。また、日長処理条件 (屋外とガラス室内) 下において、各処理個体の D 葉について、ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEP-C) 活性、PEP-C のリンゴ酸による活性阻害それにリンゴ酸含量の日変化を調査した。得られた結果は以下のとおりである。

1. パインアップルの CAM 型光合成は短日条件下で促進された。夜間の CO<sub>2</sub> 吸収は、その最大吸収速度と総吸収量とも短日条件下で大きくなった (図13, 19)。
2. パインアップルの CAM 型光合成は、明期の総光量より日長条件により強い影響を受けた (図13~17)。
3. 夜 (phase 1) と昼の後半 (phase 4) の CO<sub>2</sub> 収支と明期の光量の関係は、短日条件下で phase 1 における CO<sub>2</sub> 吸収の光利用効率が促進され、長日条件下においては phase 4 における CO<sub>2</sub> 吸収の光利用効率が促進されることが明らかになった (図19, 20)。
4. 水蒸気交換係数と CO<sub>2</sub> 吸収速度の関係は、phase 1 における短日条件下での CO<sub>2</sub> 吸収の増大が、気孔開度より葉内の CO<sub>2</sub> 固定能力の増大によって生じていることを示した (図23)。しかし、PEP-C 活性 (in vitro) は、日長処理による明確な違いは認められなかった (図26)。
5. PEP-C のリンゴ酸による阻害の程度は、昼間に大きく、夜には小さいという日変化を示した。特に、短日処理の夜には、PEP-C のリンゴ酸による阻害は認められなかった (図27)。

### 第3章 土壌水分がパイナップルのCAM型ガス交換に及ぼす影響

CAM型光合成は一般に乾燥に対する植物の適応型と考えられている<sup>40,78,106</sup>。CAM植物の耐乾性の機構に関する研究は多いが<sup>4,37,51,61,77,78,99,100,106</sup>。CAM植物の生産性を最大にするような水分条件についての研究は数少ない<sup>46,79,87</sup>。パイナップルにおいては、耐乾性もさることながら、収量を最終目的とすることから、生産性を最大にするような水分条件についての研究は特に重要である。

パイナップルの生育と水分条件について研究した例は数少ない。Sideris and Krauss<sup>90</sup>は3種類の土壌を用い、土壌含水比(対乾物)と生育の関係を研究し、20~30%の土壌水分下で生育が最大になると報告している。城間<sup>87</sup>は土壌水分の低下に伴い葉身の伸長速度が低下することを認め、土壌水分の低下がパイナップルの栄養生長を遅延させることを定性的に示している。

本実験は<sup>67</sup>、パイナップルの生産性と土壌水分の関係を、CAM型ガス交換の面から明らかにするために実施した。設定した4種類の土壌水分条件は、CAM植物以外の植物で今まで明らかにされてきた土壌水分恒数<sup>29</sup>に相当するもので、過湿(pF0.9~1.3)、生長有効水分域(pF2.1~2.7)、初期萎凋点(pF3.5~4.0)、それに永久萎凋点(pF4.3~4.7)である。

#### 実験材料及び方法

供試材料は、パイナップル、*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne、三菱系優良系統である。苗は冬実の冠芽を用い、沖縄県農業試験場呉我山支場より入手した。

冠芽苗は、殺菌剤；マンネブダイセン、1,000倍液、に10分間浸漬して消毒し、その後、10日間陰干ししたのち、1977年10月27日国頭レキ層土壌をつめた1/2,000 aワグネルポットに植え付けた。施肥は、化成肥料(N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=12:6:12、重量パーセント)のみを、ポット当り7.2g与えた。植物体の育成は、琉球大学農学部附属農場(那覇市首里石嶺町)のビニールハウス内で十分に水を与えながら行なった。ガス交換測定時における植物体の形状は表5に示したとおりである。

土壌水分条件は、pF値で1.0から4.2にかけて4区を設定した。ガス交換測定時における土壌水分条件は、表5に示したとおりである。以後、水分処理区は表5に示した平均pF値で表すことにする。各土壌水分処理区の設定は以下のようにして行なった。各処理区は乾燥の程度が大きい順に、植付後72日目の1978年1月7日から、109日目の2月13日にかけて給水処理を開始した。土壌水分調節は、宜保の土壌含水比-pF曲線<sup>22</sup>と土壌採集時に再度確認した土壌含水比-pF曲線に従い、重量法によって行った。

以上のようにして調整した各土壌水分条件の下で、地上部のガス交換の測定を植付後110日目の1978年2月14日から、147日目の3月23日の期間、2組の材料について実施した。実験IとIIは、それぞれ2月14日~3月2日と3月9日~23日に行なった各組の測定結果である。ガス交換の測定は、通気式のアクリルガラス製同化箱(幅×高さ×奥行=40×40×69cm)に地上部のみを入れ、第1章で述べたのと同様な方法で行った。ただし、同化箱に流入・流出する各空気中の湿度は、Φ=0.32mmの銅・コンスタンタン熱電対サイクロメータ<sup>96</sup>を用いて測定した。

ガス交換測定条件は以下のとおりである。日長は、明期を7時30分から18時30分の11時間、暗期を残りの13時間とした。光強度は、植物体頂部で10, 30, 60klxとなるよう3種類の区を設定し、各光条件下で2日間ガス交換の測定を行なった。本報告に示した結果は、以上のようにして測定した2日目のものである。実際の光強度は、表6に示したとおりである。葉温は、明期が29.4±0.7°C、暗期が23.3±1.1°C、相対湿度は、明期が50.2±8.8%、暗期が62.8±4.3%であった。通気量は7.5±0.3 l/minで毎時間ごとに、湿式流量計によって測定した。測定期間中は、設定した土壌水分をできるだけ維持できるように、毎朝30~50mlの水道水をワグネルポット底部の排水口から給水した。

Table 5. Soil moisture conditions and characters of pineapple plants for each gas exchange measurement.

Exp. No.	Soil moisture tension (pF)			Characters of plants			
	Start	End	Mean	(1)	(2)	(3)	(4)
	1.3	1.3	1.3	79	28.6	35.60	89.2
	2.1	2.5	2.3	60	26.5	31.96	88.8
	3.5	3.8	3.7	73	23.4	26.80	89.3
	4.3	4.6	4.5	73	25.8	34.38	88.9
	1.3	0.9	1.1	75	29.7	37.05	89.1
	2.4	2.7	2.6	73	31.2	40.30	88.9
	3.6	4.0	3.8	71	32.2	42.68	88.4
	4.3	4.7	4.5	73	29.7	39.35	88.1

(1): leaf number, no./plant, (2): leaf area,  $\text{dm}^2/\text{plant}$ , (3): leaf dry weight, g/plant, (4): leaf water percentage on fresh weight base, %.

Table 6. Average light intensity (klx) in light period on the plant top for each gas exchange measurement.

Exp. No.	(1)	Light intensity		
		10	30	60
I	1.3	12.1	36.1	61.9
	2.3	11.7	32.8	63.3
	3.7	9.9	33.2	69.1
	4.4	10.2	32.4	65.0
II	1.1	10.5	31.2	58.9
	2.6	14.0	31.9	56.8
	3.8	12.6	36.7	64.8
	4.5	12.3	38.0	66.0

(1): soil moisture block, pF.

## 実験結果

3種類の光強度下で測定した各土壌水分条件下でのCO<sub>2</sub>交換と蒸散の日変化を図28に示した。結果は、実験IIで得られたものである。いずれの光強度、土壌水分条件下においても、パイナップル地上部のガス交換の型は、CAM型光合成の日変化パターンを示している。そして、土壌水分がパイナップルのCAM型ガス交換の日変化に影響を及ぼしていることが明らかに認められる。

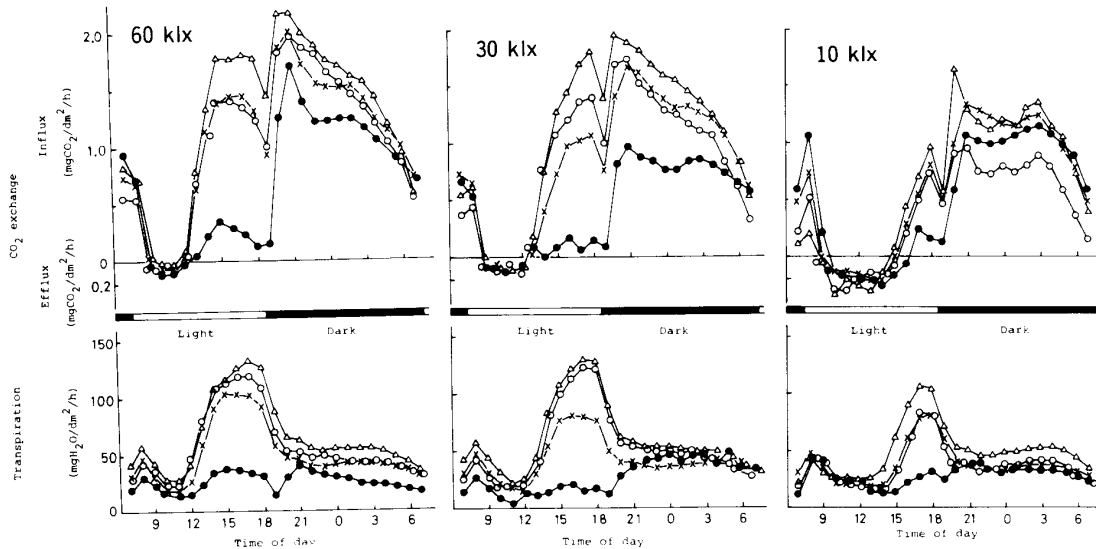


Fig. 28. Effect of soil moisture on the diurnal gas exchange patterns at pineapple plants. 60 klx, 30 klx, and 10 klx in the figure shows average light intensity on the plant top. ○: pF 1.1, △: pF 2.6, ×: pF 3.8, ●: pF 4.5. Values for the figure are shown in detail in Table 4 and Table 5. Results in the figure were obtained in Exp. II.

図28に示したCO<sub>2</sub>交換の日変化が、前章で述べたような4つの相に類別されることから、土壌水分がガス交換に及ぼす影響の仕方を、各相ごとに整理することが可能である。まず、CAM型光合成に特徴的な暗期、phase 1のCO<sub>2</sub>吸収についてみると、相の前半においてCO<sub>2</sub>吸収速度は土壌水分条件によって明らかに異なっていることが認められる。そして、相の後半では、CO<sub>2</sub>交換速度の水分処理による違いは小さくなる。ここで、phase 1の前半について、CO<sub>2</sub>吸収速度と土壌水分条件との関係を見ると、30klxと60klxの高光強度条件下においては、pF2.6区で最も大きく、pF4.5区で最も小さい値を示し、pF3.8や1.1区は、これらの中間に位置している。しかし、10klxの光強度下では、pF1.1の過湿区でCO<sub>2</sub>吸収速度が最も小さい値を示し、高光強度条件下とはいささか異なった傾向を示している。

次に、明期の後半(phase 4)におけるCO<sub>2</sub>吸収速度についてみると、この相でのCO<sub>2</sub>吸収速度の増大は、いずれの光強度下においてもpF2.6区で最も早い時刻に始まり、pF4.5区で最も遅くなっている。この相における最大CO<sub>2</sub>吸収速度の順位も、上昇時刻の早晚と同様である。

明期の始めのCO<sub>2</sub>吸収(phase 2)や明期中頃のCO<sub>2</sub>交換の抑制相(phase 3)において、CO<sub>2</sub>交換速度の推移の仕方と土壌水分条件の間には、明確な違いは認められない。

蒸散速度の推移についてみると(図29)、phase 1における値は、pF2.6区が土壌水分区に比べわずら

に大きい傾向を示すものの、CO<sub>2</sub> 交換で認められたような明確な違いは認められない。さらに、いずれの土壤水分条件下においても、この相の蒸散速度は phase 3 と同程度の低い値となっている。明期の蒸散速度についてみると、CO<sub>2</sub> 交換の phase 2 と phase 3 に相当する明期の始めから中頃にかけての蒸散速度は、pF4.5区で小さく、pF2.6区で大きい傾向を示すものの、その差は余り明確ではない。しかし、CO<sub>2</sub> 交換の phase 4 に相当する明期の後半では、蒸散速度に土壤水分処理区ごとの明らかな違いが認められる。つまり、pF2.6区で大きく、pF4.5区で小さく、その中間に pF1.1と3.8区が位置するという、CO<sub>2</sub> 交換で認められた順位と同様である。

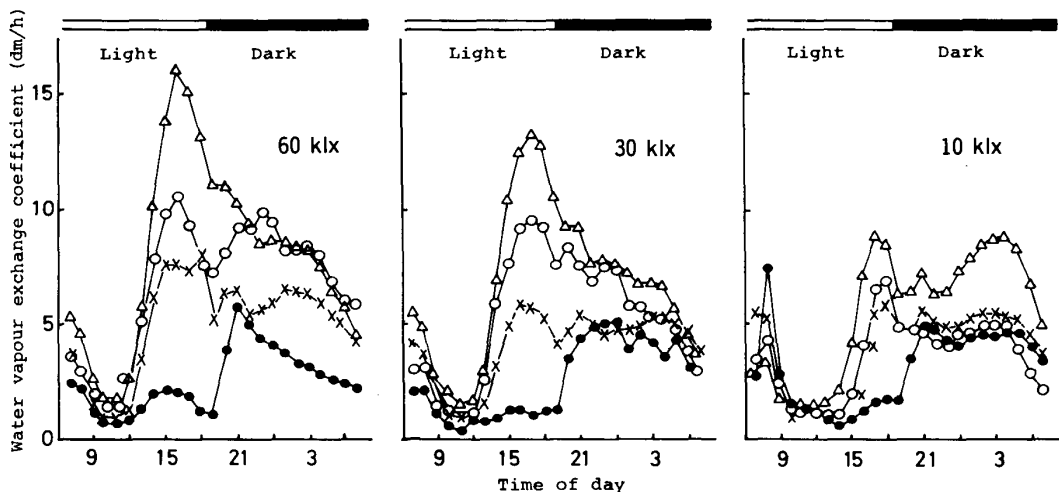


Fig. 29. Effect of soil moisture on diurnal water vapour exchange coefficient patterns at the pineapple shoots. 60, 30 and 10 klx show average light intensity in light period. Symbols are the same as in Fig. 28. Results in the figure were obtained in Exp. II.

個体状態で求めた水蒸気交換係数 ( $G_s$ ) の日変化の様相を図29に示した。結果は実験IIで得られたものである。 $G_s$ は、第2章で述べたような仮定と式に基づいて算出し、 $G_s$ の大小は気孔開度の大小を表すものとみなした。

まず、昼の後半、phase 4について比較すると、いずれの光強度下においても $G_s$ の大小は、CO<sub>2</sub> 交換速度の大小(図28)と一致しpF2.6区で最大となり、pF4.5区で最小となっている。pF4.5区以外の3区において、この相での $G_s$ の極大値は1日の内の最大値となっている。pF4.5区において、この相における $G_s$ の上昇はわずかである。

次に、暗期、phase 1についてみると、 $G_s$ はpF2.6区で大きく、pF4.5区で最も小さくなっている。しかし、pF4.5区におけるこの相での $G_s$ の値は、明期の後半(phase 4)における値より大きく、phase 4からphase 1にかけての $G_s$ の推移の仕方が他の3区と異なっている。つまり、pF4.5区においては、phase 4において気孔は殆んど閉じた状態にあり、phase 1になって気孔が開くことを示している。いっぽう、他の3区においては、phase 4において気孔が開き、phase 4での気孔開度がphase 1に比べ大きいことを示している。

以上のようなガス交換と水蒸気交換係数との関係は、実験Iにおいても同様に認められた。

本実験で得られたCO<sub>2</sub> 収支と土壤水分条件、それに光強度の関係を図30に示した。図中Aは1日の、Bはphase 1の、Cはphase 4のCO<sub>2</sub> 収支を示している。値は、図28の各相のCO<sub>2</sub> 交換速度を積算した

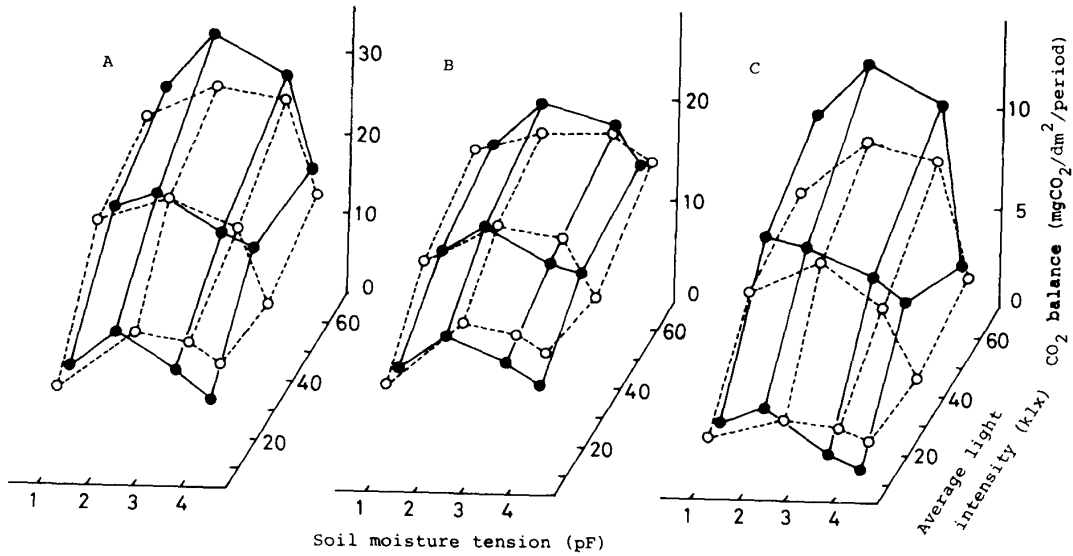


Fig. 30. Effect of soil moisture and light intensity in light period on CO<sub>2</sub> balance at the pineapple shoots. A: daily CO<sub>2</sub> balance, B: CO<sub>2</sub> gain in phase 1, C: CO<sub>2</sub> gain in phase 4. ○: Exp. I, ●: Exp. II.

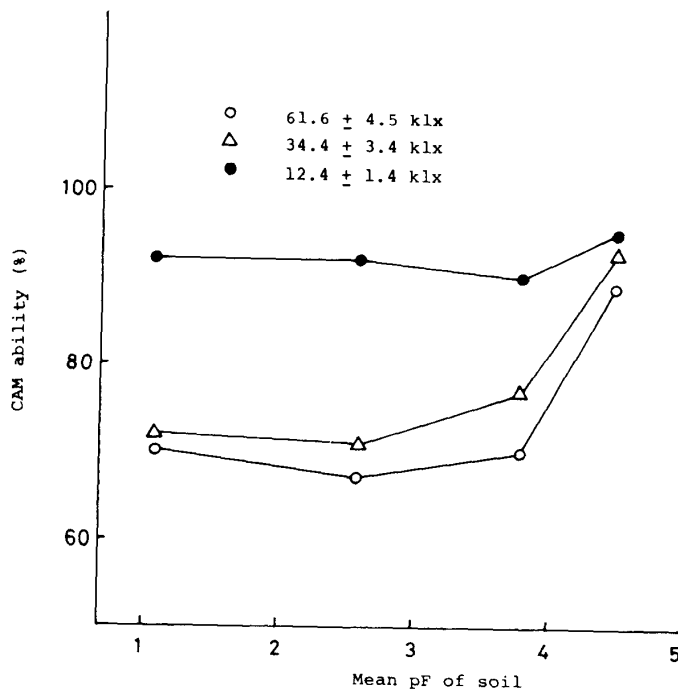


Fig. 31. Effect of soil moisture tension on the relationship between CAM ability and average light intensity in light period

ものである。図中の黒丸は実験 I，白丸は実験 II の結果である。図 30-A に示した 1 日の CO<sub>2</sub> 収支についてみると、いずれの光条件下においても、実験 I では pF2.3 区に、実験 II では pF2.6 区で CO<sub>2</sub> 収支の極大値を示し、その両側の土壤水分域で CO<sub>2</sub> 収支が低下することが認められる。phase 1 と phase 4 においても、CO<sub>2</sub> 収支と土壤水分条件との関係は、1 日当りの CO<sub>2</sub> 収支で認められたものと同様である。

CAM 型光合成は phase の 1 の CO<sub>2</sub> 吸収で特徴づけられる。第 1 章で述べたように、夜の CO<sub>2</sub> 収支が 1 日の CO<sub>2</sub> 収支に占める割合を CAM 性と定義し、土壤水分条件と明期の平均光強度がパイナップルの CAM 性に及ぼす影響をみたのが図 31 である。結果は実験 II で得られたものである。図中に三角印と白丸印で示した高光強度条件下においては、CAM 性は pF4.5 という乾燥条件下で高くなる。しかし、10klx という低光強度下においては、CAM 性は土壤水分条件とは無関係に 92% 前後



の高い値を示している。つまり、pF4.5というような乾燥条件下において、CAM 性は明期の光強度とは無関係に、土壤水分条件によって高く維持されるようになる。しかし、pF3.8以下の土壤水分条件では、CAM 性は土壤水分の多少より明期の平均光強度に大きく影響をうける。

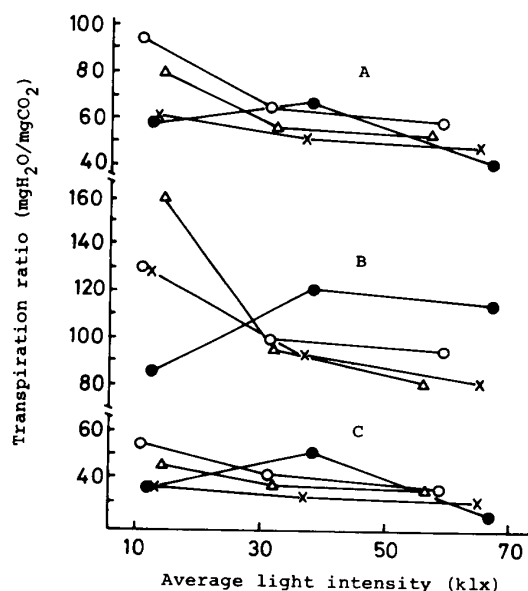


Fig. 32. Relationship among transpiration ratio (TR), soil moisture and light intensity in light period. A: TR for a whole day, B: TR in phase 4, C: TR in phase 1. Symbols are the same as in Fig. 28. Results in the figure were obtained in Exp. II.

今までは、パイナップルの生育を直接的に支える炭素収支を中心にしてのべてきた。ここで生育のいまひとつの局面である植物の耐乾性について注目してみよう。耐乾性については、その一つの指標として蒸散比（蒸散量 / CO<sub>2</sub> 吸収量）があげられる。この比率の大小は生育に対する水利用効率の一端を示すものと考えられるからである。そこでこの比率に対する土壤水分条件と光強度の影響を光強度を比較を試みた。図32に、実験IIで得られた結果にもとづいて、それぞれ終日 (A), phase 4 (B), phase 1 (C) で、土壤水分及び光強度との関係を示した。値は、各相における CO<sub>2</sub> 交換と蒸散の積算値から求めたものである。同様の光条件下では、土壤水分と蒸散比との間には一定の関係が認められなかった。しかし、pF4.5区以外の土壤水分条件下では、蒸散比は低光強度 (10klx) 下で大きく、光強度の上昇と伴に小さくなり、30klx 以上の光強度下で定常値に達する傾向を示していた。つまり、高光強度条件下で水利用効率がよくなることを示している。

pF4.5区においては、終日と phase 1 についてみたとき、10klx の蒸散比に比べ60klx 下での値が小さくなり、他の土壤水分区と似通った傾向を示すものの、phase 4 や30klx 光強度下では特異的な傾向を示していた。これは、*Opuntia basilaris* (ウチワサボテンの一種) で Szarek ら<sup>99)</sup> が認めているような、水分ストレスが強いつきに表れる特異的な現象と考えられる。つまり水分ストレスが余り強くないような条件下において、パイナ

ップルの蒸散比は土壤水分の多少より、明期の光強度により強く律速され、明期光強度の上昇とともに、蒸散比によって表わされる水利用効率は高くなることが認められた。

## 考 察

本実験で設定した4種類の土壤水分条件は従来からCAM植物以外の作物で明らかにされてきた、いくつかの土壤水分恒数<sup>29)</sup>と同様な水分条件である。つまり、pF4.4とpF4.5はほぼ永久萎凋点に、pF3.7と3.8は初期萎凋点に、pF2.3と2.6は圃場容水量と生長阻害水分点の間の生長有効水分域の水分状態に、pF1.1と1.3はやや過湿な水分状態に相当する。図30の結果はパイナップルのCO<sub>2</sub>収支が、生長有効水分域の土壤水分下で最大値を示し、その両側の土壤水分条件下で低下することを示している。つまり、CAM植物といえども乾燥を積極的に好むわけではなく<sup>77,79)</sup>、通常の作物で認められているような土壤水

分域に、生長の最適土壤水分域があることを示している。しかし、初期萎凋点や永久萎凋点といわれる土壤水分下でも、正のCO<sub>2</sub>収支を示すことは、CAM植物としてのパインアップルの耐乾性の強さを示すものと考えられる。

また、pF1.1や1.3というような過湿条件下においてCO<sub>2</sub>収支が低下することは、CAM植物の耐乾性の特性の一側面かもしれない。この点について、城間<sup>87)</sup>も同様な観察を行なっている。従来から、過湿な水はけの悪い畑では、病害のために収量が低下するといわれていた<sup>104)</sup>が、本実験の結果はそのような畑においては生理的な生育障害も生じていることを示唆している。

従来から、CAM植物のCO<sub>2</sub>交換は、水分欠乏にともなわずphase 4のCO<sub>2</sub>吸収が抑制され、その後phase 1でのCO<sub>2</sub>吸収が低下してゆくことが認められていた<sup>4,37,39,51,52,55,61,77,78,100,106)</sup>。本実験の結果は、土壤水分欠乏の程度が軽い場合も、phase 4と同様にphase 1でのCO<sub>2</sub>吸収低下が生じることが認められた(図28, 30)。さらに、phase 4でのCO<sub>2</sub>吸収の低下は、pF3.8区からpF4.5区にかけて大きく

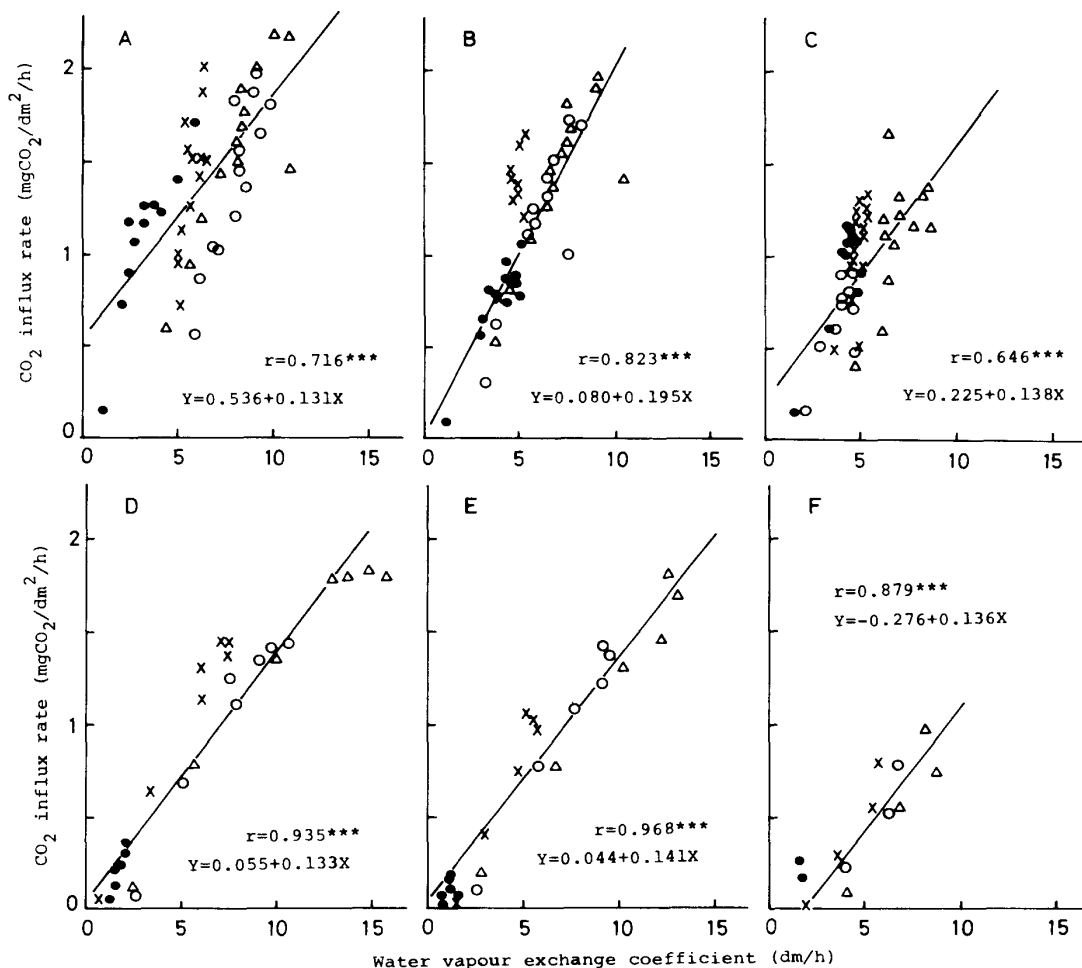


Fig. 33. Relationship between CO<sub>2</sub> influx rate and water vapour exchange coefficient in phase 1 and phase 4. A: 60 klx in phase 1, B: 30 klx in phase 1, C: 10 klx in phase 1, D: 60 klx in phase 4, E: 30 klx in phase 4, F: 10 klx in phase 4. Symbols are the same as in Fig. 28. \*\*\*: significant at 0.1 % level. Results in the figure were obtained in Exp. II.

なり、このときの phase 1 での CO<sub>2</sub> 吸収の低下はそれ程大きくないことも認められた。つまり、パイナップルにおいては、水分欠乏の軽い状態では、phase 4 と phase 1 の CO<sub>2</sub> 収支がともに低下し、水分欠乏の程度が大きくなるにつれて、phase 4 での CO<sub>2</sub> 吸収がより抑制されるようになるものと考えられる。そして、phase 4 での大きな CO<sub>2</sub> 吸収抑制をもたらす水分点は、初期萎凋点から永久萎凋点にかけての水分域にあるものと考えられる。

以上のように、パイナップルの CO<sub>2</sub> 収支と土壤水分条件の関係は、C<sub>3</sub> や C<sub>4</sub> 植物に属する他の作物に比べ特異的であることが明らかになった。そこで、以下には、本実験で得られた土壤水分がパイナップルの CO<sub>2</sub> 収支に影響を及ぼした、その機構についていくつかの面から考察を加えてみたい。

まず、含水率についてみると、*Tillandsia usneoides* (サルオガセモドキ) では、含水率 (対生重) が 85.7% から 80.2% へ低下するときに<sup>37)</sup>、*Dudleya farinosa* では 95.6% から 94.5% へ低下するときに<sup>4)</sup>、CO<sub>2</sub> 収支の低下が生じている。本実験においては、含水率 (対生重) が 88.1~88.2% へ低下すると CO<sub>2</sub> 収支が低下することが認められた (表 5, 図 30)。

しかし、本実験での含水率の変化幅は、実験 I で 1.1%、実験 II で 1.0% と極めて小さかった。従って、このように小さい範囲の含水率の変化によって図 28 に示されたような CO<sub>2</sub> 収支の変化が生じたことは、パイナップルの CO<sub>2</sub> 交換が体内水分状態にきわめて敏感に反応し、また、本実験で得られたような 88~89% の体内水分状態が、CO<sub>2</sub> 交換と含水率の間の閾值的な状態であることを示唆している。

気孔開度を示す水蒸気交換係数 (Gs) は、phase 1 と phase 4 において CO<sub>2</sub> 交換速度と同様な大小関係で推移していた (図 28, 29)。図 33 は、実験 II における phase 1 と phase 4 での Gs と CO<sub>2</sub> 交換速度との関係を示している。光条件を揃えたとき、いずれの相においても Gs と CO<sub>2</sub> 交換速度との間に正の有意な相関が認められた。さらに、Gs について比較すると、各光条件下において、pF2.6 (三角印) で大きく pF4.5 区 (黒丸印) で小さく、その中間に pF1.1 区と 3.5 区の値が分布している。つまり、各土壤水分条件下での Gs の値は各々特異的なものであることを示している。以上のような現象は、本実験における CO<sub>2</sub> 交換速度が、Gs つまり気孔開度によって極めて強く律速され、気孔開度が土壤水分の影響を受けていたことを示すものである。つまり、図 28 と図 30 によって示された CO<sub>2</sub> 収支への土壤水分の影響は、主にガス拡散系における気孔抵抗を通してもたらされたものと考えられる。

以上のように、本実験における CO<sub>2</sub> 収支と土壤水分条件の関係は気孔開度の大小を介して生じていることが明らかになった。さらに、前述したように体内水分もわずかであるが、土壤水分の低下にともない減少していた。今までに明らかにされてきた土壤水分の低下が、植物の CO<sub>2</sub> 交換速度へ及ぼす影響の仕方には、主に 2 つの経路が考えられてきた。ひとつは、体内水分の低下を通して気孔開度や CO<sub>2</sub> 固定能に影響をうける仕方<sup>27,44)</sup> と、もうひとつは、サイトカイニンやアブシジン酸のようなホルモンのバランスを通して、土壤水分が気孔へ直接的に影響を及ぼす仕方<sup>30,78)</sup> である。本実験における気孔抵抗への土壤水分の影響が、上記のいずれの経路をへて生じたものであるのかの判定は、俄につけがたいが、土壤水分の変化に対する含水率 (対生重) の変化が極めて微少であることを考慮すること、本実験の結果は、ホルモンバランスの系をへてもたらされたのではないかと考えられる。この点については、今後の詳細な解析が必要であろう。

以上は、パイナップルの耐乾性と CO<sub>2</sub> 交換について述べた。以下は、耐乾性のひとつの指標である蒸散比について考察を加えてみたい。本実験で得られた蒸散比は (図 32)、従来からパイナップルを含む CAM 植物で得られた値 (20~150)<sup>6,32,55,78,90,100)</sup> の範囲に納まるものであった。しかし、phase 4 では炭素固定経路が“C<sub>3</sub> 的”なものである<sup>17,38,66,78,106)</sup> にもかかわらず、90~150 という蒸散比が得られ、これは C<sub>3</sub> 植物の値 (約 600)<sup>6)</sup> に比べ明らかに小さいものであった。つまり、このように、その炭素固定経路からして高い蒸散比が予想される期間においても、小さい蒸散比が得られたことは、CAM 植物としてのパイナップルのガス拡散系の特徴を示すものと考えられる。

次に、同様な光条件下においては、蒸散比に対する土壤水分の有意な影響が認められなかった点につ

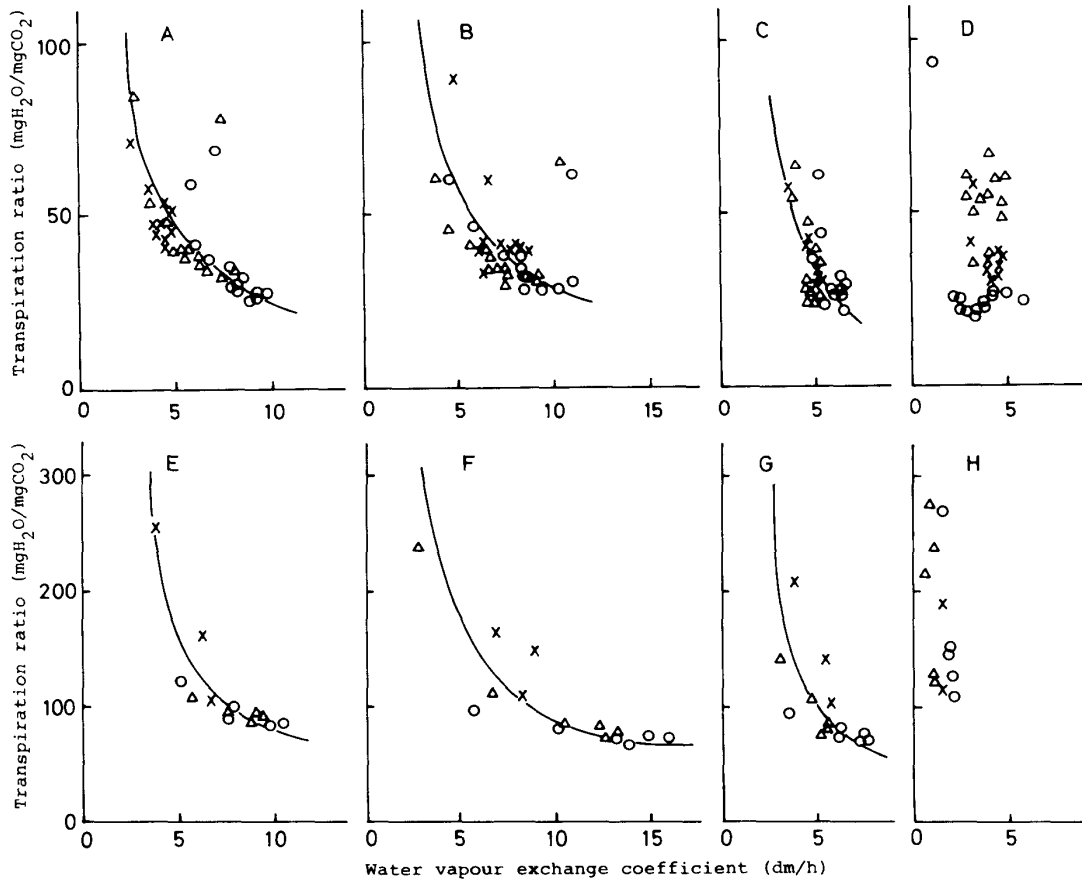


Fig. 34. Relationship between transpiration rate and water vapour exchange coefficient in phase 1 and phase 4. A: pF 1.1 in phase 1, B: pF 2.6 in phase 1, C: pF 3.8 in phase 1, D: pF 4.5 in phase 1, E: pF 1.1 in phase 4, F: pF 2.6 in phase 4, G: pF 3.8 in phase 4, H: pF 4.5 in phase 4. ○: 60 klx, △: 30 klx, ×: 10 klx. Results in the figure were obtained in Exp. II.

いて考察を加えてみたい。同様な結果は、*Echeveria pumila* var. *Houte* (ベンケイソウ科の一種) においても認められている<sup>45)</sup>。Meinzer and Rundelはこの原因を*E. pumila*の遺伝的に固有な特性であるとしている。つまり、CAM植物における蒸散比は、土壤水分の変化に対して、極めて安定したものであるとも考えられ、乾燥適応型の光合成として進化したひとつの結果かもしれない。

しかし、本実験においては、蒸散は土壤水分と無関係でありながらも、各土壤水分条件下では、明期の光強度の高低により律速されていることが明らかになった。従って、ここでは蒸散比が光強度によって律速されることについて検討を加えてみる必要がある。図34は、各種土壤水分条件下において光条件を変えたときの蒸散比と水蒸気交換係数( $G_s$ )との関係を示したものである。pH4.5区を除く他の3区において蒸散比は $G_s$ の増大にともない指数関数的に減少し、一定の値に達することを示している。さらに、 $G_s$ は光強度が高くなると大きい値となっている。つまり、同様な土壤水分条件下において、 $G_s$ は昼間の光強度の上昇にともない増大し、同時に蒸散比も小さくなっている。しかし、Totsuka<sup>108)</sup>はC<sub>3</sub>植物のヒマワリにおいて、蒸散比は光強度の上昇に伴ない大きくなるという逆の報告をしている。このように、蒸散比と光強度との関係には、植物の種によって異なった結果が報告されているので、本実

験で得られた蒸散比と  $G_s$  との関係について若干の考察を加える必要がある。

水蒸気交換係数 ( $G_s$ ) と蒸散 ( $T$ ) 及び  $CO_2$  交換速度 ( $P$ ) との関係は次のような関係式で表わされる<sup>21)</sup>。

$$T = \Delta D \cdot G_s \quad \dots (2)$$

$$P = \Delta CO_2 / (r_m + 1/G_s(CO_2)) \quad \dots (3)$$

$$G_s(CO_2) = G_s / 1.7 \quad \dots (4)$$

ここで、 $\Delta D$  は葉面飽差を、 $\Delta CO_2$  は葉内、特にクロロプラスト内の反応中心部と周囲空気との  $CO_2$  圧差をあらわす。 $G_s(CO_2)$  は、 $CO_2$  拡散系における葉面境界層と気孔抵抗の和を表わし、水蒸気交換係数 ( $G_s$ ) を水蒸気と  $CO_2$  の分子拡散速度の比、1.7で除した値として求められる。 $r_m$  は  $CO_2$  拡散系の葉肉抵抗である。

本実験で評価した  $G_s$  は、水蒸気及び  $CO_2$  についての直列したガス拡散系路における葉面境界層と気孔の部分でのコンダクタンスを表わし、 $G_s$  は水蒸気と  $CO_2$  の移行に対し、同時比例的な負荷を加えるものと考えられる。但し、(4)式により、 $CO_2$  拡散系において、その抵抗値は水蒸気拡散に比べ1.7倍大きい。従って、蒸散比の構成項である蒸散速度と  $CO_2$  交換速度は、 $G_s$  によって、その程度は異なるものの同様な制御を加えられるものと考えられる。つまり、蒸散比の指数関数的な低下は、 $G_s$  の増大のみによって生じたとは考えにくい。図34をみる限り、小さい  $G_s$  は明期の光強度を低く保ったときに、また大きい  $G_s$  は光強度を高く保ったときに得られていることが観察される。つまり、 $G_s$  が小さい時に、蒸散比が大きくなる現象は、ひとつには、その時の明期の光強度の低下が蒸散比の分母に当る  $CO_2$  吸収速度を小さくすることによって生じたものと考えられる。そして、さらには、 $G_s(CO_2)$  が(4)式で表わされるように1.7倍小さいことから、 $CO_2$  吸収速度の低下とともにより小さな  $G_s(CO_2)$  とが相乗的に作用し、指数関数的な現象が生じたものと考えられる。さらに、 $G_s$  が大きくなるときに、蒸散比が定常値に達する現象は、高光強度条件下における  $CO_2$  固定能の定常化と、ガス拡散系における  $G_s$  の飽和性のために生じたものと考えられる。

パイナップルの水利用効率が、土壤水分よりもむしろ光強度によってより強く律速された原因は、次のように推察される。光条件は気孔開度と  $CO_2$  固定能の両面から相乗的に蒸散比に影響を及ぼす。ところが、土壤水分は気孔開度を介してのみ蒸散比に影響を及ぼしたのと考えられる。つまり、このような影響部位の差によって本実験のような結果が生じたものと推測される。

しかし、本実験で得られたような蒸散比と光強度との関係が、野外条件下において同様に生じるかについては判定しがたい。というのは、野外における光強度の上昇は、気温の上昇や湿度の低下を通して葉面飽差の増大をとめない、 $CO_2$  固定能の増大と平行して、蒸散比が促進されると考えられるからである。この点は、本実験の結果と Totsuka<sup>108)</sup> の結果のくい違いを説明するのに重要な点かもしれない。

## 摘 要

パイナップル、*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne、三菱系優良系統を用い、地上部のガス交換に及ぼす土壤水分の影響を調査した。土壤水分条件は、今までに CAM 植物以外の植物で明らかにされてきた、4種類の土壤水分条件、すなわち過湿、生長有効水分域、初期萎凋点、永久萎凋点である。得られた結果は以上のとおりである。

1. いずれの土壤水分条件下でも昼の後半と夜に  $CO_2$  吸収が生じた (図28)。

2. 昼の後半、夜それに1日の  $CO_2$  収支は、pF 2～3の生長有効水分域の土壤水分条件下で最大となった (図30)。

3. CAM植物の一種であるパイナップルでは、他の植物で初期萎凋点や永久萎凋点といわれるような乾燥した土壌水分域でも正のCO<sub>2</sub>収支を示した(図28, 30)。

4. 昼の後半のCO<sub>2</sub>吸収は、初期萎凋点から永久萎凋点にかけての土壌水分域で大きく抑制されることが認められた。しかし、このときの夜のCO<sub>2</sub>収支の低下は、それほど大きなものではなかった(図30)。

5. 地上部全体について求めた水蒸気交換係数は、CO<sub>2</sub>交換の推移と同様な動きを示した(図29)。

6. CO<sub>2</sub>交換の日変化のいくつかの相(昼の後半, 夜, 1日)で求めた蒸散比は、土壌水分より昼間の光強度により強く律速されるものであった(図32)。

7. CAM性は、昼の光強度が高い時には、pF 4.5という乾燥条件下で高くなった。しかし、10klxという低い光条件下では、CAM性は土壌水分条件とは無関係に92%前後の高い値を示していた(図31)。

8. 本実験で得られた土壌水分の影響は、主に気孔開度の調節を介して生じたことが明らかにされた。また、この気孔の調節は体内水分状態よりも体内のホルモンバランスを通して生じたものと推論された。

## 第4章 窒素栄養がパイナップルのCAM型ガス交換に及ぼす影響

前章までは、パイナップルのCAM型光合成と環境要因のかかわりあいの中で、光強度、日長、水分というような技術的対象にはなりがたい要因について述べてきた。本章においては、近代農業技術の中心的課題ともいえる窒素栄養の問題をパイナップルのCAM型光合成との関係で論じてみたい。

根圏の窒素濃度や葉の窒素含量が、植物の光合成作用に影響を及ぼすことは、作物あるいは植物で数多く報告されてきた<sup>7,69,84,102)</sup>。しかしながら、それらのなかでC<sub>4</sub>光合成と類似したCO<sub>2</sub>固定経路をもつCAM植物について、窒素栄養がその光合成特性に及ぼす影響を調査した研究は少ない<sup>121)</sup>。

Siderisらは、窒素栄養の種類や量を変えてパイナップルを栽培し、窒素栄養が生長量や葉内の化学的要因に及ぼす影響を調査している<sup>91,92,93,94,95)</sup>。また渡辺<sup>114)</sup>は、窒素がパイナップルの生育に重要な影響を及ぼすことを示している。しかし、従来の研究においては、作物としてのパイナップルがCAM型光合成を営むという認識がなく、従って、パイナップルの特異な光合成作用に対する窒素栄養の影響はほとんど解明されていない。

以上のような視点から、本実験は<sup>71)</sup>、根圏の窒素濃度がパイナップルのCAM型ガス交換に及ぼす影響を調査した。調査は、1979年8月から11月にかけてと、1980年10月から1981年2月にかけての、2回行なった。2回の調査で同様な結果が得られたので、1980年の結果を報告する。

### 実験材料及び方法

供試材料は、パイナップル、*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne、ハワイ系N72系統である。秋実の冠芽苗を、沖縄県農業試験場名護支場より入手した。

冠芽苗を殺菌剤：マンネブダイセン、1,000倍液、で浸漬消毒し、10日間陰干ししたのち、Siderisら<sup>95)</sup>の水耕液、131を入れたワグネルポットに、ポット当たり1個体ずつ植付けた。水耕液のpHは、5.0にpH試験紙(Brom Cresol Green)を用い、3日ごとに0.1N HClと0.1N NaOHで調節した。水耕液への通気は常時行なった。

窒素処理区として、水耕液の窒素濃度にして554, 277, 138, 69, 28, 14ppmの6区を設定した。窒素源はCa(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>を用いた。窒素以外の養分組成は、6区とも同様で、1.8mM KCl, 1.0mM MgSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O, 1.0mM NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> · H<sub>2</sub>O, 0.1mM FeSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O, 0.05mM MnSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O, 0.05mM ZnSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O, 0.05mM K<sub>2</sub>B<sub>4</sub>O<sub>7</sub> · 5H<sub>2</sub>Oである。

277ppm 区は、沖縄県の施肥基準 (3.60gN / 個体)<sup>72)</sup> に相当する窒素濃度であることから、277ppm 区を 1N 区とし、554, 138, 69, 28, 14ppm 区を各々 2N, 1/2N, 1/4N, 1/10N, 1/20N 区と略記する。なお、Sideris の水耕液と等量の養分組成区は 1/10N 区である。

植物体は、まず44日間 Sideris の水耕液で養成し、その後6種類の窒素処理区に移した。水耕液の交換は、水耕開始後20日目と窒素処理開始時に行い、窒素処理期間中には行っていない。

ガス交換や体内成分などの調査は、窒素処理開始後14日目から28日目にかけて (実験 I) と、35日目から49日目にかけて (実験 II) 行なった。調査した植物体の大きさは、実験 I と II で、各々、葉数は  $48 \pm 6$  枚と  $58 \pm 6$  枚、葉面積は  $23.65 \pm 2.46 \text{ dm}^2$  と  $24.77 \pm 2.84 \text{ dm}^2$  であった。

ガス交換の測定は以下のとおりに行なった。日長は、明期が7時から18時の11時間、暗期が18時から翌朝の7時までの13時間である。明期の平均光強度に3種類の区を設定した。3種類の平均光強度は、実験 I と II を通して、植物体の上部で  $56.1 \pm 3.4 \text{ klx}$  (55klx 区)、 $25.4 \pm 1.0 \text{ klx}$  (25klx 区)、 $9.6 \pm 1.5 \text{ klx}$  (10klx 区) である。葉温は、明期が  $24.8 \pm 0.7^\circ\text{C}$ 、暗期が  $18.9 \pm 1.1^\circ\text{C}$ 、気温は、明期が  $24.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ 、暗期が  $19.3 \pm 1.1^\circ\text{C}$  であった。相対湿度は、明期が  $61.5 \pm 7.1\%$ 、暗期が  $76.0 \pm 3.1\%$  であった。同化箱への通気量は  $7.44 \pm 0.71 \text{ l/min}$  で、自記式差圧計 (横河, d/p cell) で常時測定した。上述した以外のガス交換測定条件と方法は、第3章で述べたとおりである。

クロロフィル含量の定量は Arnon の方法<sup>46)</sup> で行なったが、20%容量の水の代わりに0.1M Tris-HCl (pH7.6)を用いた。可溶性タンパクの定量は Lowery 法<sup>85)</sup> で、全窒素含量は Kjeldahl 法で測定した。

### 実験結果

根圏の窒素濃度がパイナップルのガス交換の日変化に及ぼす影響を、図35に示した。CO<sub>2</sub> 交換 (図35上段) についてみると、いずれの試験区においても、CO<sub>2</sub> 交換は明期中頃に抑制され、明期の後半

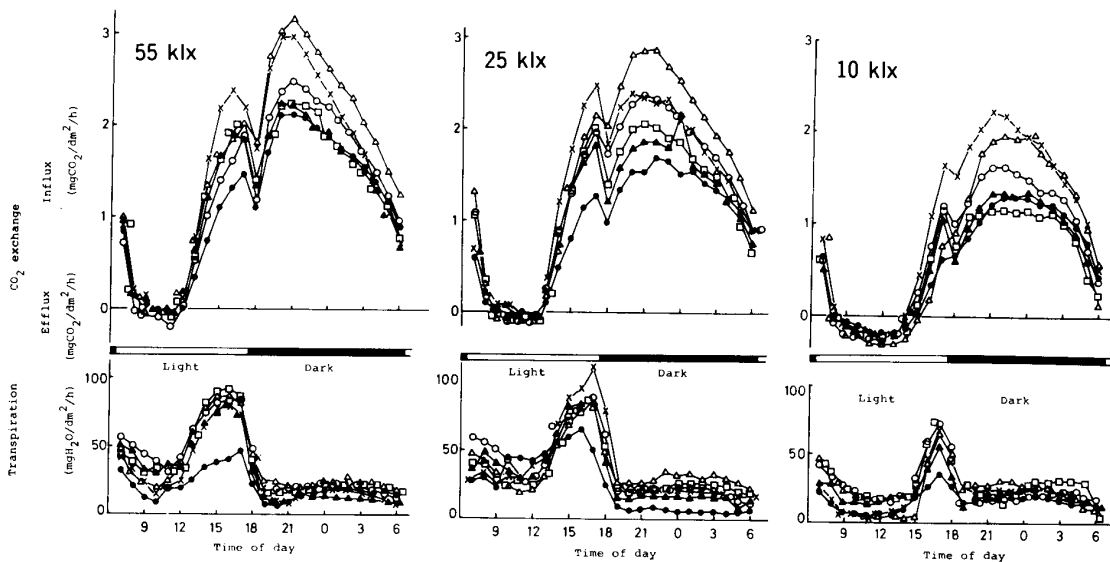


Fig. 35. Effect of nitrogen concentration in culture medium on diurnal gas exchange patterns at pineapple shoots. 55 klx, 25 klx, and 10 klx in the figure show average light intensity in light period on the plant top. ●: 2N, 554 ppm, △: 1N, 277 ppm, ×: 1/2 N, 138 ppm, ○: 1/4 N, 69 ppm, ▲: 1/10 N, 28 ppm, □: 1/20 N, 14 ppm. Results in the figure were obtained in Exp. II.

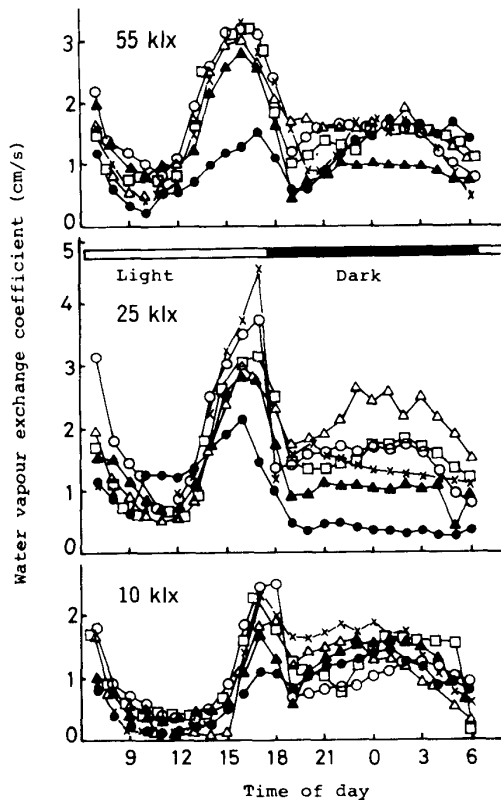


Fig. 36. Effect of nitrogen concentration in culture medium diurnal on patterns of water vapour exchange coefficient at pineapple shoots. 55 klx, 25 klx and 10 klx indicate average light intensity in light period on the plant top. Symbols and other notations are the same as in Fig. 35.

4におけるCO<sub>2</sub>収支を求めたものが、図37である。図のX軸には根圏の窒素濃度を、Y軸には明期の平均光強度を、Z軸にはCO<sub>2</sub>収支を目盛ってある。1日当りのCO<sub>2</sub>収支についてみると、55klxと25klxの光強度下では、1N区(277ppm)でCO<sub>2</sub>収支は極大値を示し、10klxでは1/2N区(138ppm)で極大値を示している。そして、極大値を示した区より、窒素濃度が高くて、また低くても、1日のCO<sub>2</sub>収支は低下している。

phase 1でのCO<sub>2</sub>収支は、1日当りのみた場合と同様に、強光条件下では1N区で、弱光条件下では1/2N区で極大値を示している。phase 4においては、いずれの光強度下においても、そのCO<sub>2</sub>収支は1/2N区で極大値を示し、1日当りやphase 1についてみた場合と異なった傾向を示している。

CO<sub>2</sub>収支に関して最大値と最小値を示した窒素処理区は各相でのCO<sub>2</sub>収支速度で最高値と最小値を示

と暗期に活発になるというCAM型光合成特有の日変化を示している。つまり、本実験においても、パイナップルのCO<sub>2</sub>交換の日変化は、前章で述べたような4つの相に<sup>78)</sup>類別することができる。従って、CO<sub>2</sub>交換をphase 1から4の4相に分類し、根圏の窒素濃度の影響を整理してみた。

根圏の窒素濃度は、いずれの光強度下においても、phase 4とphase 1のCO<sub>2</sub>吸収に影響を及ぼしていることが明らかに認められる。つまり、2N区のCO<sub>2</sub>吸収に速度は、phase 4とphase 1で最も小さい値を示している。phase 4でのCO<sub>2</sub>吸収速度の最大値は1/2N区で、phase 1での最大値は1N区、あるいは1/2N区で認められる。

蒸散速度(図35下段)は、いずれの光強度下においても、phase 4で大きい値を示し、他の相では小さい値となっている。窒素処理区ごとの蒸散速度を比較すると、phase 4で2N区の蒸散速度はいずれの光強度下でも小さい値を示している。phase 1においては、1N区で大きく、2N区で小さくなる傾向を示すものの、蒸散速度の窒素処理区間の違いは判然としてない。

蒸散速度は、葉温、それに気温から求めた水蒸気交換係数(Gs)<sup>67)</sup>(図36)についてみると、蒸散速度と同様にphase 4においては、いずれの光強度下においても、2N区でGsは小さい値を示している。phase 1においては、明期光強度が25klxのときに、Gsは2N区で小さく、1N区で大きく、その間にその他の窒素処理区のGsが分布するという、CO<sub>2</sub>交換の推移と類似した関係が認められる。しかし、55klx区あるいは10klx区においては、Gsの推移と窒素処理区の間に関係は認められなかった。

パイナップルのCO<sub>2</sub>交換の4つの相について、CO<sub>2</sub>交換速度を積算し、終日、phase 1、phase



した窒素処理区と一致していた。

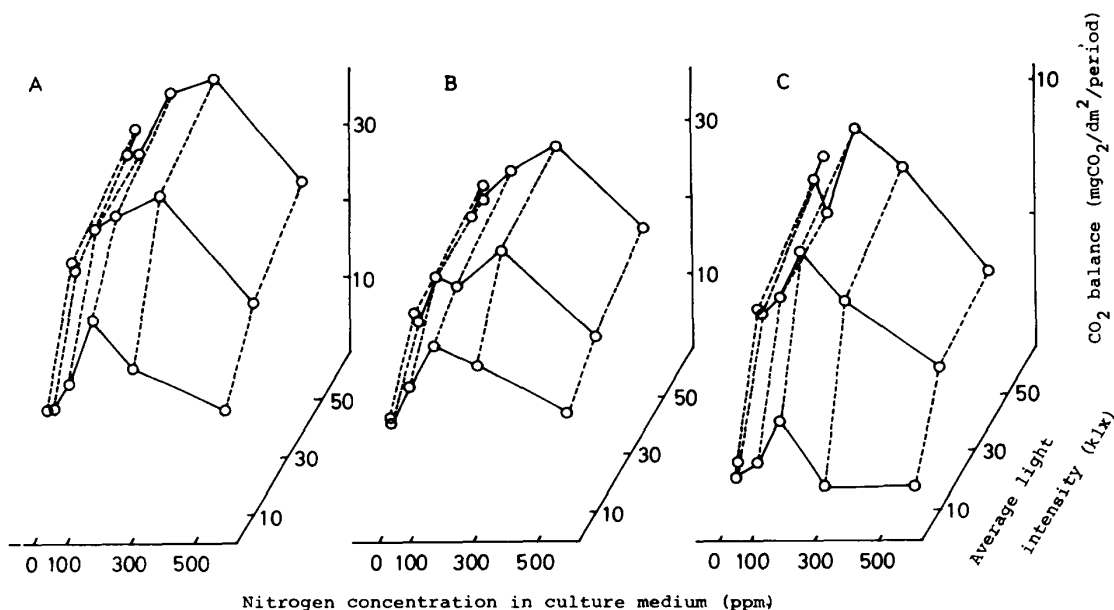


Fig. 37. Effect of nitrogen concentration in culture medium and average light intensity in light period on CO<sub>2</sub> balance at the pineapple shoots. A: a whole day, B: phase 1, C: phase 4. Results in the figure were obtained in Exp. II.

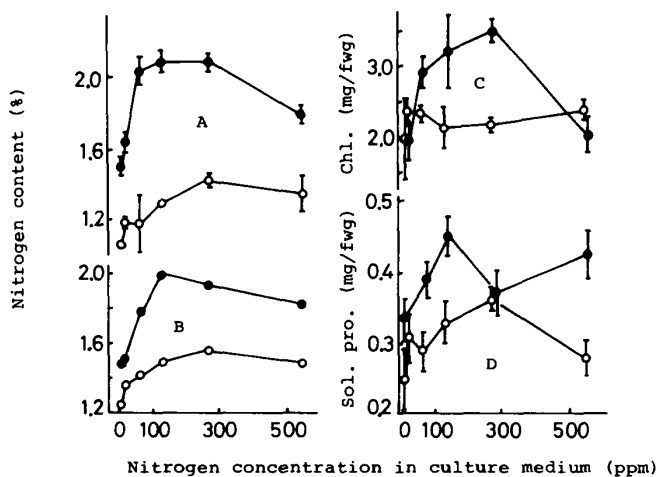


Fig. 38. Effect of nitrogen concentration in culture medium on total nitrogen (A and B), chlorophyll content (C) and soluble protein (D). ○: Exp. I, ●: Exp. II. B: content analyzed at all leaves used for gas exchange measurements; A, C and D: contents analyzed on the leaf D. Vertical lines in the figure show standard deviation.

次に、葉内の窒素関連要因に対する根圏の窒素濃度の影響をしらべた。図38は、葉内の全窒素含量、可溶性タンパク含量、クロロフィル含量と根圏の窒素濃度の関係を示している。全窒素含量については、ガス交換測定部の全葉身について求めた値と、その中のD葉（3枚）について求めた値を併置してある。D葉とは、個体の中で葉長の最も長い4～5枚の葉身群<sup>92)</sup>を意味している。可溶性タンパク含量とクロロフィル含量は、D葉について求めた値を示してある。

ガス交換の測定部の全葉身で求めた全窒素含量（図38-B）についてみると、実験Iでは1N区で極大値を示し、その両側の窒素濃度区で全窒素含量はともに低下している。D葉での結果（図38-A）は、実験Iで極大値が1/2N区と1N区にかけて認められる以外は、全葉で認められた結果と同様である。次に、可溶性タンパク（図38-D）についてみると、実験IとIIで、根圏の窒素濃度との関係が異なっていたことが認められる。つまり、実験Iにおいては、1/2N区で特異的に低い値を示す以外に、他の5区の間には差が認められなかった。実験IIでは、1N区で極大値を示し、その両側で可溶性タンパク含量は低下している。クロロフィル含量については（図38-C）、実験IIの1N区で低い値を示すものの、根圏の窒素濃度とクロロフィル含量との関係は、全窒素含量（D葉）について認められたものと類似している。

図38に示した3種類の葉内の窒素関連要因について、実験Iと実験IIで異なった傾向を示した原因は、窒素処理後日数の長短によるものと推察される。

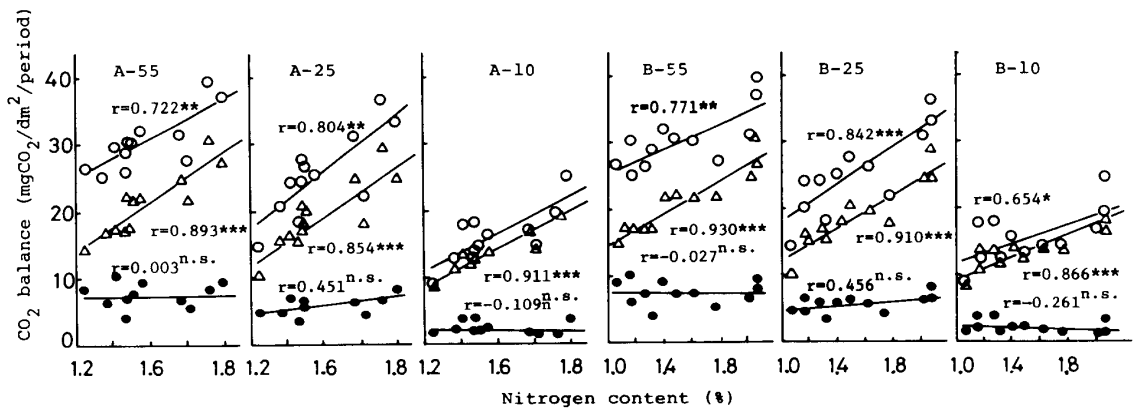


Fig. 39. Relationship between  $\text{CO}_2$  balance and total nitrogen concentration at pineapple shoots. ○, △ and ●:  $\text{CO}_2$  balance for a whole day, phase 1 and phase 4, respectively; A: total nitrogen content analyzed on all leaves used for gas exchange measurements; B: total nitrogen content analyzed on the leaf D; 55, 25 and 10 following A- and B- are average light intensity (klx) in light period on the plant top. \*\*\*, \*\* and \*: statistically significant at 0.1, 1.0 and 5.0 percent level, respectively; n.s.: not significant.

前段までは、根圏の窒素濃度がパイナップルのガス交換や葉内の窒素関連要因に及ぼす影響について述べた。以後は、葉内の窒素関連要因とガス交換との関係から、パイナップルのCAM型光合成に

における窒素栄養の影響の実態を検討してみたい。

図39はガス交換測定部の全葉身とD葉について求めた、全窒素含量とCO<sub>2</sub>収支との関係を示している。葉身の全窒素含量は、いずれの光強度下においても、終日とphase 1のCO<sub>2</sub>収支と正の有意な相関を示している。phase 4でのCO<sub>2</sub>収支は、25klxの光強度下で0.45という正の相関を示すものの、有意ではなかった。

図40は、可溶性タンパク及びクロロフィル含量とCO<sub>2</sub>収支との関係を示している。可溶性タンパク含量とCO<sub>2</sub>収支との関係(図40-A)は、全窒素含量で認められたものと同様な相関を示している。クロロフィル含量(図40-B)も、可溶性タンパクや全窒素含量と同様な相関を示している。

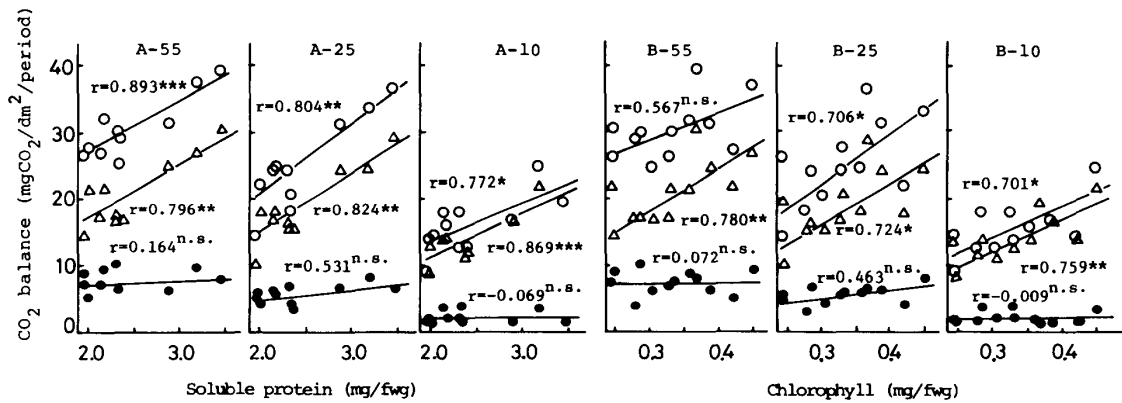


Fig. 40. Relationship between CO<sub>2</sub> balance at the shoot and each of soluble protein (A) and chlorophyll (B) both in the leaf D. Symbols and other notations are the same as in Fig. 39.

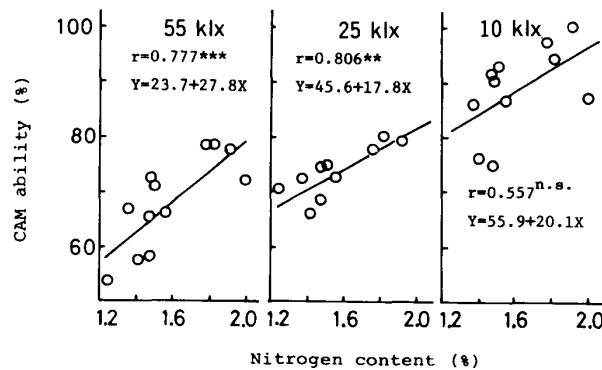


Fig. 41. Relationship between CAM ability and total nitrogen contents in leaves. 55 klx, 25 klx and 10 klx show average light intensity in light period on the plant top. \*\*: significant at 1.0 percent level. n.s.: not significant.

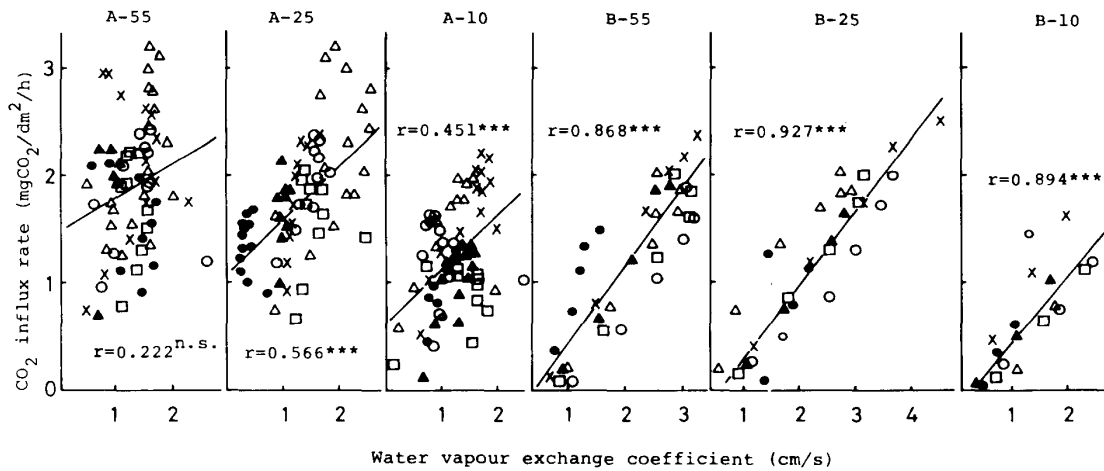


Fig. 42. Relationship between  $\text{CO}_2$  influx rate and water vapour exchange coefficient in phase 1 (A) and phase 4 (B). 55, 25 and 10 following A- and B- indicate average light intensity (klx) in light period. Symbols are the same as in Fig. 35. Results in the figure were obtained in Exp. II. \*\*\*: significant at 0.1 percent level, n.s.: not significant.

Table 7. Correlation coefficients between maximum water vapour exchange coefficient and nitrogen components in leaves.

Light block	N in total leaves	N in D leaves	Sol. Prot.	Chl.
55	-0.220	-0.177	0.085	0-0.680
	n.s.	n.s.	n.s.	0.05
25	0.404	0.416	0.547	0.458
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
10	0.113	0.192	0.322	0.165
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

0.05: significant at 5.0 percent level. n.s.: not significant.

第1章で述べたように、終日の $\text{CO}_2$ 収支の中でphase 1の $\text{CO}_2$ 吸収が占める割合をCAM性と定義し、CAM性の程度と葉内の全窒素含量（全測定葉）との関係を示したのが図41である。いずれの光強度下においても、正の有意な相関が認められた。つまり、葉の全窒素含量の上昇にともない、CAM性は大きくなり、phase 1での $\text{CO}_2$ 吸収がより活発になることを示している。また、3種類の光強度下でのCAM

性の程度は、回帰直線の Y 軸の切片の値が、光強度が低いほど高くなることで示されるように、光強度の低下にともない増大している。

ここで、窒素要因とは直接的な関係はないが、気孔の開閉の程度を表す水蒸気交換係数 (Gs) と CO<sub>2</sub> 交換の関係について整理してみた。図42-A は、phase 1 における水蒸気交換係数と CO<sub>2</sub> 吸収速度との関係を示している。明期の平均光強度が55klx のとき、両者に有意な相関は認められない。しかし、25klx と10klx の光強度下において、両者に有意な正の相関が存在する。しかし、その相関の程度は0.451と0.566 と小さい。次に、phase 4 における水蒸気交換係数と CO<sub>2</sub> 吸収速度の関係をみたのが、図42-B である。両者に有意な正の高い相関が認められる。以上のような相関の程度の違いは、phase 4 の CO<sub>2</sub> 吸収が phase 1 に比べ、気孔の開孔程度によって強く律速されていることを示している。

phase 4 における気孔開孔程度と葉内の窒素要因との関係をさらに探るために、水蒸気交換係数の最大値の窒素関連要因の関係を求めたのが表7である。phase 4 における水蒸気交換係数の最大値は、全窒素含量、可溶性タンパク含量、クロロフィル含量のいずれとも有意な相関を示さなかった。

全窒素含量 (D葉) と可溶性タンパク含量それにクロロフィル含量との関係を図43に示した。各々の組み合わせに有意な正の相関が認められ、従来の結果<sup>11,12)</sup>と同様に、パイナップルの葉において全窒素含量は、可溶性タンパク含量やクロロフィル含量と密接な関係を示した。

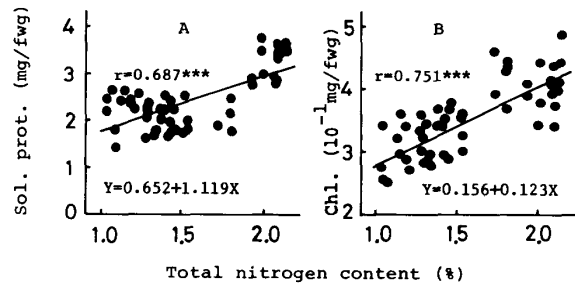


Fig. 43. Relationship between soluble protein (A), chlorophyll content (B) and total nitrogen content, both in the leaf D. \*\*\*: significant at 0.1 percent level.

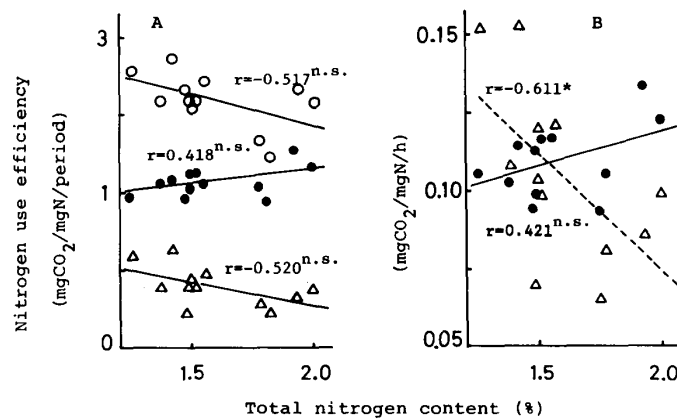


Fig. 44. Relationship between nitrogen use efficiency and total nitrogen content. A: relations calculated from nitrogen use efficiency for a whole day (O), in phase 1 (●) and phase 4 (Δ). B: relations calculated from maximum nitrogen use efficiency in phase 1 (●) and phase 4 (Δ). \*: significant at 5.0 percent level. n.s.: not significant.

Brown<sup>7)</sup>は、植物の窒素利用効率を植物体（主に葉）の単位窒素含量当りのバイオマス生産量、あるいはCO<sub>2</sub>吸収量と定義し、C<sub>4</sub>植物がC<sub>3</sub>植物に比べ高い窒素利用効率をもつことを示した。従って、C<sub>4</sub>光合成と類似した炭素固定経路をもつCAM植物において、Brownが示したような窒素利用効率の高さが達成されているか否かは興味深い。図44-Aは、55klxの光強度における終日、phase 1、phase 4のCO<sub>2</sub>吸収量について、パイナップルの窒素利用効率を求めたものである。窒素利用効率は、1日当りで見ると1.9~1.2mgCO<sub>2</sub>/mgN、phase 1では1.3~0.9mgCO<sub>2</sub>/mgN、phase 4では0.6~0.2mgCO<sub>2</sub>/mgNの範囲にある。そして、葉の全窒素含量（全測定葉当り）と窒素利用効率は、phase 1では正の相関を、終日とphase 4では負の相関を示していた。しかし、相関の程度は相対的に小さく、有意なものではなかった。

終日、phase 1、phase 4の各相で求めた窒素利用効率が、葉の全窒素含量と特異的な関係を示したことから、phase 4とphase 1における単位窒素含量当りのCO<sub>2</sub>吸収速度の最大値と葉の全窒素含量との相関を求めたのが図44-Bである。phase 1では正のphase 4では負の相関が認められた。また、各々の相での窒素利用効率の最大値は、phase 1では0.09~0.13mgCO<sub>2</sub>/mgN/h、phase 4では0.06~0.15mgCO<sub>2</sub>/mgN/hの範囲にあった。

## 考 察

根圏の窒素濃度がパイナップルのCAM型ガス交換に影響を与えることが明らかになった（図35）。特に、1日のCO<sub>2</sub>収支は、根圏の窒素濃度が277ppmのとき最大となり、この濃度より濃くても、また薄くてもCO<sub>2</sub>収支は低下した（図37）。そして、葉内の全窒素含量や可溶性タンパク含量は、2Nという高窒素区で低下していた（図38）。

Siderisら<sup>9)</sup>は、養分の組成比は同じで、濃度の異なる12種の水耕液でパイナップルを9ヶ月間育成し、847ppmの窒素を含む処理区で、最大の個体重が得られたと報告している。つまり、Siderisらの847ppmという最適窒素条件は、本実験の277ppmの3倍の濃度区で、大きな違いを示している。この原因のひとつは、次のように考えられる。

Siderisらは、根圏の窒素濃度を上昇させるとき、同時に他の栄養分も同様の割合で上昇させた。本実験においては、窒素以外の栄養分はいずれの処理区においても一定に保ち、窒素量だけを変化させたものである。従って、Siderisらの実験では、窒素の吸収量の増大が他の栄養分の吸収と同時平行的に行なえる状態にあったと考えられる。いっぽう、本実験においては、根圏の窒素以外の栄養分を一定に保ったため、高窒素区では窒素濃度の増大にともなう養分吸収量の増大が、他養分とのバランスで、つまり、最少律の法則に従って抑制されたものと考えられる。つまり、植物体の最少律の法則により高窒素条件下（2N区）で、葉内への窒素栄養の吸収が抑制され（図38）、その結果としてガス交換の低下をまねいたものと考えられる。なお、最少律の法則に従った窒素栄養の吸収抑制を仮定した場合、葉内の窒素含量は、2N区と1N区では等しくなるものと予想される。しかし、本実験においては、2N区において葉の全窒素含量や可溶性タンパク含量が、1N区に比べ低くなっていた。このような高窒素区における窒素要因の低下の原因については不明である。

また、沖縄県のパイナップル栽培指針<sup>72)</sup>による窒素の基肥料は、個体当り3.6gで、この値は本実験の1N区の水耕液中に含まれる総窒素量と等しい。実際圃場においては、植物体を最大限に大きくする条件の設定が望ましい。本実験の結果とSiderisらの結果は、当県のパイナップル栽培における窒素施与量は、他の栄養分とのバランスも計りながら増大する必要のあることを示唆している。

C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物において、CO<sub>2</sub>吸収が葉内の窒素要因によって律速されていることは、よく知られている<sup>9,69,84,102)</sup>。パイナップルのphase 1のCO<sub>2</sub>収支は、葉の全窒素含量や可溶性タンパク含量と密接な関係にあった。しかし、phase 4のCO<sub>2</sub>収支は葉内の窒素要因と相関を示さなかった（図39, 40）。いっ

ぼう、気孔開度を表す水蒸気交換係数 ( $G_s$ ) は、phase 4 で  $CO_2$  吸収と有意な高い相関を示し、phase 1 では有意な相関を示すものの、その程度は小さかった (図42, 表7)。つまり、パインアップルの  $CO_2$  交換においては、phase 1 では葉肉細胞レベルの  $CO_2$  固定能力の果す役割が大きく、phase 4 では気孔の果す役割が大きいものと考えられる。

Winter ら<sup>121)</sup> は *Kalanchoe pinnata* (セイロンベンケイ) を用い、窒素処理が RuBP カルボキシラーゼ (RuBP-C) と PEP カルボキシラーゼ (PEP-C) の活性比に、影響を及ぼさないことを報告している。このことは、窒素処理が、phase 1 と phase 4 の  $CO_2$  収支に対し同様な影響を及ぼし、CAM 性 (phase 1 の  $CO_2$  収支が1日の  $CO_2$  収支に占める割合) が変わらないことを示唆するものである。しかし、本実験の結果は、葉の全窒素含量の増大に伴ない、CAM 性は増大し (図41)、phase 1 の  $CO_2$  吸収が phase 4 の  $CO_2$  吸収に比べより大きく活性化されることを示していた。

つまり、本実験で認められた、phase 1 と phase 4 における  $G_s$  と葉内窒素要因と  $CO_2$  吸収速度の特異的な関係 (図42) や、CAM 性の増大 (図41) は、Winter らが2種類の  $CO_2$  固定酵素の活性比が一定であるというものの、やはり各々の相で働く  $CO_2$  固定酵素の  $CO_2$  固定能力の違いによるものと考えられる。つまり、phase 4 の  $CO_2$  固定酵素である RuBP-C の  $CO_2$  との親和性は、phase 1 の PEP-C に比べ数倍から10倍も低いことが知られている<sup>35)</sup>。従って、phase 4 においては、RuBP-C の  $CO_2$  との親和性の低さが、 $G_s$  による  $CO_2$  吸収の律速性を強める結果になり、いっぽう phase 1 においては、PEP-C の高い  $CO_2$  親和性が、葉の窒素要因と  $CO_2$  吸収の関係をより顕著なものにしたと考えられる。さらに、phase 4 において、 $CO_2$  吸収量が増大しなかった原因としては、窒素栄養による RuBP-C 活性の増大が、気孔抵抗による制限を上まわる程ではなかったために生じたものと考えられる。つまり、以上のような  $CO_2$  固定酵素の  $CO_2$  に対する親和性の違いと、気孔抵抗特性によって、窒素含量の増大にともなう CAM 性の増大が生じたものとする。

Brown<sup>7)</sup> や Schmitt and Edwards<sup>84)</sup> は、 $C_4$  の植物の窒素利用効率は、 $C_3$  植物に比べ高いと報告している。CAM 植物は  $C_4$  光合成と類似した炭素固定経路をもっているものの、その窒素利用効率については殆んど知られてない。本実験の結果 (図44) は、phase 1 (暗期) と phase 4 (明期の後半) の最大値は、各々  $93\sim 120\mu gCO_2/mgN/h$  と  $65\sim 150\mu gCO_2/mgN/h$  と、 $C_3$  植物<sup>84)</sup> の50分の1、 $C_4$  植物の<sup>69,84)</sup>100分の1の効率である。つまり、パインアップルの CAM 型光合成は、窒素利用効率に関しては低いものと言える。Brown<sup>7)</sup> は、 $C_4$  植物の窒素利用効率の高さに進化的意味を認めている。しかし、パインアップルの CAM 型光合成においては、 $C_4$  光合成と同様な炭素固定経路をもっているものの、そのような意味は認められなかった。

また、前節でも述べたように、高窒素条件下においては、 $C_3$ 、 $C_4$  植物で水利用効率を低下させながらも生育を旺盛にする。しかし、パインアップルにおいては、高窒素条件下で  $CO_2$  収支は物質生産上有利に改善されながらも、その仕方は CAM 性の増大に見られるように、夜間の  $CO_2$  吸収をより活発することによって行なわれ、見方によっては水利用効率の改善を計るような動きを示した。つまり、高窒素条件下での CAM 性の増大や、窒素利用効率の低さから推論すれば、Osmond<sup>80)</sup> が指摘するように、CAM 型光合成の有利性は耐乾性のみ求められるのかもしれない。

## 摘 要

パインアップル、*Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Smooth cayenne, ハワイ系 N72 系統を水耕栽培し、地上部のガス交換に及ぼす窒素栄養 (硝酸態窒素) の影響を調査した。根圏の窒素濃度区として、14, 28, 69, 138, 277, 554ppm の6種類の区を設定した。得られた結果は、以下のとおりである。

1. いずれの窒素濃度下でも、明期の後半と暗期に  $CO_2$  を吸収し、その時の  $CO_2$  吸収速度は窒素区によって異なった値を示した (図35)。

2. 1日と暗期の CO<sub>2</sub> 収支は277と138ppm の窒素区で最大となった。明期の後半の CO<sub>2</sub> 収支は138ppm 窒素区で最大となった (図37)。

3. 葉の全窒素、可溶性タンパク、クロロフィル含量は、138と277ppm の窒素区で最大値を示し、554 ppm 区では減少していた (図38)。

4. 1日と暗期の CO<sub>2</sub> 収支は、葉の全窒素・可溶性タンパク・クロロフィル含量と正の有意な相関を示した。明期の後半の CO<sub>2</sub> 収支は葉の窒素要因と相関を示さなかった (図39・40)。

5. CO<sub>2</sub> 吸収速度と水蒸気交換係数とは、暗期と明期の後半の両方では正の有意な相関を示した。特に、明期の後半では相関の程度が高かった (図42)。従って、暗期の CO<sub>2</sub> 吸収は主に葉内の窒素含量に関連した要因によって律速され、明期の後半の CO<sub>2</sub> 吸収は気孔開孔の程度によって主に律速されていることが推論された。

6. CAM 性 (1日の CO<sub>2</sub> 収支に占める暗期の CO<sub>2</sub> 収支の割合) は、葉の全窒素含量の増大とともに上昇した (図41)。

7. パイナップルの光合成における窒素利用効率は、1日当りで見ると1.9~1.2mgCO<sub>2</sub>/mgN と小さかった。また、暗期と明期の最大 CO<sub>2</sub> 吸収速度で求めた窒素利用効率は、暗期で93~120μgCO<sub>2</sub>/mg N/h, 明期で65~150μgCO<sub>2</sub>/mgN/h と極めて小さかった (図44)。

## 第5章 総合考察

### 1. パイナップルにおける CAM 型光合成の炭素フロー

第1章から第4章にかけて述べたように、パイナップルの CAM 型光合成は、光強度・日長・土壤水分・窒素栄養条件によって影響をうけることが明らかになった。第1章において簡単に述べたが、ここでは、やや詳しくパイナップルの CAM 型光合成における炭素フローを整理し、その後で本論文の結果に基づいたパイナップルの物質生産上の諸問題について考察を加えることにする。

図45はパイナップルの CAM 型光合成における炭素の流れを示している。CAM 型光合成における CO<sub>2</sub> ガス交換の日変化は、4つの相に類別できることから<sup>78)</sup>、各相に関連させて炭素の流れを整理してみたい。まず、夜、phase 1において、外気の CO<sub>2</sub> は気孔を通して吸収され、葉肉細胞の細胞質において PEP カルボキシラーゼの働きにより、PEP と化合しオキサロ酢酸 (OAA) として固定される。OAA はリンゴ酸デヒドロゲナーゼ (MDH) の働きで、直ちにリンゴ酸の形に変換され、リンゴ酸は液胞へ移送されて、そこで貯えられる。液胞内のリンゴ酸は時間の経過とともに増大し、遂には飽和状態になる。液胞でのリンゴ酸貯蔵能力が飽和状態に近づくにつれ、リンゴ酸は細胞質に残ることになる。そこでリンゴ酸は PEP カルボキシラーゼの活性を阻害し、phase 1における CO<sub>2</sub> 吸収速度は減少してゆく。phase 1における CO<sub>2</sub> 固定の基質である PEP は、解糖系をへて炭水化物 (グルカン) から供給される。

夜間のおわりとともに、液胞にたくわえられていたリンゴ酸は細胞質へ輸送される。リンゴ酸が細胞質へ輸送され始める時期に phase 2 の CO<sub>2</sub> 吸収が認められる。phase 2 の CO<sub>2</sub> 吸収は、前半においては PEP カルボキシラーゼ、後半においては RuBP カルボキシラーゼの働きによって行なわれる<sup>122)</sup>。つまり、昼の光の照射とともに細胞質中のリンゴ酸は、PEP カルボキシキナーゼの働きで脱炭酸され、生じた CO<sub>2</sub> は光化学反応と共役したクロロプラスト内の Calvin 回路へ取り込まれる。これによって、一時的に細胞質のリンゴ酸含量は低下し、その為に PEP カルボキシラーゼの再活性化が促され、外気から CO<sub>2</sub> が取り込まれることになる。いっぽう、時間の進行とともに、液胞からのリンゴ酸の流出速度が増大し、再度 PEP カルボキシラーゼの不活性化が生じる。そして、光化学反応と共役した Calvin 回路の CO<sub>2</sub> 固定量が、内生の CO<sub>2</sub> 放出量によって飽和されるまでの不足の CO<sub>2</sub> が、外気から取り込まれ、これが phase



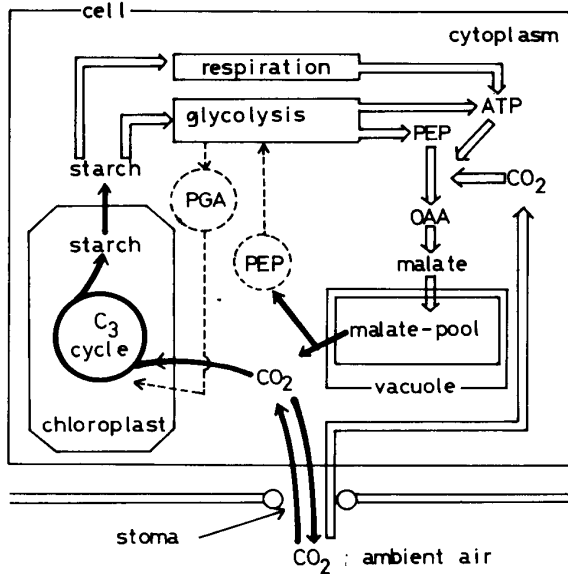


Fig. 45. Schematic diagram showing carbon flow in the CAM of pineapple. The solid lines and open lines show the flow in light period and dark period, respectively. The dotted line shows the anticipated flow of PEP in light period. PEP: phosphoenolpyruvate, OAA: oxaracetate, PGA: phosphoglycolate.

この相での CO<sub>2</sub> 固定は、C<sub>3</sub> 植物の場合と同様に Calvin 回路によって行なわれ、そこで働く CO<sub>2</sub> 固定酵素は RuBP カルボキシラーゼである。

上述のような炭素フローを制御する PEP カルボキシラーゼ活性の日変化については次のように考えられる。phase 4 における CO<sub>2</sub> 吸収が、葉内の CO<sub>2</sub> 源の涸渇が発端となることから予想されるとおり、このときの葉内のリンゴ酸レベルは低下する。従って、この相においては、リンゴ酸による PEP カルボキシラーゼ活性のフィードバック阻害は生じていないものと考えられる。しかし、これまでの知見<sup>75,76,78,80,106,122</sup>)によれば、この相で稼働する CO<sub>2</sub> 固定酵素は RuBP カルボキシラーゼであり、PEP カルボキシラーゼではない。つまり、CAM 型光合成において PEP カルボキシラーゼの活性を抑制する第 1 の要因が、リンゴ酸含量であろうと想定されてきたにもかかわらず、phase 4 においては、そのような制御機構は働いていないものと考えられる。Winter ら<sup>117,119,120</sup>), Kluge ら<sup>41</sup>)は以上のようなリンゴ酸含量の高低による PEP カルボキシラーゼ活性制御とは別の機構として、PEP カルボキシラーゼのリンゴ酸感受性の日変化を提案し、そのような現象を *Mesembryanthemum crystallinum* (ハナイズミ) によって認めている。PEP カルボキシラーゼのリンゴ酸感受性の日変化とは、リンゴ酸による PEP カルボキシラーゼの活性の抑制程度が、夜間、つまり phase 1 においては弱く、昼間、つまり phase 4 においては強いというものである。以上のような PEP カルボキシラーゼのリンゴ酸感受性の日変化は、PEP

2 の後半の CO<sub>2</sub> 吸収に相当すると考えられる。

液胞から流出したリンゴ酸の脱炭酸作用によって生じる CO<sub>2</sub> (内生の CO<sub>2</sub>) によって、Calvin 回路の CO<sub>2</sub> 固定が飽和される期間が、phase 3 の CO<sub>2</sub> ガス交換抑制の相である。パイナップルにおいては、この相でのリンゴ酸の脱炭酸過程は、リンゴ酸が MDH の逆作用によって OAA に変換され、さらに OAA が PEP カルボキシキナーゼの働きで、PEP と CO<sub>2</sub> に転換されるというものである。このとき生じる PEP は、解糖系をへてホスホグリセリン酸 (PGA) の形になり、Calvin 回路へと入り込まれ、CO<sub>2</sub> と同様に炭水化物へ転換されるものと予想されている<sup>78</sup>)。

液胞に貯蔵されるリンゴ酸の量には上限があり、リンゴ酸の細胞質への流出とそこでの脱炭酸が進行するにつれ、液胞中のリンゴ酸は減少し、遂には消失する。リンゴ酸の消失は、Calvin 回路への内生 CO<sub>2</sub> ソースの涸渇を意味している。つまり、リンゴ酸が消失するにおよんで、Calvin 回路は炭素源をもちや体内に求めることができず、外界に求めることになる。以上のような体内における炭素源の涸渇は、体内の CO<sub>2</sub> 濃度の低下<sup>52,58,97</sup>)をもたらす、その結果として気孔が開くようになる。このようにして、昼の後半、つまり、phase 4 では外気からの CO<sub>2</sub> 吸収が生じる。そして、

カルボキシラーゼにおけるアイソザイムの存在を示唆するものである。Brulfertら<sup>10)</sup>は、*Kalanchoe daigremontiana* var. Tom Thum (ベニベンケイ)において、PEPカルボキシラーゼの3種類のアイソザイムの存在を証明した。つまり、長日条件下でC<sub>3</sub>型光合成を営む*K. daigremontiana*においては、No. 1のPEPカルボキシラーゼアイソザイムの活性が高く、短日処理によってCAM化した*K. daigremontiana*においては、No. 3のアイソザイム活性が高いというものである。Brulfert and Queiroz<sup>13)</sup>は、*K. daigremontiana*において、短日条件下においてCAM化した植物から抽出したPEPカルボキシラーゼにおいて、リンゴ酸に対する感受性は大きな日変化を示すことを認めている。従って、PEPカルボキシラーゼには、幾種類かのアイソザイムが存在し、CAM型光合成においては、その中の特異的なアイソザイムが関与しているものと予想される。

以上の結果は、Winterら<sup>117,119,120)</sup>が*M. crystallinum*、Brulfertら<sup>10,11,12,13)</sup>が*K. daigremontiana*を用いて得られたものである。これらは、いずれも湿潤あるいは長日条件下ではC<sub>3</sub>型光合成を営み、乾燥(あるいは高塩分)あるいは短日条件下ではCAM型光合成を営むという、可塑的なCAM植物において得た結果である。従って、CAM植物のもうひとつの群、つまり、いかなる環境要因の変化に対しても、CAM型光合成を維持する固定的なCAM植物群において、以上に述べたようなPEPカルボキシラーゼのリンゴ酸感受性の日変化が存在するか否かは興味深い。本論文の結果(図26, 27)は、パインアップルにおいてもPEPカルボキシラーゼのリンゴ酸感受性の日変化が存在することを示していた。従って、CAM型光合成の昼夜の日変化リズムの一端は、PEPカルボキシラーゼのリンゴ酸感受性の日変化によって制御され、それにはPEPカルボキシラーゼの特異的なアイソザイムの違いが関わっている可能性が大きい。

## 2. パインアップルの物質生産の制御とその限界

前節において、パインアップルのCAM型光合成における基本的な炭素の流れと、その昼夜リズムの制御機構について考察を加えた。このような炭素の流れから、パインアップルの物質生産性を考えると、以下のようなになる。

つまり、パインアップルにおいて夜に吸収されるCO<sub>2</sub>は、リンゴ酸として液胞に濃縮されるために、総CO<sub>2</sub>吸収量はおのずと液胞でのリンゴ酸貯蔵能力により律せられる。昼間、特にphase 4のCO<sub>2</sub>吸収は、Calvin回路によるCO<sub>2</sub>固定によることから、液胞でのリンゴ酸貯蔵能力に依存しない。従って、パインアップルの物質生産の改善のひとつは、昼間にCO<sub>2</sub>吸収を高めることにある。

本論文においては、1日の総CO<sub>2</sub>収支に占める夜間のCO<sub>2</sub>収支の割合をCAM性と定義し、いくつかの環境要因がCAM性に及ぼす影響を調査した。前段で述べたようなCAM型物質生産の改善法の具体的指標として、CAM性の大小をcriteriaとすることができる。従って、ここで再度、CAM性と環境要因の関係について整理し検討を加えてみたい。

昼間の平均光強度とCAM性の関係は(図5)、昼間の平均光強度が低いとCAM性は高く、平均光強度の上昇とともにCAM性は低下する。平均光強度が30~40klx以上の光条件下で90%前後の定常値に達していた。そして、1日当りのCO<sub>2</sub>収支はCAM性の低下とともに増大し、30~40klx以上の光条件下で定常値に達した(図5)。

日長がCAM性に及ぼす影響をみると(図22)、長日、短日、自然日長各条件下において、昼間の平均光強度の上昇とともにCAM性は低下し、昼間の総光量が200cal/cm<sup>2</sup>/day以上の光条件下で定常値に達する。各日長条件下で得られた定常値を比較すると、長日条件下では40%前後の低いCAM性を示し、日長が短くなるにつれてCAM性は増大し、短日条件下では80%前後の値を示していた。さらに、1日当りのCO<sub>2</sub>収支は、CAM性の高い短日条件下で大きく、200cal/cm<sup>2</sup>/day以上の光量下において、長日条件との差は約2倍の値になっていた(図21)。

土壤水分条件とCAM性の関係(図31)についてみると、pF1.1からpF3.8の土壤水分条件下におい

ては、CAM 性の大小は昼間の平均光強度の影響を強くうけ、平均光強度の上昇とともに CAM 性は低下し、平均光強度が34klx 以上の光の下で70~75%前後の定常値に達していた。pF1.1から pF3.8にかけての CAM 性の程度は、pF3.8区の高光強度分条件下で CAM 性がわずかに大きくなる傾向を示すものの殆んど同様な値を示していた。しかし、pF4.5というようなC<sub>3</sub>やC<sub>4</sub>植物では永久萎凋をおこす<sup>29)</sup>ような厳しい乾燥条件下においては、CAM 性は昼間の平均光強度とは無関係になり、90%前後の高い値を示していた。また、pF4.5区で CAM 性が高くなるときに、同時にCO<sub>2</sub>収支も小さくなるという現象のほかに、土壌水分を変えたときに CAM 性とCO<sub>2</sub>収支の間に一定の関係は認められなかった(図31)。

窒素栄養と CAM 性の関係についてみると(図41)、葉身の全窒素含量の上昇とともに CAM 性は大きくなる。さらに、1日当りのCO<sub>2</sub>収支も、葉身の全窒素含量の上昇とともに増大する(図39)。図46は、

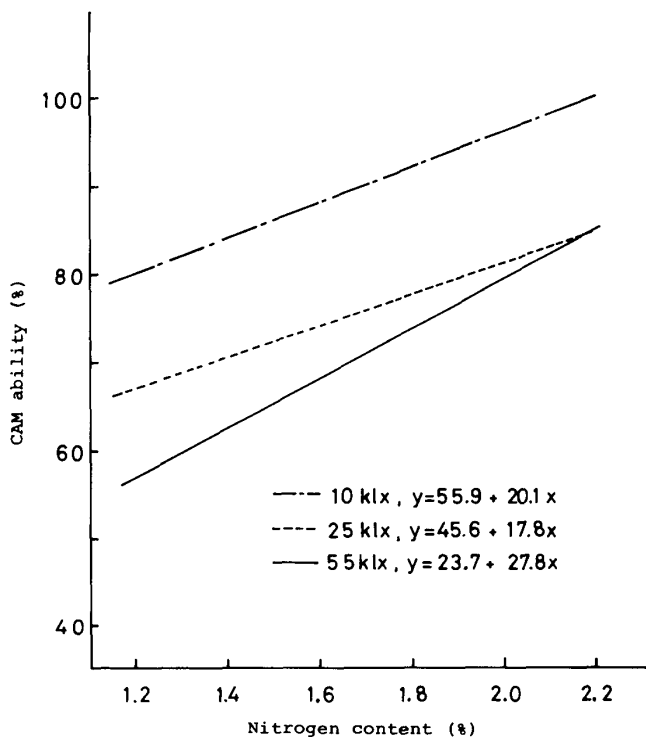


Fig. 46. Regression lines of the relationship between CAM ability and nitrogen content at pineapple shoots under three different light conditions. Each line was obtained from Fig. 41.

図40で得られた CAM 性と全窒素含量の3種類の光条件の下での回帰直線を一枚の図にまとめたものである。平均光強度が10klx と25klx の回帰直線を比較すると、本論文で得られた1.2~2.0%という全窒素含量の範囲において、CAM 性はほぼ平行して増減している。平均光強度を55klx に上昇した場合、2%前後の高窒素条件下においては、25klx 区と55klx 区で CAM 性に差が認められない。しかし、窒素含量が小さくなるに従い、55klx 条件下では CAM 性がより小さくなってゆく傾向を示していた。

以上のように、本論文においては、CAM 性の低下は4つの場合に認められた。つまり、明期の平均光強度を上昇させたとき、日長を長くしたとき、葉内の窒素含量が低下したとき、土壌水分が適当に維持して昼の平均光強度を上昇させたときである。このような CAM 性の低下が1日当りのCO<sub>2</sub>収支の増大をともなって生じたのは、明期の平均光強度を上昇させたときだけであった。

逆に、CAM 性の増大は、短日、高窒素、強い乾燥条件下において認められた。そして、短日、高窒素条件下における CAM 性増大は、1日のCO<sub>2</sub>収支の増大をともなって生じた。

以上のような CAM 性の動きの中で、pF4.5というような厳しい乾燥条件下における CAM 性の増大は、昼間の水分消失を抑制するために昼間に気孔が閉じ、その結果として phase 4 のCO<sub>2</sub>吸収が阻害されたために生じたものと考えられる(第3章考察参)。また、適当な条件下において、昼の平均光強度が上昇するにともない CAM 性が低下することは、前節で述べた CAM 性光合成の炭素の流れにおいて、その発現機構を推論できた(第1章考察、第5章1. を参)。しかし、パイナップルの物質生産機構が有利に展開されるであろうと予想した、長

長日条件や高窒素条件下において、CAM性の動きは予想とは全く逆の反応を示していた。日長条件や窒素条件によって1日当りのCO<sub>2</sub>収支を増大させる現象は、CAM性の強化をともなうて生じた。

光強度や土壌水分条件のような、パインアップルのCAM型光合成に対し即時的に作用するような要因においては、パインアップルの物質生産を増大させるための方策として、そのCAM性を打破するような制御が有効なものと考えられる。しかし、日長や窒素条件のような、CAM型光合成の本質的な部分に関する要因については、パインアップルの物質生産を増大させるためには、そのような要因を通してCAM性を強化し、夜のCO<sub>2</sub>吸収を活性化するような方向で制御を加えることが有効なものと考えられる。つまり、CAM型光合成との関わりあいからみた環境要因は、CAM型光合成を即時的に制御するものと、その本質的な制御に関するものの2種類に類別できる。

CAM植物には、*Mesembryanthemum crystallinum*（ハナイズミ）や*Kalanchoe daigremontiana*（ベニベンケイ）のような、ある環境要因下ではCAM型光合成を完全に消失し、C<sub>3</sub>型光合成を営むという一群の植物が存在する<sup>9,10,11,12,13,14,18,24,81,82,116</sup>。いっぽう、本論文で用いたパインアップルのように、いかなる条件下においても基本的にCAM型光合成を維持する一群のCAM植物が存在する。従って、本論文は、後者の頑固なCAM植物に属するパインアップルでその物質生産の特性を明らかにしてきた。CAM植物の物質生産の制御機構をより明確に追求するには、今後は、*M. crystallinum*のような可塑的なCAM植物についても比較、検討を加える必要がある。

### 3. 沖縄におけるパインアップルの物質生産特性

前節までは、パインアップルのCAM型光合成と環境要因のかかわりあいについて論じてきた。本節では、以上の論議の中で明らかになったパインアップルの物質生産の特性に基づき、沖縄におけるパインアップル栽培に関し考察を加えてみたい。

植物の物質生産における最も基本的な特性は、光とCO<sub>2</sub>交換の関係であることから、本論文においては、明期の平均光強度とCO<sub>2</sub>交換速度の対応関係を軸に、土壌水分や日長、さらには窒素栄養の影響をとりあげてきた。各々の要因は、光-CO<sub>2</sub>吸収あるいは放出曲線の大小に影響を及ぼすものの、基本的にはパインアップルのCO<sub>2</sub>収支は、明期の平均光強度が30klx以上のとき飽和現象を示すことが明らかになった（図4, 21, 30, 36）。従って、まずこのような光環境の問題から考察を加えてみたい。

城間<sup>89)</sup>は、沖縄のパインアップル栽培を気象学的に解析する中で、パインアップルの物質生産における昼の光飽和点を30klxあるいは50klxの照度に相当する日射量と想定して、「この照度に相当する日射強度までの日射量を読みとり、これを直接利用可能日射量とする。ここで、この日射強度を超える日射量は、光合成に直接利用できないものとして棄てる。」として、沖縄の日射環境を特徴づけている。植物の物質生産における光飽和点は、個体や群落、あるいは群落でも葉面積指数(LAI)の大小によって異なる<sup>50,101)</sup>ことから、光飽和点を固定して日射環境を論じるのは問題が多い。しかし、ひとつの根拠をもった栽培環境の解析例として充分成り立ちうるものと考えられる。後述するように、直接利用可能日射量の考えかたには、日射量の多少と同時に、日射分布型の違い、つまり有効な日射量が持続する時間の評価も含まれることから、特に緯度の異なる地域間で日射環境と植物の生育の関係を解析する際には、より有効な情報を示し得るものとする。

以上のような直接利用可能日射量を城間は、アナログ記録紙から日射量を読み取ることによって評価した<sup>89)</sup>。Monteith<sup>47)</sup>は、月平均の日射量の日変化は、sin曲線で近似でき、1日の各々の時刻での日射量は次式で表わせることを示した。

$$R_t = R_{\max} \cdot \sin(\pi \cdot t/L) \quad \dots (5)$$

ここで、 $R_t$ は日の出後 $t$ 時間目の日射量、 $R_{\max}$ は南中時の最大日射量、 $L$ は日長である。さらに、1日の総日射量は次式で近似できる。

$$\sum R_t dt = (2L/\pi) \cdot R_{\max} \quad \dots (6)$$

つまり、城間はアナログ記録計の実際のデータから直接読みとりによって利用可能日射量を評価したのであるが、もし Monteith の言うような月平均としてみた日射量の日変化特性が存在すれば、利用可能日射量は数式から容易に求めることができる。

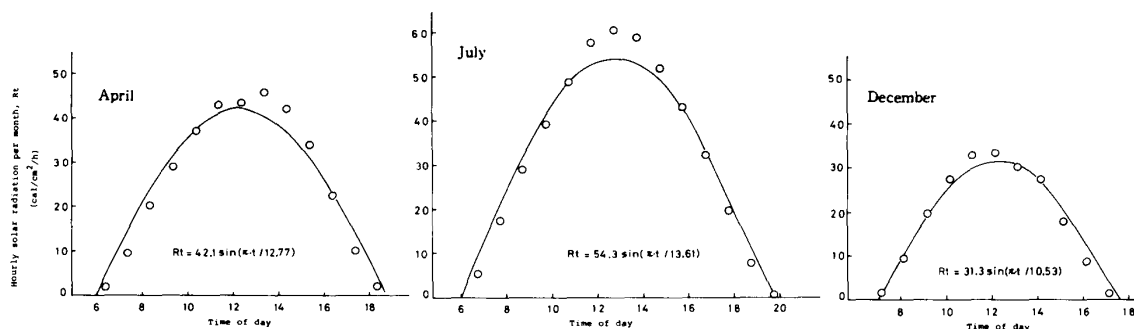


Fig. 47. Relationship between monthly mean hourly solar radiation and hourly solar radiation calculated using Monteith's formula for April, July, and December 1983 for Naha.

図47は、1983年4月、7月、12月という那覇における典型的な月の日射量の日変化の様子と、数式から求めた日変化様式の対応関係を示している。図中の丸印は、那覇气象台で測定された毎日の当該時刻の月平均日射量を示している。図中の sin 曲線で表わした日射分布は、各月の実際の日平均日射量から、(6)式によって最大日射量の平均 ( $R_{max}$ ) を求め、さらに  $R_{max}$  と月平均日長<sup>58)</sup> から、(5)式を用いて日射分布曲線を描いたものである。両者はよく一致し、那覇の月平均でみた1日の日射分布は、Monteithの仮定によく従うことが明らかになった。

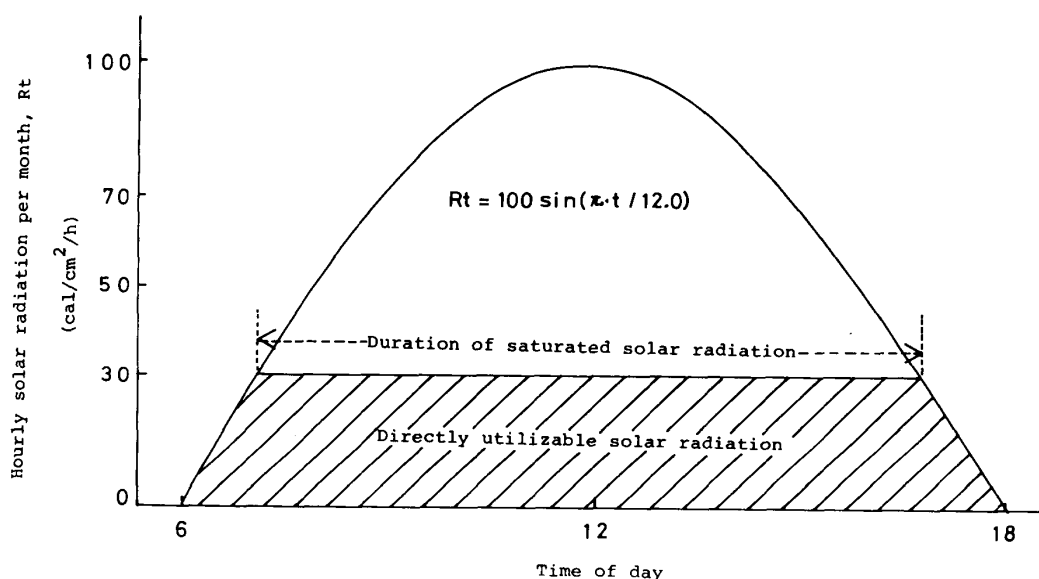


Fig. 48. Relationship among directly utilizable solar radiation, duration of saturated solar radiation, and diurnal pattern of solar radiation by Monteith's formula.

そこで、以下のような仕方でも直接利用可能日射量、利用可能日射率、それに飽和日射時間を求めた。このような3つのパラメータの関係を図48に模式的に示した。つまり、直接利用可能日射量とは、照度30klxを日射量に換算した $Y=30$ の直線と(5)式で表わされる日射分布曲線によって囲まれる日射量で、図中の斜線部の面積に相当する。利用可能日射率とは、1日の総日射量に対する利用可能日射量の割合である。飽和日射時間とは、30klxの照度以上の光が照射される時間である。

3つのパラメータの算出は次のようにして行なった。80klxの照度が $1 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$ に相当する $\theta$ として、(5)、(6)式から平均日射量と平均日長<sup>58)</sup>、30klxの照度が達成される時刻( $T_s$ )を求め、直接利用可能日射量( $R_u$ )を次式で求めた。

$$R_u = R_{ave} \cdot \left[ 1 - \int_{\arcsin TR}^{\frac{\pi}{2}} (\sin t - TR) dt \right] \quad \dots (7)$$

ここで、 $R_{ave}$ は月平均の日日射量( $\text{cal/cm}^2/\text{day}$ )、 $TR$ は平均最大照度( $I_{max}$ )と30klxの比率で $TR = 30/I_{max}$ である。

以上のようにして求めた直接利用可能日射量、利用可能日射量、飽和日射時間その他を表8に示している。那覇と石垣での日射量は1974~83年の各地気象台での平均値、平均日長は気象暦<sup>58)</sup>より求めた。台中と Honoluluでの日射量は、城間が平均雲量を使って求めた値<sup>89)</sup>を用い、平均日長はChang<sup>15)</sup>の日長表より算出したものである。本論文で求めた直接利用可能日射量は、城間の結果と比較し約20%大きい値を示していた。しかし、一般的な傾向は城間の求めたものと同様であった。

Table 8. Comparison of solar radiation conditions among Naha and Ishigaki, Okinawa; Taichun, Taiwan; and Honolulu, Hawaii.

Station		Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Naha	Ave. R (1)	201	234	268	366	383	424	467	436	405	326	249	214
	Day L. (2)	10.7	11.3	12.0	12.8	13.4	13.8	13.6	13.0	12.3	11.6	10.9	10.5
	D.S.R. (3)	4.8	5.8	6.7	8.5	8.9	9.5	9.9	9.4	8.8	7.6	6.2	5.3
	D.U.R. (4)	179	195	212	240	252	262	264	252	238	216	194	181
	$R_u$ (5)	0.89	0.83	0.79	0.65	0.65	0.62	0.56	0.57	0.57	0.66	0.78	0.84
Ishigaki	Ave. R. (1)	232	264	317	424	437	508	553	494	459	362	269	228
	Day L. (2)	11.8	12.3	13.0	13.7	14.5	14.6	14.4	15.0	13.3	12.6	12.0	11.7
	D.S.R. (3)	5.6	6.5	7.8	9.5	9.9	10.6	10.9	10.6	9.6	8.4	6.7	5.5
	D.U.R. (4)	200	216	235	262	276	285	285	289	259	237	213	197
	$R_u$ (5)	0.86	0.81	0.74	0.61	0.63	0.56	0.51	0.58	0.56	0.65	0.79	0.86
Taichun	Ave. R (1)	306	310	364	370	458	456	496	480	480	403	333	393
	Day L. (2)	10.8	11.4	12.0	12.7	13.3	13.6	13.5	13.0	12.3	11.6	11.0	10.7
	D.S.R. (3)	7.1	7.3	8.3	8.5	9.6	9.7	10.0	9.6	9.3	8.4	7.5	7.9
	D.U.R. (4)	203	211	228	240	259	263	264	255	244	226	209	210
	$R_u$ (5)	0.66	0.68	0.62	0.64	0.56	0.57	0.53	0.53	0.50	0.56	0.62	0.53
Honolulu	Ave. R (1)	351	410	487	530	564	566	567	570	533	406	323	303
	Day L. (2)	11.0	11.5	12.0	12.6	13.2	13.4	13.3	12.8	12.3	11.6	11.1	10.9
	D.S.R. (3)	7.7	8.4	9.2	9.8	10.3	10.4	10.3	10.1	9.6	8.5	7.4	7.1
	D.U.R. (4)	211	224	239	252	264	268	266	259	247	226	210	203
	$R_u$ (5)	0.60	0.54	0.49	0.47	0.46	0.47	0.47	0.45	0.46	0.56	0.65	0.67

(1): average solar radiation,  $\text{cal/cm}^2/\text{day}$ , (2): average day-length, h, (3): duration of saturated solar radiation, h/day, (4): directly utilizable solar radiation,  $\text{cal/cm}^2/\text{day}$ , (5): ratio of directly utilizable solar radiation to average total radiation.

次に、以上のようにして求めた日射環境と本論文において明らかにしたパインアップルの光条件と $\text{CO}_2$ 収支の関係から、沖縄の日射環境について考察を加えてみたい。第1章と第2章で明らかにしたように、

日長が11~12時間の場合、明期の総光量が約  $200\text{cal/cm}^2/\text{day}$  以上の光条件下でパインアップルの1日  $\text{CO}_2$  収支は光飽和状態に達していた。このような日長条件と光飽和点からみると、沖縄島においては、11月と2月に、石垣島では12月にわずかに光不足に陥っている可能性がある。沖縄島においては、12月と1月に  $180\text{cal/cm}^2/\text{day}$  という低い日射条件にある。しかし、この時の日長条件が10.5~10.7時間と短日状態にあることを考えると、パインアップルが光不足の状態に陥っているとは、一概に結論づけることはできない。というのは、第2章の図19でみたように、パインアップルのCAM型光合成は10時間日長という短日条件下でより活性化するためである。小那覇・池宮<sup>74)</sup>は、植え付け後9ヶ月をへて十分に生長したパインアップルについての圃場試験で、個体群生長速度(CGR)の推移は、8~9月の盛夏の時間に高くなるものの、11~2月にそれ程大きく落ち込まないことを示している。従って、沖縄の現行の栽培条件下においては、日射量の低下する冬場においても、日射量は光飽和点に満たないものの生育程度はそれ程低下しないものと考えられる。その原因のひとつは、CAM型光合成が短日条件下において活発になるという特性が、ひとつの役割を果たしているものと考えられる。

ここで、ホノルルや台中といったパインアップル栽培先進地と日射環境を比較すると、沖縄島においては、冬期に劣ることが認められる。しかし、石垣島においては、これら先進地と比較しても、日射環境は劣るとは考えられない。

以上のように、沖縄における日射環境はパインアップル栽培にとって充分とはいえないまでも、現況下ではほぼ満足できるものであることが明らかになった。しかし、このような結論を導く基点となった光飽和点が、個体状態で求めたものであることから、今後のパインアップル栽培で、LAIを増大させながら生産量の増大を計るような場合、光不足が問題となることは十分に予想されることである。

次に、土壌水分の点から沖縄のパインアップル栽培について検討を加えることにしよう。本論文において、パインアップルは通常の作物が枯死してしまうような乾燥条件下においても、正の  $\text{CO}_2$  収支を示し、極めて耐乾性に優れた作物であることが明らかになった。しかし、生育を活発に行なわせるためには、通常の作物で認められているような適当な土壌水分の維持が必要であることも明らかになった(図30)。沖縄においては、年降水量が  $2,118\text{mm}$ <sup>107)</sup> と多く、降雨に関してはパインアップルの生育に不足をきたしているとは考えられない。城間<sup>89)</sup>や Neild and Boshell<sup>57)</sup>も沖縄の降雨条件は、世界のパインアップル栽培地の中で恵まれた地点にあると報告している。しかし、沖縄における年間の降雨分布には偏りがあり、10~11月には30~45日の渇水の頻度が高いといわれている<sup>89)</sup>。さらに、パインアップルの栽培畑は、山の斜面に多く発達している。つまり、沖縄において土壌水分がパインアップルの生育を制限する程度は少ないものと考えられるものの、秋季(10~11月)と、あるいは畑の立地によっては適当な灌水が必要なのかもしれない。

次に、作物栽培技術の中心的課題ともいえるべき窒素栄養について検討を加えてみたい。本論文で明らかにした最適窒素条件は、現行のパインアップル施肥法における窒素施与量と一致するものであった。しかし、Siderisら<sup>91)</sup>の結果を考慮すると、本論文で認めた最適窒素条件は、他の養分の不足の為に生じているものと考えられた。従って、今後は他の養分とのバランスも含めて、パインアップルの物質生産をより活性化するような、施肥技術を解明することが必要である。

最後に、本論文では具体的に取りあげなかった温度について、沖縄でのパインアップル栽培との関係から検討を加えてみたい。城間<sup>89)</sup>は、沖縄島は冬季に温度条件に恵まれないもののそれ以外の季節は十分な温度環境下であり、石垣島においては年間を通して恵まれた条件にあると報告している。また Neild and Boshell<sup>58)</sup>は、沖縄島での気温は、世界17ヶ所のパインアップル栽培地で、15番目に位置するとし、余り恵まれた地域ではないと報告している。

Nealesら<sup>53,56)</sup>は、パインアップルの  $\text{CO}_2$  収支は、昼温  $25^\circ\text{C}$ 、夜温を  $15^\circ\text{C}$  という温度周期下に保ったとき最大になったと報告している。このような温暖な昼温と冷涼な夜温の組合せの下で  $\text{CO}_2$  収支が最大になる現象は、パインアップル以外のCAM植物で広く認められる現象である<sup>37,39,48,54,59,66,78,110)</sup>。

以上のような情報から沖縄における温度条件をまとめると次のようになる。つまり、Neild and Boshell は、平均気温等から沖縄島の温度環境は余り恵まれた状態にはないことを指摘するものの、Neales らの結果は、パインアップルは余り高温を好むものではなく、その CO<sub>2</sub> 収支は温暖な昼と冷涼な夜の組合せで最大となることを示している。従って、城間によって示された沖縄における温度環境をみる限り、冬季には温度不足が予想されるものの、その他の季節ではほぼ十分な条件下にあるもの考えられる。しかし、CAM 型光合成の一般的な特徴として、CO<sub>2</sub> 収支の改善の為には、10°C程度の温度の日較差を必要とする。沖縄においては、沖縄島、石垣島のいずれにおいても、年間を通して5°Cという日較差であることから、この点についてはCAM 型光合成の特徴が充分に発揮される条件にあるとは考えられない。

## 要 約

パインアップルは、沖縄においてサトウキビにつぐ主幹作物のひとつである。当作物は、Crassulacean acid metabolism (CAM) 植物に属する数少ない作物のひとつでもある。CAM とは、高等植物に認められる3種類の炭素固定経路のひとつで、そのCO<sub>2</sub> 吸収が夜間に行なわれることなどから、乾燥地適応型の炭素固定経路として知られている。当経路はC<sub>4</sub> 光合成の発見にともなって注目され始めたもので、光合成経路として研究され始めたのは1970年代になってである。パインアップルも含めたCAM 植物の物質生産機構については、不明な点が多く残されている。CAM 植物の生産性は一般に低い状態にあるが、パインアップルは通常の作物に匹敵するような高い生産性を示す植物である。

本研究においては、植物の物質生産において最も基本的な現象である、光強度とパインアップルのCAM 型光合成の関係についてとりあげた。この光強度とCAM 型光合成の関係は、以下に述べる研究の基本的な手段として組み入れた。次に、日長とCAM 型光合成の関係を取りあげ、日長と日射量の両面から光環境の問題に検討を加えた。CAM 型光合成は、乾燥地適応型炭素獲得系と考えられることから、土壌水分条件とCAM 型光合成の関係について調査した。また、近代農業技術の基本ともいべき窒素栄養の問題を取りあげ、根圏と葉内の窒素濃度がCAM 型光合成に及ぼす影響を調査した。さらに、パインアップルのCAM 型光合成における炭素フローとその基本的な制御機構について考察を加えたのち、パインアップルの物質生産の制御とその限界について論じた。最後に、沖縄におけるパインアップル栽培について、本研究の成果に基づき物質生産の観点から、日射環境に重きをおいて検討を加えた。

本研究で得られた結果は以下のとおりである。

### 1. 明期の光強度とCAM 型光合成の関係

- 1) 明期の平均光強度が上昇すると、明期におけるCO<sub>2</sub> 放出速度が小さくなり、CO<sub>2</sub> 放出期間 (phase 3) も短くなった。さらに、明期の後半 (phase 4) のCO<sub>2</sub> 吸収と、暗期の (phase 1) のCO<sub>2</sub> 吸収速度も増大した。その結果、1日のCO<sub>2</sub> 収支は、明期の平均光強度が30~40klx に達するまで、光強度の上昇に伴い増大し、その後定常値に達した。
- 2) 昼の日射量の増大は、昼の終わりの葉内のリンゴ酸レベルを低くし、夜の終わりのリンゴ酸レベルを高くするような様式で、リンゴ酸の日変化に影響を与えた。昼のリンゴ酸消失速度は、100~150cal/cm<sup>2</sup>/5hの日射量の下で定常値に達した。夜のリンゴ酸蓄積量の増大は、昼の日射量の上昇とともに生じた。しかし、本研究の範囲では、上限値を認めることはできなかった。昼のリンゴ酸消失速度が定常値に達した100~150cal/cm<sup>2</sup>/5hという日射量は、平均20~30klxの照度に対応し、CO<sub>2</sub> 交換の実験室内で得た飽和光強度とよく対応した値であった。

### 2. 日長がCAM 型光合成に及ぼす影響

パインアップルのCAM 型CO<sub>2</sub> 交換は、短日条件下で活発になった。短日条件下においては1日のCO<sub>2</sub> 収支が増大し、この増大はphase 1のCO<sub>2</sub> 収支の増大を通して行なわれた。長日条件下に



においては、phase 4 での CO<sub>2</sub> 吸収速度が活発になったが、1 日の CO<sub>2</sub> 収支は低下した。短日条件下における CO<sub>2</sub> 吸収の増大は、phase 1 における葉内の CO<sub>2</sub> 固定能力の増大に由来していることが明らかになった。

### 3. 土壌水分が CAM 型光合成に及ぼす影響

パイナップルは、他の植物では萎凋を生じ枯死にいたる、初期萎凋点や永久萎凋点の土壌水分下でも、正の CO<sub>2</sub> 収支を示し、極めて耐乾性にとんでいることが認められた。水利用効率を表す蒸散比も、20~150 と小さく、水利用効率の高さも明らかになった。しかし、1 日の CO<sub>2</sub> 収支の最大値は生長有効水分域 (pF 2~3) で得られ、パイナップルの生育を旺盛にするためには、適当な土壌水分の維持が必要であることが明らかになった。

### 4. 窒素栄養が CAM 型光合成に及ぼす影響

根圏の窒素濃度を 277ppm に維持したとき、1 日の CO<sub>2</sub> 収支は最大となった。1 日の CO<sub>2</sub> 収支は、葉身の全窒素含量、可溶性タンパク、クロロフィル含量と正の有意な相関を示していた。また、1 日の CO<sub>2</sub> 収支に占める phase 1 の CO<sub>2</sub> 収支割合、つまり CAM 性も葉身の全窒素含量と正の有意な相関を示していた。窒素栄養の改善にともなう CO<sub>2</sub> 収支の増大は、phase 1 の CO<sub>2</sub> 収支の改善を通して行なわれることが明らかになった。

### 5. パイナップルの物質生産の制御とその限界

CO<sub>2</sub> 収支からみたパイナップルの物質生産の改善の方向は、その CAM 型炭素フローの特性から、phase 4 の CO<sub>2</sub> 収支の増大を通して成されるべきであろうと推論された。CAM 性を指標にして、環境要因がパイナップルの CO<sub>2</sub> 収支に及ぼす影響の仕方を整理したところ、仮定のとおり CAM 性の低下を通して CO<sub>2</sub> 収支の改善にかかわる環境要因と、逆に CAM 性の強化を通して CO<sub>2</sub> 収支の改善にかかわる環境要因の 2 種類に、環境要因の影響は類別できるものであった。前者には昼の光強度や日射量が属し、即時的に炭素フローに影響を及ぼすことを特徴としていた。後者には、日長や窒素栄養が属し、CAM 型炭素フローの活性の程度等のようなより本質的な部分に影響を及ぼした。土壌水分は両者のいずれかの特性をも有するものであった。

### 6. 物質生産特性からみた沖縄のパイナップル栽培

個体レベルでの CO<sub>2</sub> 収支から求めた光飽和点に基づいて、直接利用日射量等の日射特性を算出し、沖縄の日射環境を解析した。直接利用可能日射量からみた場合、沖縄島では 12 月~2 月の冬季に日射不足が生じる。しかし、パイナップルの CAM 型 CO<sub>2</sub> 吸収が短日条件下で活性化することから、沖縄島の冬季は光飽和状態には達しないものの、CO<sub>2</sub> 収支のレベルでは十分な生育が達成されるものと考えた。石垣島の日射特性はパイナップル栽培の先進地であるホノルルと同等で、当作物の栽培に適していることが認められた。ただ、光飽和点の基準を個体に求めた結果であることから、高 LAI を保持したパイナップル栽培を今後実現しようとするれば、沖縄の日射環境は冬季に不足するものとする。

## 引用文献

1. 秋山侃 1975. トウモロコシの物質生産に関する研究. 九州大学農学部栽培学研究室報告. 第 5 号.
2. アメリカ合衆国政府. 1981. 食糧および農業予測と環境. 逸見謙三・立花一雄. アメリカ合衆国政府特別報告: 西暦 2000 年の地球. 2. 環境編. 家の光協会. 東京. 109-169.
3. Barrow, S. R. and W. Cockburn 1982. Effects of light quantity and quality on the decarboxylation of malic acid in crassulacean acid metabolism photosynthesis. *Plant Physiol.* **69**: 568-571.
4. Bartholomew, B. 1973. Drought response in the gas exchange of *Dudleya farinosa* (Crassulaceae)

grown under natural conditions. *Photosynthetica* 7 : 114-120.

5. Bartholomew, D. P. and S. B. Kadizimin 1977. Pineapple, In *Ecophysiology of Tropical Crops*, eds. P. de T. Alvim and T. T. Kozlowski, Academic Press, New York, San Francisco, London. 113-156.
6. Black, C. C. 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO<sub>2</sub> uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24 : 253-268.
7. Brown, R. H. 1978. A difference in N use efficiency in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants and its implication in adaptation and evolution. *Crop Sci.* 18 : 93-98.
8. Bruinsma, J. 1958. Studies on the crassulacean acid metabolism. *Acta Bot. Neerlandica* 7 : 531-588.
9. Brulfert, J., D. Guerrier, and O. Queiroz 1975. Photoperiodism and enzyme rhythms: Kinetic characteristics of the photoperiodic induction of crassulacean acid metabolism. *Planta* 125 : 33-44.
10. \_\_\_\_\_, M. C. Arrabaca, D. Guerrier, and O. Queiroz 1979. Changes in the isozymic of phosphoenolpyruvate: An early step in photoperiodic control of crassulacean acid metabolism. *Planta* 146 : 129-133.
11. \_\_\_\_\_, D. Muller, M. Kluge, and O. Queiroz 1982. Photoperiodism and crassulacean acid metabolism. I. Immunological and kinetic evidences of for different patterns of phosphoenolpyruvate carboxylase isoforms in photoperiodically inducible and non-inducible crassulacean acid metabolism plants. *Planta* 154 : 326-331.
12. \_\_\_\_\_, D. Guerrier, and O. Queiroz 1982. \_\_\_\_\_ II. Relation between leaf aging and photoperiod in crassulacean metabolism induction. *Planta* 154 : 332-338.
13. \_\_\_\_\_ and O. Queiroz 1982. \_\_\_\_\_ III. Different characteristics of the photoperiod-sensitive and non-sensitive isoforms of phosphoenolpyruvate carboxylase and crassulacean acid metabolism operation. *Planta* 154 : 339-343.
14. Buchanan-Bolling, I. C., M. Kluge, and U. Lüttge 1980. PEP-carboxylase activity and the regulation of CAM: Effects of extraction procedures and leaf age. *Z. Pflanzenphysiol.* 97 : 457-470.
15. Chang, J., 1971. Duration of daylight. Problems and methods in agricultural climatology. Oriental Publishing Co., Taipei. 19-23.
16. Collins, J.L. 1960. Taxonomy, origin, and ecology. In *The pineapple: Botany, cultivation, and utilization*. Leonard Hill L. t. d. London, New York. 28-39.
17. Crews, C. E., M. Vines, and C. C. Black, Jr. 1975. Postillumination burst of carbon dioxide in crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiol.* 55 : 652-657.
18. Deleens, E., J. Garnier-Dardart, and O. Queiroz 1979. Carbon isotope composition of intermediates of the starch-malate sequence and level of the crassulacean acid metabolism in leaves of *Kalanchoë blossfeldiana* Tom Thum. *Planta* 146 : 441-449.
19. Dittrich, P., W. H. Campbell, and C. C. Black, Jr. 1973. Phosphoenolpyruvate carboxylase in plants exhibiting crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.* 52 : 357-361.
20. Friend, D. J. C. and J. Lydon 1979. Effects of daylength on flowering, growth, and CAM of pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merrill). *Bot. Gaz.* 140 : 280-283.
21. Gaastra, P. 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. In *Environmental Control of Plant Growth*, ed. L. T. Evans, Academic Press, New York. 113-140.

22. 宜保清一 1977. 土壤の乾燥・収縮について. 琉大農学報. 24 : 427-438.
23. Greenway, H., K. Winter, and U. Lüttge 1978. Phosphoenolpyruvate carboxylase during development of crassulacean acid metabolism and during a diurnal cycle in *Mesembryanthemum cristallinum*, J. Ext. Bot. 29 : 547-559.
24. Gregory, F. G., I. Spear, and K. V. Thiman 1954. The interrelation between CO<sub>2</sub> metabolism and photoperiodism in *Kalanchoe*. Plant Physiol. 29:220-229.
25. Gutmann, I. and A. W. Wahlefeld 1974. L-malate determination with malate dehydrogenase and NAD. In Methods of Enzymatic Analysis III., ed. H. U. Bergmeyer, Academic Press, New York. 1585-1589.
26. Hatch, M. D. 1971. Mechanism and function of the C<sub>4</sub> pathway of photosynthesis, In Photosynthesis and Photorespiration, eds. M. D. Hatch ed al. Wiley-Interscience, New York, London, Sydney, Toronto. 139-152.
27. Hsiao, T. C. 1973. Plant response to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol. 24 : 519-570.
28. 石井龍一・村田吉男 1978. C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>植物の光合成. 日作紀. 47 : 165-188.
29. 石橋豊 1977. 土壤・水・作物. 石橋他著. 新版農業水文学. 朝倉. 東京. 26-47.
30. Itai, C. and A. Benzioni 1976. Water stress and hormonal response. In Water and Plant Life, eds. O. L. Lange et al., Springer-Verlag, Berlin, Heideberg, New York. 225-242.
31. Jones, R., I. C. Buchanan, M. B. Wilkins, C. A. Fewson, and A. D. B. Malcom 1981. Phosphoenolpyruvate carboxylase from the crassulacean plant *Bryophyllum fedtschenkoi* Hammet. et Perrier. J. Exp. Bot. 32 : 427-441.
32. Joshi, M. C., J. C. S. Boyer, and P. J. Kramer 1965. Growth, carbon dioxide exchange, transpiration, and transpiration ratio of pineapple. Bot. Gaz. 126 : 174-179.
33. 金井龍二 1976. 植物における炭素固定機作の多様性. 田村三郎監修. 生物の生産機能の開発: 光合成と窒素固定. シンポジウム要旨. 41-49.
34. \_\_\_\_\_ 1978. 光合成タイプと水. 科学. 48 : 622-625.
35. \_\_\_\_\_ 1979. C<sub>4</sub>光合成. 核酸・蛋白質・酵素. 別冊21 : 173-185.
36. Kluge, M. and C. B. Osmond 1972. Studies on phosphoenolpyruvate carboxylase and other enzymes of crassulacean acid metabolism of *Bryophyllum tubiflorum* and *Sedum praealtum*. Z. Pflanzenphysiol. 66 : 97-105.
37. \_\_\_\_\_, O. L. Lange, M. V. Eichmann, und R. Schmid 1973. Diurnaler Säurerhythmus bei *Tillandsia usneoides*: Untersuchungen über den Weg des Kohlenstoffs sowie die Abhängigkeit des CO<sub>2</sub> Gaswechsels von Lichtintensität, Temperature und Wassergehalt der Pflanze. Planta 112 : 357-372.
38. \_\_\_\_\_ and I. P. Ting 1978. The metabolic pathway of CAM: The processes of light period. In Crassulacean Acid Metabolism. M. Kluge and I. P. Ting, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 56-63.
39. \_\_\_\_\_ 1978. Gas exchange of CAM plants: CO<sub>2</sub> exchange. In \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, 108-134.
40. \_\_\_\_\_ 1978. Ecology, productivity, and economic use of CAM plants. In \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, 153-178.
41. \_\_\_\_\_, M. Bocher, and C. Jungnickel 1980. Metabolic control of crassulacean acid metabolism: Evidence for diurnally change sensitivity against inhibition by malate of PEP-carboxylase in *Kalanchoë tubiflora* Hamet. Z. Pflanzenphysiol. 97 : 197-204.

42. Koch, K. and R. A. Kennedy 1980. Characteristics of crassulacean acid metabolism in the succulent  $C_4$  dicot, *Portulaca oleracea* L. *Plant Physiol.* **65** : 193-197.
43. Kunitake, G. and P. Saltman 1958. Dark fixation of  $CO_2$  by succulent leaves: Conversion of the dark fixed  $CO_2$  under diurnal conditions. *Plant Physiol.* **33** : 400-403.
44. Lüttge, U. and E. Ball 1977. Water relation parameters of the CAM plant *Kalanchoë daigremantiana* in relation to diurnal malate oscillations. *Oecologia* **31** : 85-95.
45. Meinzer, F. C. and P. W. Rundel 1973. Crassulacean acid metabolism and water use efficiency in *Echeveria pumila*. *Photosynthetica* **7** : 358-368.
46. 水落勤美 1975. 色素分析法：クロロフィル. 作物分析委員会編. 栄養診断のための栽培植物分析測定法. 養賢堂. 東京. 386 - 389.
47. Monteith, J. L. 1975. 放射環境. 佐伯敏郎監訳. 及川武久訳. 生物環境物理学－生態学とフラックス－. 共立出版. 東京. 21-35.
48. Moradshahi, A., H. M. Vines, and C. C. Black, Jr. 1977.  $CO_2$  exchange and acid levels in detached pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr., leaves during the day at various temperature,  $O_2$  and  $CO_2$  concentrations. *Plant Physiol.* **59** : 274-278.
49. 村田吉男 1961. 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究. 農技研報 **D 9** : 1 - 169.
50. \_\_\_\_\_ 1981. 種の系統分類と物質生産性. 宮地重遠編. 光合成II－植物個体の太陽エネルギー利用－. 朝倉. 東京. 148-173.
51. Nalborczyk, E., L. J. La Croix, and R. D. Hill 1975. Environmental influences on light and dark  $CO_2$  fixation by *Kalanchoë daigremantiana*. *Can. J. Bot.* **53** : 1132-1138.
52. Nealse, T. F., A. A. Patterson and V. J. Hartmey 1968. Physiological adaptation to growth in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. *Nature (London)* **219** : 469-472.
53. \_\_\_\_\_ 1973. Effect of night temperature on the assimilation of carbon dioxide by mature pineapple plants, *Ananas comosus* (L.) Merr. *Aust. J. Biol. Sci.* **26** : 539-546.
54. \_\_\_\_\_ 1973. The effect of night temperature on  $CO_2$  assimilation, transpiration, and water use efficiency in *Agave americana* L. *Aust. J. Biol. Sci.* **26** : 705-714.
55. \_\_\_\_\_ 1975. The gas exchange patterns of CAM plants, In *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*, ed. R. Marcelle, Dr. W. Junk b. v. Publishers, The Hague. 299-310.
56. \_\_\_\_\_, P. J. M. Sale, and C. P. Mayer 1980. Carbon dioxide assimilation by pineapple plants, *Ananas comosus* (L.) Merr. II. Effects of variation of the day/night temperature regime. *Aust. J. Plant Physiol.* **7** : 375-385.
57. Neild, R. E. and F. Boshell 1976. An agroclimatic procedure and survey of the pineapple production potential of Colombia. *Agri. Meteol.* **17** : 81-82.
58. 日本気象協会沖縄支部 1983. 沖縄の気象暦. 日本気象協会沖縄支部. 那覇.
59. Nishida, K. 1963. Studies on stomatal movement of crassulacean plants in regulation to the acid metabolism. *Physiol. Plant.* **16** : 281-298.
60. Nobel, P. S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado desert. *Oecologia* **27** : 117-133.
61. \_\_\_\_\_ 1976. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant *Agave deserti*. *Plant Physiol.* **58** : 576-582.
62. \_\_\_\_\_ and T. L. Hartsock 1978. Resistance analysis of nocturnal carbon dioxide uptake by a crassulacean acid metabolism succulent, *Agave deserti*. *Plant Physiol.* **61** : 510-514.
63. \_\_\_\_\_ 1980. Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different

- morphology. *Oecologia* **45** : 160-166.
64. \_\_\_\_\_ and T. L. Hartsock 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiol.* **71** : 71-75.
  65. Nose, A., M. Shiroma, K. Miyazato, and S. Murayama 1977. Studies on matter production in pineapple plants. I. Effects of light intensity in light period on the CO<sub>2</sub> exchange and CO<sub>2</sub> balance of pineapple plants. *Japan. Jour. Crop Sci.* **46** : 580-587.
  66. 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.
  67. Nose, A., K. Miyazato, and S. Murayama 1981. Studies on matter production in pineapple plants. II. Effects of soil moisture on the gas exchange of pineapple plants. *Japan. Jour. Crop Sci.* **50** : 525-535.
  68. 野瀬昭博 1983. パインアップル. 沖縄大百科事典刊行事務局編. 沖縄大百科事典. 沖縄タイムス社. 那覇. 下197.
  69. \_\_\_\_\_・仲間操・屋宜亘博・宮里清松・村山盛一 1983. サトウキビ数品種の個葉の光合成特性に及ぼす窒素栄養の影響. *日作紀*. **52**別2 : 78-79.
  70. Nose, A., S. Matake, K. Miyazato, and S. Murayama 1985. Studies on matter production in pineapple plants. III. Effects of nitrogen nutrition on the gas exchange of pineapple plants. *Japan. Jour. Crop Sci.* **54** : 195-204.
  71. Nose, A., K. Heima, K. Miyazato, and S. Murayama 1986. Effects of daylength on CAM type CO<sub>2</sub> and water vapour exchange of pineapple plants. *Photosynthetica* **20** : 20-28.
  72. 沖縄県施肥合理化協議会 1973. 沖縄における主要作物の栽培指針: 施肥合理化資料 第1号. 沖縄県. 60-71.
  73. 沖縄総合事務局農林水産部統計情報課 1981. 沖縄のパインアップル. 沖縄総合事務局.
  74. 小那覇安優・池宮秀和 1981. C<sub>3</sub>・C<sub>4</sub>・CAM 植物個体群における光エネルギー利用に関する比較作物学的解析: パインアップル. 沖縄県農業試験場名護支場.
  75. Osmond, C. B. and W. G. Allaway 1974. Pathway of CO<sub>2</sub> fixation in the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana*. I. Patterns of <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> fixation in the light. *Aust. J. Plant Physiol.* **1** : 503-511.
  76. \_\_\_\_\_ and O. Bjorkman 1975. \_\_\_\_\_ II. Effects of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> concentration on light and dark CO<sub>2</sub> fixation. *Aust. J. Plant Physiol.* **2** : 155-162.
  77. \_\_\_\_\_, M. M. Bender, and R. H. Burris 1976. \_\_\_\_\_ III. Correlation with δ<sup>13</sup>C value during growth and water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* **3** : 787-799.
  78. \_\_\_\_\_ 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **29** : 379-414.
  79. \_\_\_\_\_, D. L. Nott, and P. M. Firth 1979. Carbon assimilation patterns and growth of the introduced CAM plant *Opuntia inermis* in Eastern Australia. *Oecologia* **40** : 331-350.
  80. \_\_\_\_\_ and J. A. M. Holtum 1981. Crassulacean acid metabolism. In *The biochemistry of Plant*, vol. 8, Photosynthesis, eds. M. D. Hatch and N. K. Boardman, Academic Press, New York. 283-328.
  81. Pierrre, J. N. and O. Queiroz 1979. Regulation of glycolysis and levels of the crassulacean acid metabolism. *Planta* **144** : 143-151.
  82. Ranson, S. L. and M. Thomas 1960. Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **11** : 81-110.
  83. Sale, P. J. and T. F. Neales 1980. Carbondioxide assimilation by pineapple plants, *Ananas*

- comosus* (L.) Merr. I. Effects of daily irradiance. *Aust. J. Plant Physiol.* 7 : 363-373.
84. Schmitt, M. R. and G. E. Edwards 1981. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat, and rice: A comparison between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis. *J. of Exp. Bot.* 32 : 459-466.
85. 菅原潔・副島正美 1977. フェノール試薬法, 蛋白質の定量法 第2版. 学会出版センター, 東京, 95-132.
86. 杉山達夫 1981. PEP カルボキシラーゼの抽出・精製および活性測定法. 加藤他編. 光合成研究法. 共立出版. 東京. 241-243.
87. 城間理夫 1971. パイナップルの耐干性について. *琉大農学報.* 18 : 99-108.
88. \_\_\_\_\_ 1972. 沖縄における気温とパイナップルの生育について. *琉大農学報.* 19 : 363-377.
89. \_\_\_\_\_ 1977. 沖縄におけるパイナップル作の農業気象学的研究. *琉大農学報.* 24 : 283-412.
90. Sideris, C. P. and B. H. Krauss 1928. Water relation of pineapple plants. *Soil Sci.* 26 : 305-315.
91. \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, and E. Masunaga 1928. The effect of the salt concentration of the culture solution of the growth and composition of pineapple plants. *Amer. J. Bot.* 15 : 353-371.
92. \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, and H. Y. Young 1938. Assimilation of ammonium and nitrate by pineapple plants grown in nutrient solutions and its effects on nitrogenous and carbohydrate. *Plant Physiol.* 13 : 489-527.
93. \_\_\_\_\_ and H. Y. Young 1947. Effects of nitrogen on chlorophyll, acidity, ascorbic acid, and carbohydrate fraction of *Ananas comosus* (L.) Merr. *Plant Physiol.* 22 : 97-116.
94. \_\_\_\_\_ 1947. Chlorophyll and protein interrelationships in *Ananas comosus* (L.) Merr. *Plant Physiol.* 22 : 160-173.
95. \_\_\_\_\_, H. Y. Young, and H. H. Q. Chun 1948. Diurnal changes and growth rates as associated with ascorbic acid, titratable acidity, carbohydrate, and nitrogenous fraction in the leaves of *Ananas comosus* (L.) Merr. *Plant Physiol.* 23 : 38-69.
96. Slatyer, R.O. and J.F. Bierhuizen 1964. A differential psychrometer for continuous measurements of transpiration. *Plant Physiol.* 39 : 1051-1056.
97. Spalding, M. H., D. K. Stumpf, M. S. B. Ku, R. H. Burris, and G. E. Edwards 1979. Crassulacean acid metabolism and diurnal variation of internal CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration in *Sedum praealtum* DC. *Aust. J. Plant Physiol.* 6 : 557-567.
98. Sutton, B. G. 1975. The path of carbon in CAM plants at night. *Aust. J. Plant Physiol.* 2 : 377-387.
99. Szarek, S. R., H. B. Jonson, and I. P. Ting 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.* 52 : 539-541.
100. \_\_\_\_\_ and I. P. Ting 1975. Photosynthetic efficiency of CAM plants in relation to C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. In *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*, ed. R. Marcell, Dr. W. Junk b.v. Publishers, The Hague. 289-297.
101. 武田友四郎・丸田宏 1955. 作物の瓦斯代謝に関する研究 IV. 照度並に栽植密度が移植後の水稻の光合成に及ぼす影響. *日作紀.* 24 : 331-338.
102. Takeda, T. 1961. Studies on the Photosynthesis and production of dry matter in the community of rice Plants. *Jap. Jour. Bot.* 17 : 403-437.
103. 武田友四郎・杉本秀樹・梶和一 1978. 作物の物質生産と水 第1報. トウモロコシ葉における光合成と蒸散との関係. *日作紀.* 47 : 82-89.
104. 田盛正雄・大嶺和子 1978. パイナップルの root rot wilt に関する研究 第1報. 沖縄における

本病の発生状況。琉大農学報 25 : 97-103。

105. Ting, I. P. 1971. Nonautotrophic CO<sub>2</sub> fixation and crassulacean acid metabolism. In Photosynthesis and Photorespiration, eds. M. D. Hatch et al. Wiley Interscience, New York, London, Sydney, Toronto. 169-185.
106. \_\_\_\_\_ 1976. Crassulacean acid metabolism in natural ecosystems in relation to annual CO<sub>2</sub> uptake patterns and water utilization. In CO<sub>2</sub> Metabolism and Plant Productivity, eds. R. H. Burris and C. C. Black, University Park Press, Baltimore, London, Tokyo. 251-268.
107. 東京天文台 1981. 日降水量. 理科年表. 丸善. 東京. 頁19.
108. Totsuka, T. 1963. Theoretical analysis of the relationships between water supply and dry matter production of plant communities. Jour. Fac. Sci. Univ. Tokyo 8 : 341-375
109. 津野幸人 1975. 数種作物における光合成作用と蒸散作用の関連について, 日作紀. 44 : 44-55.
110. Vickerly, H. B. 1954. The effect of temperature on the behavior of malic acid and starch on leaves of *Bryophyllum calycinum* cultured in darkness. Plant Physiol. 29 : 385-392.
111. \_\_\_\_\_ 1954. The effect of abnormally prolonged alternating periods of light and darkness upon the composition of *Bryophyllum calycinum* leaves. Plant Physiol. 29 : 520-526.
112. \_\_\_\_\_ 1959. Effects of light upon the behavior of citric acid in leaves of *Bryophyllum calycinum* salisb. Plant Physiol. 34 : 418-427.
113. Walker, D. A. 1962. Pyruvate carboxylation and plant metabolism. Biol. Rev. 37 : 215-256.
114. 渡辺正一 1960. パインの土壌及び肥料 (栄養素). パインアップルの栽培と加工. 琉球輸出パインアップル缶詰組合. 那覇. 97-132.
115. Whitmann, P. C. and D. Koller 1967. Species characteristics in whole plant resistances to water vapour and CO<sub>2</sub> diffusion. J. Applied Eco. 4 : 363-377.
116. Winter, K., U. Lüttge, and E. Winter 1978. Seasonal shift from C<sub>3</sub> photosynthesis to crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* growing in its natural environment. Oecologia 34 : 225-237.
117. \_\_\_\_\_ 1980. Day/night change in the sensitivity of phosphoenolpyruvate carboxylase to malate during crassulacean acid metabolism. Plant Physiol. 65 : 792-796.
118. \_\_\_\_\_ 1980. Carbon dioxide and water vapour exchange in the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë pinnata* during a prolonged light period. Plant Physiol. 66 : 917-921.
119. \_\_\_\_\_ 1981. Change in properties of phosphoenolpyruvate carboxylase from the crassulacean acid metabolism plant *Mesembryanthemum crystallinum* after isolation. Aust. J. Plant Physiol. 8 : 115-119.
120. \_\_\_\_\_ 1982. Properties of phosphoenolpyruvate carboxylase in rapidly prepared, desalted leaf extracts of the crassulacean acid metabolism plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. Planta 154 : 298-308.
121. \_\_\_\_\_, J. G. Foster, M. R. Schmitt, and G. E. Edwards 1982. Activity and quantity of ribulose biphosphate carboxylase- and phosphoenolpyruvate carboxylase-protein to leaf age, nitrogen nutrition, and point in time during a day/night cycle. Planta 154 : 309-317.
122. \_\_\_\_\_ and J. D. Tenhunen 1982. Light-stimulated burst of carbon dioxide uptake following nocturnal acidification in crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë daigremontiana*. Plant Physiol. 70 : 1718-1722.