

# 琉球大学学術リポジトリ

## 沖縄産夏期野菜の光合成速度に与える各種環境要因の影響

|       |   |
|-------|---|
| メタデータ | 言語: Japanese<br>出版者: 沖縄農業研究会<br>公開日: 2009-01-29<br>キーワード (Ja): インゲンマメ, ハイブシ, 光合成速度, 水ストレス, 高温, 耐暑性, 夏期野菜, ケンタッキーワンダー<br>キーワード (En):<br>作成者: 崎山, 寿澄, 宮崎, 浩平, 福澤, 康典, 川満, 芳信, 上野, 正実, Sakiyama, Sumisu, Miyazaki, Kouhei, Fukuzawa, Yasunori, Kawamitsu, Yoshinobu, Ueno, Masami<br>メールアドレス:<br>所属: |
| URL   | <a href="http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015660">http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015660</a>   |

# 沖縄産夏期野菜の光合成速度に与える各種環境要因の影響

崎山 寿澄<sup>1)</sup>・宮崎 浩平<sup>2)</sup>・福澤 康典・川満 芳信・上野 正実

(琉球大学農学部, <sup>1)</sup> 沖縄県農業試験場, <sup>2)</sup> NPO亜熱帯バイオマス利用研究センター)

Sumisu SAKIYAMA, Kouhei MIYAZAKI, Yasunori FUKUZAWA, Yoshinobu KAWAMITSU and Masami UENO : The effects of environmental factors on photosynthetic rates of the summer-grown vegetables in Okinawa.

## はじめに

沖縄県は亜熱帯気候と東アジア季節風帯に属し夏は南東風、冬は北西風が強い(図1, 2)。沖縄地方は古来より台風進路の転向点にあたるため影響を受けやすく、また、黒潮の関係で冬季も暖かく、年間を通じて気温の変化は少ない。年平均気温は22℃で、冬季でも10℃以下になることは少ない。沖縄県ではこの亜熱帯という温暖な自然条件を生かし、冬春期には本土の端境期における食糧供給産地として形成されつつある。しかし、C<sub>3</sub>光合成を有する野菜の栽培は、夏季の高温、強日射、干ばつ、台風などの諸条件下では困難を極めている。そのため、安定した生産供給体制には至らず、夏季の野菜類の価格は高騰し、本土からの鮮度の低い輸入野菜に頼らざるを得ない状況にある。県のデータによると、夏期の野菜輸入量は数十億円にも達すると言われ、早急に解決しなければならない。

サヤインゲン(インゲンマメ)は沖縄県における主要な県外輸出品目であり、平成14年度の収穫量は全国第5位の2760トンと、市場からの要望も強いが、需要を満たしているとは言い難い。平成16年度では県外出荷量は第4位、県外出荷額は第1位である。更に、平均販売価格も安定しており、安定出荷、生産量の増大が期待される。しかし、他の野菜類と同様に、冬春期

の生産は盛んであるが、夏季においてはほとんど生産されず、逆に本土からの輸入に頼っている現状である。もし、夏季にこれら野菜の生産が可能になれば、年間を通じた設備の有効利用も加わり、農家の所得向上にもつながると考えられる。

作物の耐暑性とは、各生育時期における35℃以上の高温に対する耐性と定義されている(西山, 1981)。しかし、生育範囲内の高温域に対する高い適応性、生育限界温度に近い温度域への耐性であるとの定義もあり、耐暑性の明確な定義付けはなされていない。森谷(1990)は、高温ストレスの発現の様相や、それを回避する特性は发育ステージ毎に異なると述べ、全生育期間を通じて耐暑性作物が持つ特性としては高温下での光合成速度が高く、かつ同化産物の分配率が下がらないこと、並びに高温での器官の老化速度が遅い事、と定義している。

高温による障害は熱帯や温帯地域において一般的な作物に発生する。自然条件下では強光、湿度の低下、および風などによる害、また、乾燥した空気、強風などが組み合わさり、高温による障害をさらに悪化させる。作物においては栄養成長よりも生殖成長の方がより高温による被害は大きく、また、高温は老化を加速させる為、高温による障害は幼若葉よりも成熟葉で著しい。

光合成速度は高温による影響を受けやすく、最初に障害が観察されるパラメーターである。高温による光合成系への障害は引き続き他の代謝系へも影響を与える。光合成の行われる葉緑体の内チラコイド膜は熱に不安定な部分である。光化学系ではPS Iは熱に安定であるが、PS IIは障害を受け易く、O<sub>2</sub>発生機構の障害、チラコイド膜側面部の色素複合体の遊離、そして反応中心での光化学反応の阻害などが起こり光合成の電子伝達活性や量子収率を低下させる(Weis and Berry, 1988)。チトクロム *f/b*<sub>6</sub>複合体も影響を受けやすく、PS II、PS I間のエネルギー伝達も阻害される。光合成の鍵酵素といわれるRubiscoやF6bPの活性も温度が上がると低下する(Kobza and Edwards, 1987)。40℃以上になるとストロマメンブレンの機能が低下する事によりpH勾配やMg<sup>2+</sup>が変化して、Rubiscoの活性部位が制限され、光合成速度は抑制される。その他にも暗呼吸の増加、窒素代謝の低下、タンパク質分解酵素の活性増加による老化の促進、シンクからソースの糖の再分配変化など高温は植物に様々な影響を及ぼす(Paulsen, 1994)。

一般に植物の葉は高温に曝されると、葉面飽差(VPD)が増大して気孔を閉鎖し、その結果、葉内のCO<sub>2</sub>は低下し、Rubiscoが基質不足に陥り葉緑体内部はエネルギー過剰状態になる。過剰となったエネルギーは酸素を酸化し、活性酸素となり細胞を破壊する(浅田 1999)。植物はこのような高温が引き起こす光ストレスに対し、Water-Waterサイクル、キサントフィルサイクル(Xanthophyll Cycle)、光呼吸回路などを活用し、この過剰となったエネルギーを消散する回避機構があると考えられている(Asada, 2000; Müllerら, 2001; Osmond and Grace, 1995; Osmond and Björkman, 1982)。

その他にも植物は高温が引き起こすストレスに対し、アセチルコリン分解酵素の働きなどによる葉の萎ちよう運動(Momonokiら, 1991; Hirataら, 1983)、ヒートショックタンパクの生成(Schöffl, 1998)など様々な回避機構がある。最近の研究では植物細胞の生体膜に含まれるトリエン脂肪酸を生成する酵素の活性を抑えた遺伝子組み替えタバコは、高温に対する光合成活性の低下が緩和され、高温適応能力が向上したとの報告(Murakamiら, 2000)や、耐暑性アブラナ科品種では適合溶質であるプロリン含量の増加が高いことから、高温ストレスとプロリンの関係が示唆されるという報告(Hossainら, 1995)など新たな高温ストレス回避機構の存在が提案されている。

光呼吸の生理的意義についてはいまだ明確には定まっておらず、エネルギー消散系であるという機能以外にも、Rubiscoのオキシゲナーゼ活性により固定されなかった炭素を、光呼吸回路で回収し光合成に再利用している面、または窒素代謝に重要な役割を果たしている(Leegood, 1995)など、様々に議論されている(牧野, 1997;竹葉, 1997, 1998;彦坂, 1998)。Kozaki and Takeba (1996)は、光呼吸を過剰発現させたタバコ組み換え体植物が、光障害を野生株に比較して回避することを発見した。これを契機に、C<sub>3</sub>植物の光呼吸は環境ストレスによって生じる光障害を回避する機能的役割が研究者の興味を喚起した。光呼吸により3.5分子のATP、2分子のNADPHが消費される。C<sub>3</sub>植物の場合温度が上昇すると光呼吸も増加する。これはCO<sub>2</sub>とO<sub>2</sub>の親和性やRubiscoのカルボキシレーションとオキシゲネーション活性が温度により変化するために起こると言われている。

本稿では、国際農研沖縄支所で系統選抜された耐暑性インゲンマメ品種のハイブシを用いて、

高温に曝された時に光合成速度がどの様に変化するのか、ケンタッキーワンダーを比較品種に用いて解析した。また、沖縄産夏野菜を用いて同様な実験を行い、耐暑性野菜の生理的特性を明らかにし、沖縄の夏期における最適栽培環境条件について検討した。

### 材料及び方法

供試材料は、石垣島の国際農研で系統選抜された耐暑性遺伝子を持つインゲンマメ、品種ハイブシと比較としてケンタッキーワンダー（以下ケンタッキーと略す）を用いた。ハイブシは国際農林水産業研究センターが実施した遺伝資源収集探索調査において、マレーシア国で収集した遺伝資源である雑駁なインゲンマメ種子集団から、純系選抜によって育成された耐暑性の品種である（Nakanoら, 1994）。ハイブシは結莢における耐暑性が高く、夏季栽培で収量が高く高温による若莢の品質劣化も少ない。無限つる性で、収穫始期までの日数は播種期を問わず約50日の中生の品種で、花は赤紫色、種子は小粒の黒色、若莢は地色が淡緑で軽く曲がり、筋を有する平莢の品種である。ハイブシは結莢の耐暑性限界温度は28.0～29.5℃の範囲にあり平年の気温であれば南西諸島の多くの地点で夏季栽培が可能である。量は夏季栽培で3t/10aで、食味は既存品種に同等である（Nakanoら, 1997）。

また、沖縄産夏野菜であるエンサイ、スイゼンジナ（ハンダマ）、トウガンの光合成速度に対する環境要因の影響を調べた。

供試材料は、農学部ガラスハウス内で1/5000ワグネルポットに2000年12月26日に各5個ずつ播種し、発芽後1本仕立てとした。施肥は、改良型ホークランド水耕液を週2回、ポット当たり500ml与えた。農薬散布、灌水は適宜行っ

た。病虫害防除は、スピノエース顆粒水和剤（日産化学工業）、とアフーム乳剤（北興化学工業）を併用し、適宜行った。液肥の組成は6mM Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 12mM KNO<sub>3</sub>, 2mM KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 1mM MgSO<sub>4</sub>, 1μM H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>, 1μM MnSO<sub>4</sub>・H<sub>2</sub>O, 1μM ZnSO<sub>4</sub>・7H<sub>2</sub>O, 1μM CuSO<sub>4</sub>・5H<sub>2</sub>O, 1μM H<sub>3</sub>MoO<sub>4</sub>, 5mM FeC<sub>6</sub>H<sub>5</sub>O<sub>7</sub>であった。

光合成速度は、第11葉を対象に同化箱にしてセット後、箱内の温度を変化させ反応をみた。装置の概要は、まず、エアーコンプレッサーにより取りこんだ大気空気をマスフローコントローラー（SEC-4400, STEC）によって流量を調節し、同化箱内へと送られる。葉温及び導入空気の露点は、クールニクス（CTE 82W, ヤマト）によって制御した。光源には、陽光ランプ（D-400, 東芝）を4個使用し、光源と同化箱の間に水槽を設けて熱線をカットした。葉温は、熱伝対（T型）を測定葉の裏面にクリップに挟んで測定した。同化箱出入り口のCO<sub>2</sub>濃度及び相対湿度の差は、各々赤外線分析計（LI-6251, LI-COR）、相対湿度センサー（HMP-112Y, バイサラ）で測定した。これらの信号は、ハイブリットレコーダー（HR-1330, 横川）を経由してPCに取り込まれ、予め入力した葉面積を基礎に全関連パラメーターを算出した。

光-光合成速度反応は、葉温を25℃と35℃に設定し、光強度を1823μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>から順次金網で遮光しながら測定した。

温度-光合成速度反応は、光強度を1740μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>に設定し、温度は25℃から40℃まで順次上げて測定した。

VPD-光合成速度反応は、葉温を25℃と35℃に設定し、露点温度を2℃から22℃まで上げて測定した。

O<sub>2</sub>-光合成速度反応は、光強度1740μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>に、葉温を25℃と35℃に設定し、酸素濃

度を21%と2%に変化させて測定した。

CO<sub>2</sub>-光合成速度反応は、光強度1740μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>に固定し、導入空気のCO<sub>2</sub>濃度を調節して測定した。その濃度の調整は、エアーコンプレッサーからの圧縮空気をソーダ石灰2号(WAKO社)を通過させCO<sub>2</sub>を除去し、その後、湿度コントローラを通過させた後、マスフローコントローラー(STEC社製, SEC-4400)により流量制御した5%CO<sub>2</sub>とミキシングボックス内で十分に混合し、目的とするCO<sub>2</sub>濃度に調整し、同化箱に送った。

光合成速度測定の後、クロロフィル蛍光を測定した。クロロフィル蛍光とは、光エネルギーは葉のクロロフィル分子に吸収され3つの過程を経て消散される。1つは光合成を行うために用いられる光化学反応で、残りは熱に換えられ放射され光として放射される。この光による放射をクロロフィル蛍光と言う。これら3つの過

程は相補的に行われ、1つの系が増加すると、他の2つの系が低下することとなる。そのクロロフィル蛍光の収率をみれば、光化学部分と熱放射の影響の変化に関する情報を得ることができる。従来の分光光度計ではクロロフィルの反射光は捉えきれなかったが、PAM(Pulse Amplitude Modulation System)によって、特定の波長光によって反射させられた蛍光のみを感知、測定する方法が可能になった(Maxwell and Johnson, 2000)。このPAM-2000(Walz社)を用い、各個体とも15分の暗適応後、クロロフィル蛍光パラメーターの測定を行った。

## 結果

現在、地球は大気CO<sub>2</sub>の急激な上昇に伴い、温暖化傾向にある。図1には、1961~1990年間の沖縄各地における月平均気温と降水量の推移

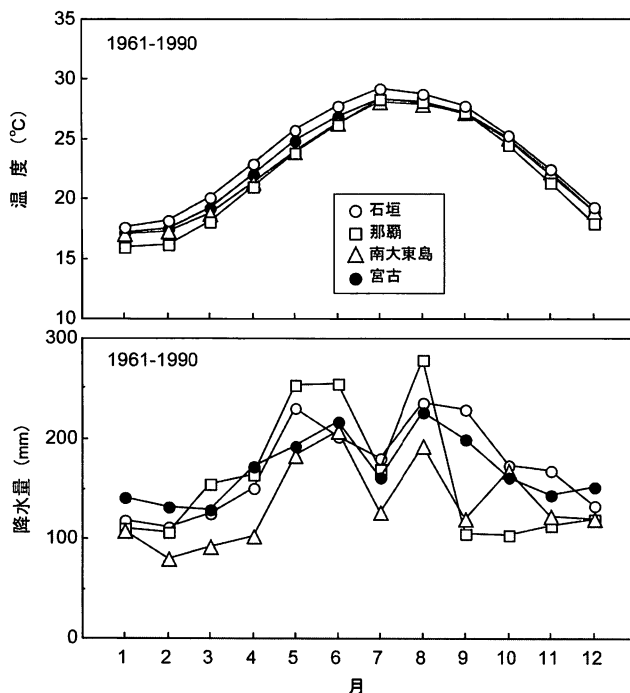


図1 沖縄県各地における平均気温と降水量 (1961~1990年). 沖縄気象台 (平成8年3月).

である。平均気温は15℃以上有り、4月以降は20℃以上に、月最大温度のピークは7月に見られ、その後徐々に低下し12月に20℃以下になる。降水量は5、6、8月に高く、気温の高い7月はV字型を描いて低下する。8月の降水量には台風の影響が著しく、安定的な水確保には繋がらないと考えられる。また、全日射および日照時間をみると、最大値は7月に見られ、1、2、3、11、12月は著しく低下している(図2)。7月は日射量、気温とも高く、C<sub>3</sub>植物の光合成には最適な条件であるが、降雨がなく水不足が生じ干ばつが発生するため、沖縄のサトウキビの反収が低迷している要因となっている。

ところで、野菜類は全てC<sub>3</sub>植物であり、この夏期の強日射、高温は暗呼吸・光呼吸を促進し、さらに光過剰状態を引き起こし、葉は日中ストレス状態に陥る。この生理的障害の発生が、沖縄の夏野菜が栽培できず市場で不足する原因と

考えられている。まず、野菜類の光強度に対する反応を調べ夏野菜の特徴を検討する。

図3は、光強度がインゲンマメの光合成速度に与える影響を耐暑性品種ハイブシと比較品種のケンタッキーワンダーを比べたものである。光合成速度は光強度が500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近までは直線的に増加し、700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上になると飽和に達する。インゲンマメの光合成速度の飽和点は700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後と考えられる。光強度が2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近の光合成速度の最大値は18 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近にあり、若干ハイブシが高い傾向にあるが、有意な差ではない。弱光域の立ち上がりは、通常光利用効率と称されるが、両品種間の差は小さく、耐暑性との因果関係は見いだせなかった(図3、挿入図)。次に、温度を25℃と35℃の2段階に設定し、図3と同様の“光-光合成曲線”を比較したところ、両品種とも25℃の光合成速度が高く、35℃

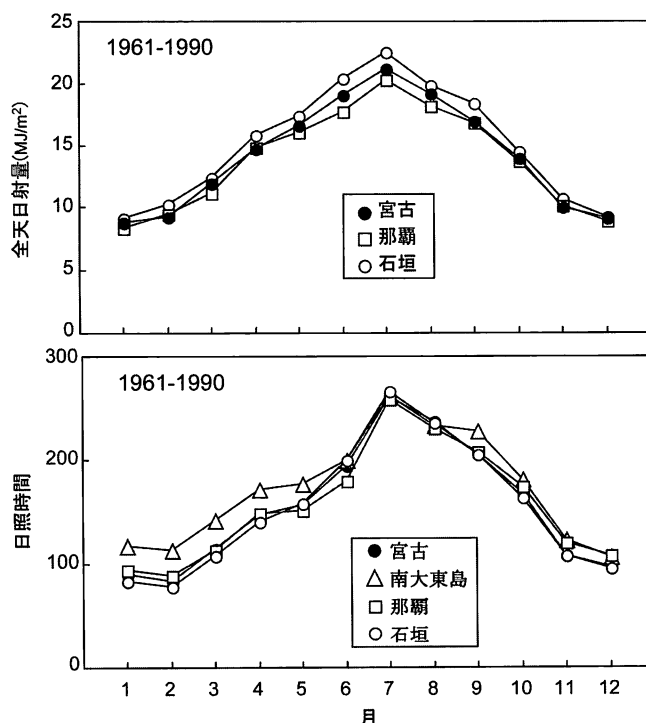


図2 沖縄県各地における全日射量と日照時間. 沖縄気象台 (平成8年3月).

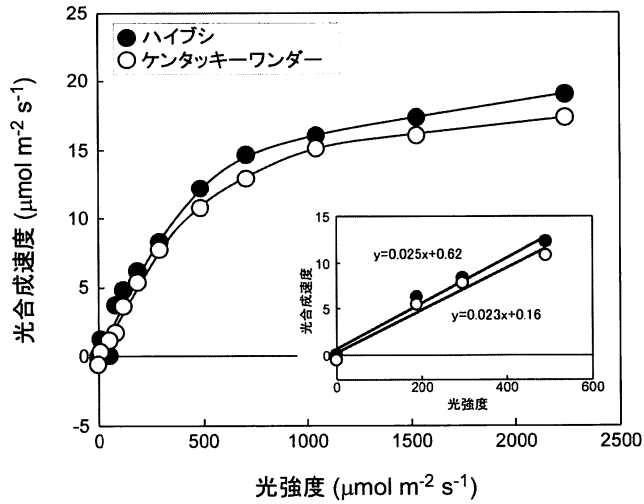


図3 光強度がインゲンマメ (ハイブシ, ケンタッキーワンダー) の光合成速度と光エネルギー利用効率 (挿入図の傾き) に与える影響. 測定は, 温度30°C, CO<sub>2</sub>濃度370ppmで行った. 光エネルギー利用効率は, 直線の傾きが大きい程高く, 有意差は無いが, ハイブシが若干高い.

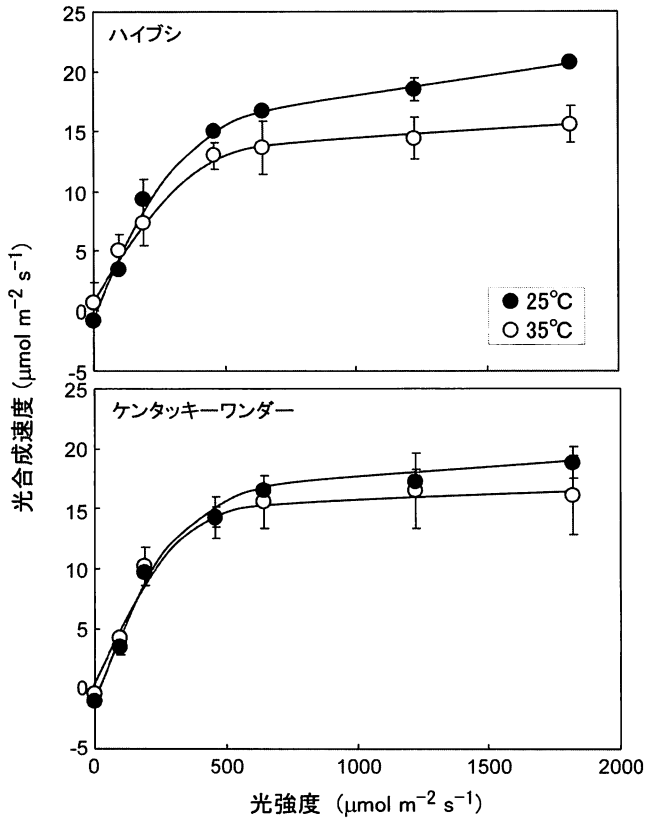


図4 光強度がハイブシ, ケンタッキーワンダーの光合成速度に与える影響. 測定は, 温度25°C (○) と35°C (●), CO<sub>2</sub>濃度370ppm条件下で3回実施した.

では低下した（図4）。詳しく両品種の反応を観察すると、ハイブシの場合、光合成速度の最大値が25℃で $20\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上に増大したが、35℃では同等であった。また、栽培時期が異なるが、光飽和点が図3に比べ低く $600\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近に見られた。

気温を変化させ光合成速度がどの様に反応するか調べたところ、2002年は30℃付近にピークのある山型を、2001年は30～35℃付近にピークが見られた（図5）。これより、栽培履歴の影響

で光合成速度の最適温度は変化すると考えられる。光合成速度の最大値は両年とも $15\sim 18\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近にあり、前図の値と一致する。気孔伝導度も、2001年は山型を描いたが、2002年は温度の上昇に伴い低下する傾向にあった。これは、測定した時の導入空気露点温度と気孔反応に差異が生じ、葉面飽差に対する反応に変化が生じたためと考えられる。

図6では沖縄に古くから栽培されているスイゼンジナ、エンサイ、トウガンの“温度－光合

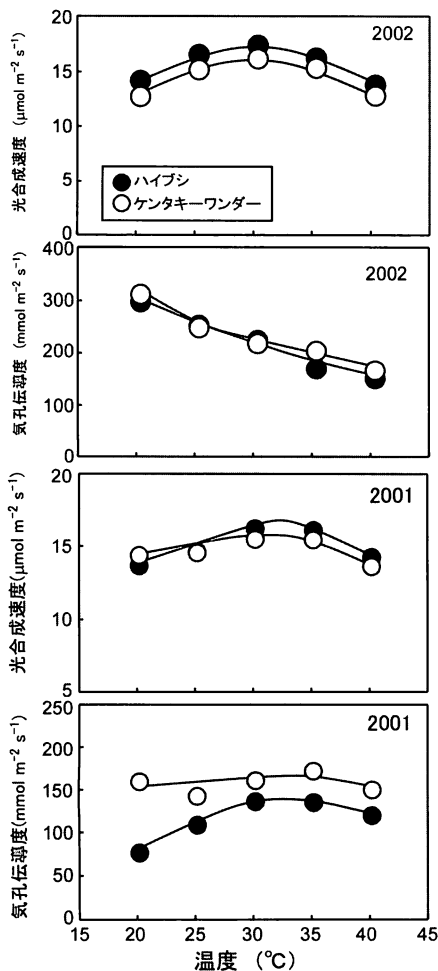


図5 温度がハイブシ、ケンタッキーワンダーの光合成速度、気孔伝導度に与える影響。測定は、光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $\text{CO}_2$ 濃度370ppmで行った。

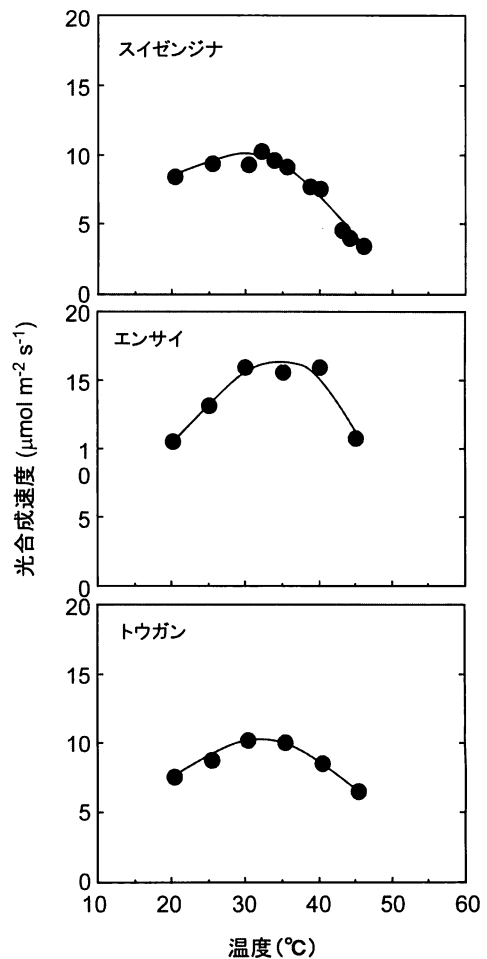


図6 沖縄産夏野菜の“温度－光合成曲線”の比較。測定は、光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $\text{CO}_2$ 濃度370ppmで行った。



成曲線”を比較してみた。光合成速度の温度に対する反応には、それぞれの特徴が見られ、35℃以上の高温になると急激に低下し始める。エンサイの最大光合成速度は $17\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ あり、インゲンマメのケンタッキーワンダーの値に近かった。スイゼンジナとトウガンの最大光合成速度は、 $10\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で、最適温度は30℃付近にあった。エンサイはイモ属に属し、日陰や日向でも水気の多い場所で栽培される。そのためか、光合成速度が高温になると急激に低下し、夏期野菜としては敏感な反応である。トウガンの光合成速度は温度の変化に対して緩やかな鈍感な反応であった。

沖縄の夏場は温度が上昇するに伴い大気湿度は低下する。この大気湿度が低下すると空気は乾燥するが、その乾燥程度を表す指標が葉面飽差である。一般に、空気が乾燥し葉面飽差が増大すると光合成速度と気孔伝導度は低下する。2001年では両品種とも葉面飽差の増大に伴い低下した(図7)。2002年をみるとケンタッキーワンダーでは葉面飽差に対する反応は無く、ハイブシで低下する傾向にあった。この様に、両年で反応に差異が認められた要因として、測定時期や栽培前歴が影響を与えていると考えられる。光合成速度を比較すると、2002年は $10\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下、2001年は $18\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程あり最適条件であったと考えられる。

沖縄の夏場は日射量と温度が高いため蒸発散が著しく、1週間程降雨が無い場合は干ばつに見舞われる。干ばつを想定して水ストレスが光合成速度に与える影響の実験を試みた(図8)。ポット栽培したインゲンマメを用いて、灌水を停止して水ストレス処理を与え、葉の水ポテンシャルを低下させて光合成速度を測定した。その結果、ハイブシの光合成速度はケンタッキーワンダーに比べ、水ポテンシャルの低下に伴う

減少程度が若干鈍い傾向にあった。すなわち、低下曲線が右にシフトし、 $-0.5\text{MPa}$ 右にずれの傾向にあった。これは、ハイブシの葉の水分保持能力が優れており、光合成速度を低下させない要因が機能していると考えられる。葉内 $\text{CO}_2$ 濃度の変化をみると、ケンタッキーワンダーの場合 $-1.0\text{MPa}$ 付近で急激に上昇しているが、

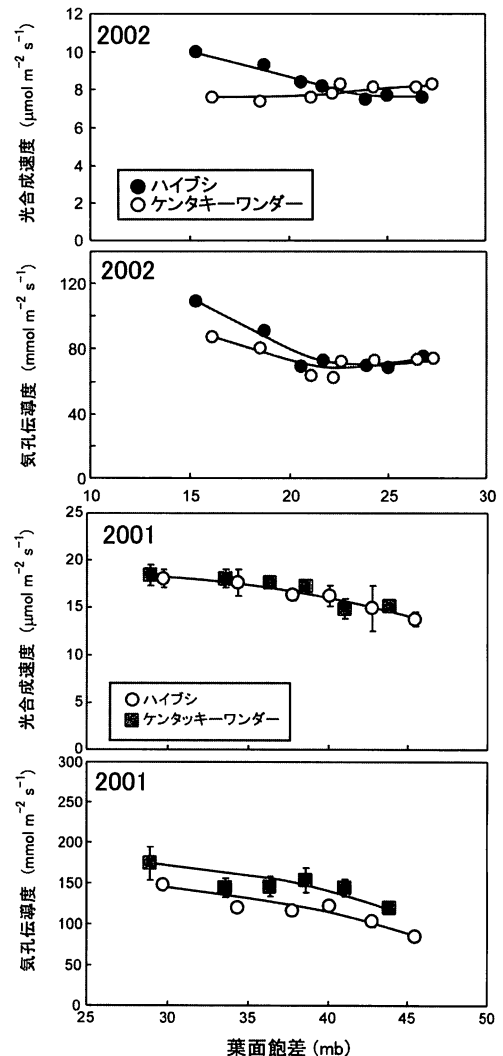


図7 葉面飽差がハイブシ、ケンタッキーワンダーの光合成速度、気孔伝導度に及ぼす関係。測定は、2001年と2002年に光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $\text{CO}_2$ 濃度370ppmで行った。

これは葉内部の光合成系の活性が著しく低下したことを意味し、ダメージが著しいと考えられる。気孔伝導度は光合成速度とほぼ同じ反応を示し、ハイブシの吸水能力違いが反映されたと考えられる。

図9は、葉の水ポテンシャルの低下に伴い光合成速度が低下した要因を、光化学系に焦点を絞って検討したものである。一般に、植物は光

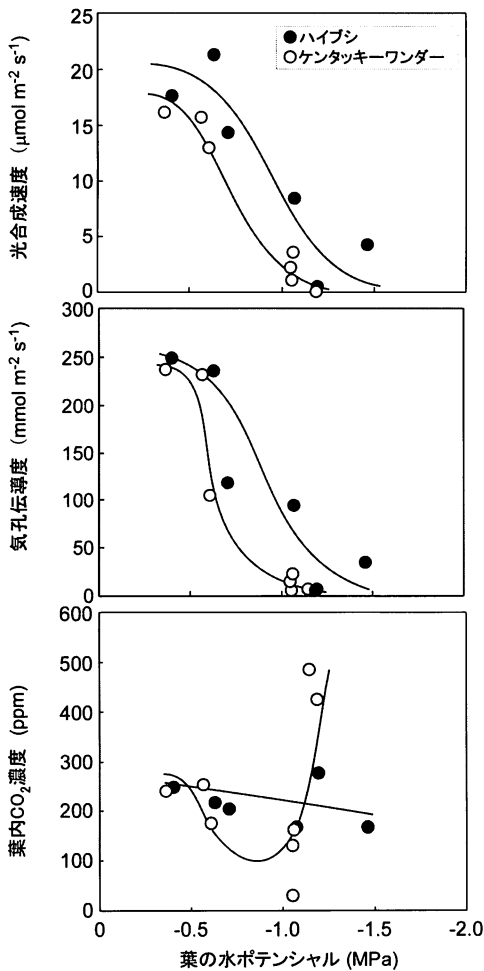


図8 土壌への水ストレスがインゲンマメ（ハイブシ、ケンタッキーワンダー）の光合成速度、気孔伝導度、葉内CO<sub>2</sub>濃度を与える影響。測定は、光強度1740μmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>、温度30℃で行った。

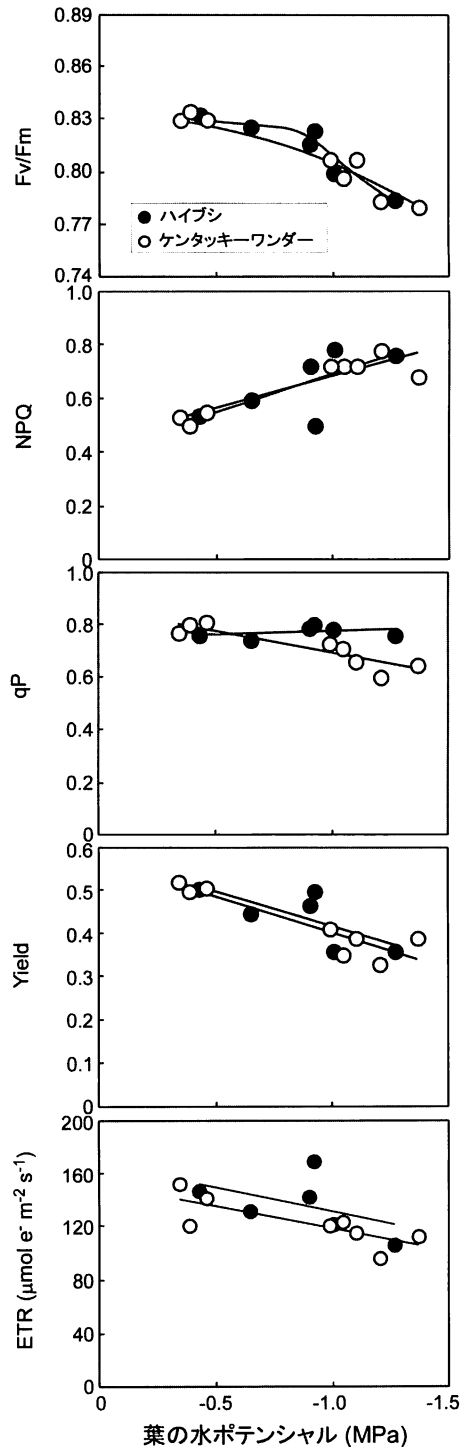


図9 水ストレスがハイブシ、ケンタッキーワンダーのクロロフィル蛍光パラメーターに与える影響。

阻害を受けていない時のFv/Fm値は0.83付近にある (Jhonsonら, 1993). Fv/Fm値は水ストレス処理前では両品種とも0.83の範囲内にあり光阻害を受けていないと考えられる. 水ポテンシャルが $-0.75\text{MPa}$ 以降でFv/Fmは低下し,  $-1.3\text{MPa}$ 付近では0.77まで低下した. 水ストレスが進行すると両品種ともNPQは増加, YieldとETRは低下し, 品種間で差異は認められなかった. しかし, qPにおいては, ケンタッキーワンダーでは低下しハイブシでは一定であった. これより, ケンタッキーワンダーの場合, 暗反応系である $\text{CO}_2$ 固定と光呼吸において若干機能が低下したと考えられる.

現在, 大気 $\text{CO}_2$ 濃度の上昇が地球温暖化問題を引き起こしていることは実験的にも証明され, その現象がじわじわとここ沖縄でも現れ始めて

いる. この温暖化ガスの一つである $\text{CO}_2$ は, 植物の光合成の基質でもあり, その濃度が上がれば光合成速度は増大する. 特に,  $\text{C}_3$ 植物における影響が顕著であり,  $\text{C}_4$ 植物であるサトウキビへの影響は僅かであるとの予測がある. 図10は, インゲンマメ両品種の光合成速度に与える $\text{CO}_2$ の影響を3ポットそれぞれ測定し, それぞれプロットしたものである. ハイブシの場合,  $400\sim 600\text{ppm}$ まで直線的に上昇し, その後飽和に達した. 3回測定したところ, 光合成速度の最大値が $28$ と $22\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に分かれた. また, ケンタッキーワンダーの光合成速度は, 不飽和型を示し,  $400\text{ppm}$ までは直線的に, それ以降は徐々に増大した. 最大光合成速度を見ると $23$ と $19\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の2つになった. 恐らく, これら両品種の最大光合成速度は $19\sim 28\mu\text{mol}$

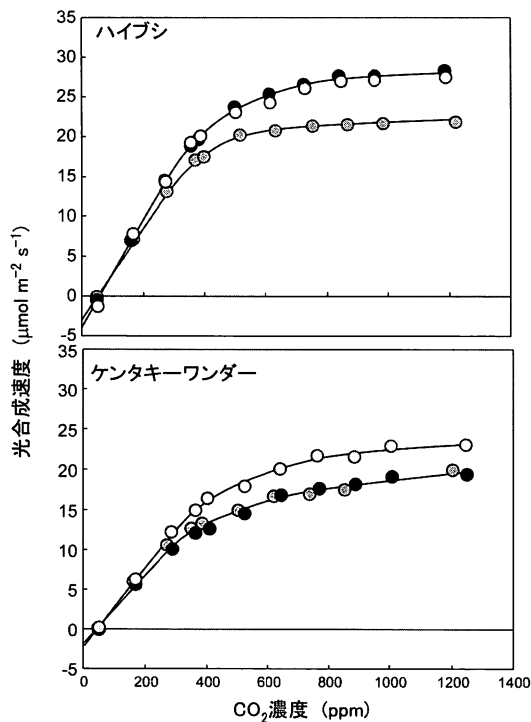


図10 ハイブシ, ケンタッキーワンダーの $\text{CO}_2$ -光合成曲線. 測定は, 葉温 $30^\circ\text{C}$ , 光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ でそれぞれ3回行った.

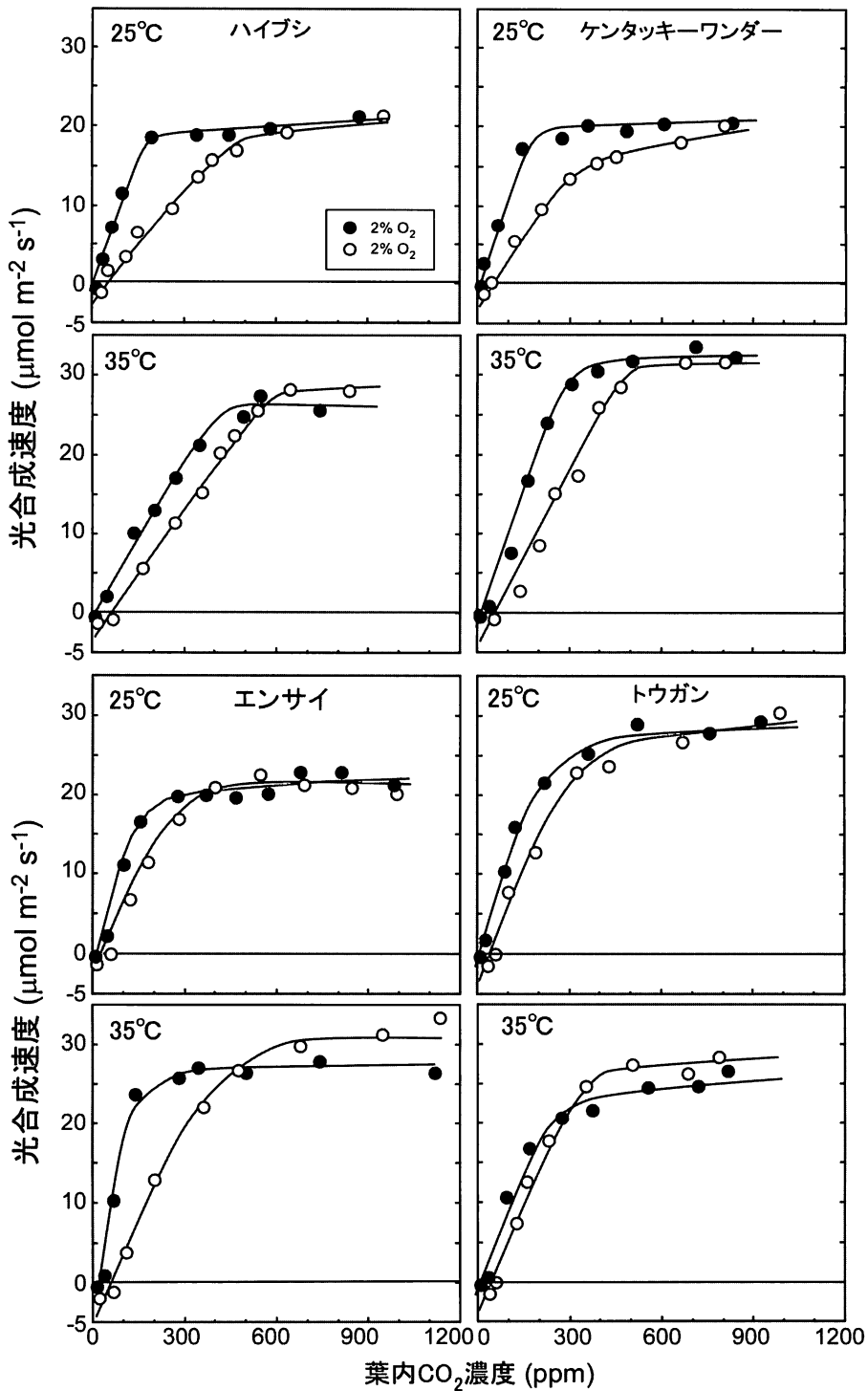


図11 ハイブシ、ケンタッキー、エンサイ、トウガンのA/Ci曲線に対する温度と酸素濃度の影響。測定は、測定は光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、温度 $25^\circ\text{C}$ と $35^\circ\text{C}$ で、酸素濃度は2%と21%の2段階で測定した。

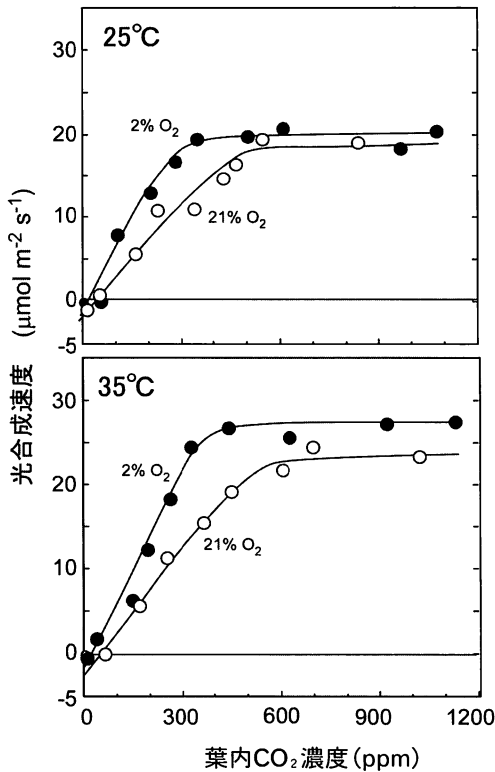


図12 スイゼンジナの25°Cと35°Cにおける光合成速度と葉内CO<sub>2</sub>濃度の関係。測定は光強度1740 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、CO<sub>2</sub>濃度370 $\pm$ 10 ppmで行った。

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲内にあると考えられる。

大気CO<sub>2</sub>濃度を高め光合成速度が著しく増大すれば、密閉ハウスを利用したCO<sub>2</sub>施肥による増産効果が期待できる。図11、12では図10の方法に温度2段階、酸素濃度2段階を加え、最大光合成速度が得られるか検討した。25°Cで比較すると、通常の大気酸素濃度である21%で測定した最大光合成速度は2%で測定した値とほぼ一致するものの、飽和点が左に移動しC<sub>4</sub>植物的反応になった。温度を35°Cに上げると、最大光合成速度は増大し飽和点は高濃度側に移動した。特に、ケンタッキーワンダーの光合成速度は30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近まで上昇し、C<sub>4</sub>植物のサトウキビに匹敵する値になった。図11の下段はエン

サイとトウガンのCi-光合成曲線である。25°Cの場合、エンサイの光合成速度は20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、トウガンのそれは30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と高かった。両品種ともCO<sub>2</sub>飽和点の著しい左方向へのシフトは認められなかった。温度を35°Cに上げると、エンサイの最大光合成速度は26~30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に上昇し、また、2%O<sub>2</sub>濃度ではCO<sub>2</sub>飽和点が左に著しくシフトし、C<sub>4</sub>光合成的反応になった。トウガンの場合、温度が35°Cに上昇しても最大光合成速度は同程度かむしろ低下し、初期勾配の大きな変化は認められなかった。

図12はスイゼンジナにおける温度および酸素濃度がA/Ciカーブに与える影響である。25°Cでは、酸素濃度に関わりなく最大光合成速度は約20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で、2%O<sub>2</sub>でCO<sub>2</sub>飽和点が左にシフトした。温度を35°Cに上げると、最大光合成速度は2%O<sub>2</sub>で27 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ まで上昇し、また、CO<sub>2</sub>飽和点も左にシフトした。

次に、酸素濃度が光合成速度に与える影響について検討する。通常の大気には21%のO<sub>2</sub>が含まれる。この酸素濃度が光合成速度に与えることは様々なC<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物で詳しく調査されている。しかし、沖縄の夏野菜の栽培を意識して測定した例はほとんど無く、貴重な資料と考える。図13は、温度を2段階に設定し、酸素濃度を2~50%まで変化させ光合成速度の直線的低下を種間で比較したものである。酸素濃度上昇に伴うハイブリッド、ケンタッキーワンダー、スイゼンジナの光合成速度の直線的な低下に対し、温度の影響はほとんど無かった。しかし、エンサイとトウガンにおいては温度35°Cのとき、直線の傾きが25°Cに比べ大きくなり、酸素濃度の影響が顕著になった。C<sub>3</sub>植物には光呼吸があり、通常2%と21%酸素濃度時の光合成速度差を21%酸素濃度時の値で除して求める。直線の傾きが

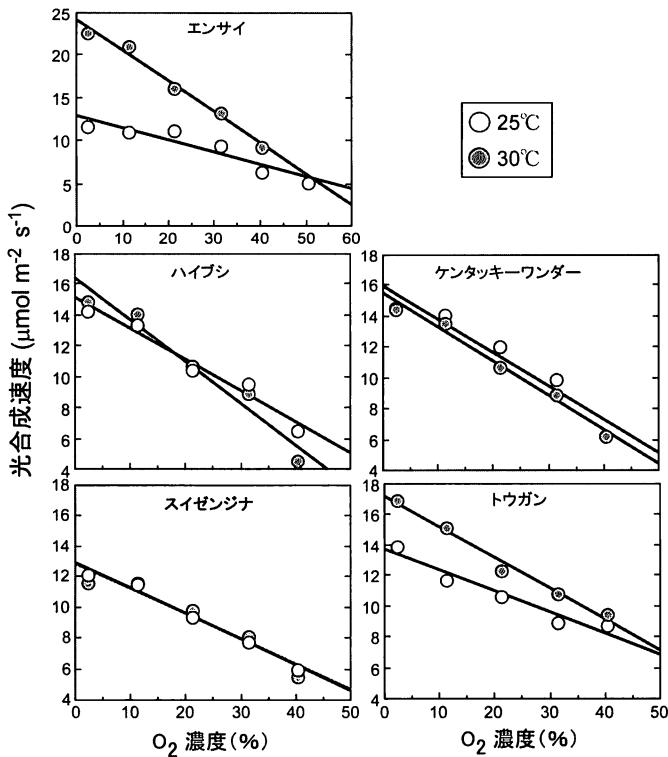


図13 酸素濃度が各種夏野菜の葉の光合成速度に与える影響。測定は光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $\text{CO}_2$ 濃度 $370\pm 10\text{ppm}$ で行った。

大きい場合、光呼吸率が高いことを意味する。今回測定した夏野菜の内、エンサイの光呼吸率が極めて高く、スイゼンジナで低かった。特に、スイゼンジナでは温度の影響も無く、特殊な光合成反応であった。

図14は、気孔伝導度に対する酸素濃度の影響を $25^\circ\text{C}$ と $35^\circ\text{C}$ で比較した。トウガンを除く全ての気孔伝導度は酸素濃度が上昇すると低下し、ハイブシの $30^\circ\text{C}$ における反応が顕著であった。トウガンの場合、酸素濃度が上昇しても気孔伝導度は変化せず、むしろ上昇する傾向にあった。この結果が他のどの様な要因と関連するのか不明であるが、トウガンの気孔は酸素に鈍感であるといえる。また、気孔伝導度は $30^\circ\text{C}$ で高く、トウガンでは $25^\circ\text{C}$ が高かった。

### 考 察

ハイブシはJIRCAS沖縄支所でマレーシアのインゲンマメから選抜育種された耐暑性を持つ品種であり、沖縄、小笠原などの夏季に高温となる地域で、結実における耐暑性が認められ収量が高いと言われる。ハイブシの持つ耐暑性の特徴として、高温時の花粉粘性が低下しにくいことが明らかとなっている(Nakanoら, 1998; Tsukaguchiら, 2003; Omaeら, 2004)が、安定的収量を得る上で重要な生理面、特に光合成と高温耐性との関係を詳しく調べた報告は少ない。一般の植物の生育適温は $20\sim 45^\circ\text{C}$ の範囲内にあり、中でも $25\sim 30^\circ\text{C}$ の範囲内が生理活性は高く、それ以上の温度になると障害が起こり、高温ストレスを何らかの防御機構で対処、もしくは回避しなければいけない。本稿では、ハイ

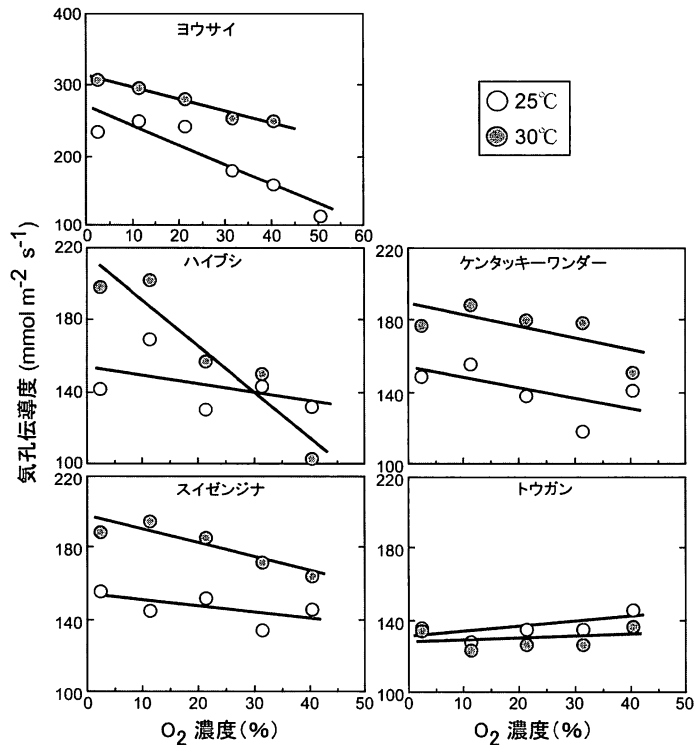


図14 酸素濃度が各種夏野菜の気孔伝導度を与える影響。  
測定は光強度 $1740\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$ 濃度 $370\pm 10\text{ppm}$ で行った。

ブシの高温に対する防御機能をガス交換特性に着目し検討した。

まず、ハイブシの温度に対する光合成反応から、最適光合成温度は $33^\circ\text{C}$ 付近にあり、ケンタッキーワンダーに比較してもその最大値は若干高かった(図5)。しかし、図4でみた“光—光合成曲線”の最大光合成速度は $35^\circ\text{C}$ に比べ $25^\circ\text{C}$ で高く図5の結果とは若干異なる。これは、光合成速度を測定する際に変化させた要因の違いと、中間の $30^\circ\text{C}$ の設定温度では測定していないためハッキリとした結論は出せないが、インゲンマメ両品種の光合成速度の最適温度は $25\sim 35^\circ\text{C}$ と考えられる。沖縄地方は、5月から10月にかけて月平均気温が $25^\circ\text{C}$ を上回り、7月には $30^\circ\text{C}$ を超える。これら高温は野菜の栽培に不適切と考えるが、同時に日射量も増大しており、これら

要因が複雑に絡み合い、生育を制限していると考えられる。

夏期に沖縄で野菜が栽培できない原因として、夜温が高く呼吸による消費が著しいため、生産と消費のバランスが崩れ成長できなからだとされる。我々は、その原因を明確にするためホーレンソーを用いて、昼温は $25^\circ\text{C}$ と一定で、夜温を $25, 30, 35^\circ\text{C}$ にセットして栽培したところ、夜温 $35^\circ\text{C}$ の生重、乾物重が最も高く、夜温の影響は無かった。その理由として、光強度を $200\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と比較的弱い条件で栽培したためと考えられる。すなわち、光強度を制限すれば夜温による影響は軽減でき、昼間の強光と高夜温の組み合わせで障害が増大していると考えられる。この結果に関して、篤農家であれば経験的に知っており、例えば高い遮光率のネット

トを利用すれば、夏期にホーレンソーを栽培できる、と言われる。ただ、夏期長日になると花芽分化を開始するため、同時に日長処理を施す必要があり、その野菜の生理的特徴を全て理解することも必要である。

一般に、植物は葉面飽差を変化させると蒸散速度は直線的に増加するが、インゲンマメでも同様の結果が報告されている (Comstock, 1993)。しかし、ハイブシの蒸散速度を“温度-光合成反応”でみた場合、ケンタッキーワンダーよりも低く、また、高温下で葉面飽差が増加すると気孔を閉じ蒸散を抑える特性が見られた。また、“光-光合成曲線”における強光域の光合成速度はハイブシにおいて高く、葉の内部活性の高さが窺える。他の夏期野菜の“光-光合成曲線”を調べたところ、光合成速度の最適温度は30~35℃付近にみられ、通常のC<sub>3</sub>植物の最適温度に比べ5℃高かった。従って、光合成速度の高温耐性が夏期野菜の具備すべき特徴とも考えられる。

沖縄の夏場は光合成有効放射が昼間2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上になることがしばしばあり、図3、4でみたC<sub>3</sub>植物の光飽和点が400~500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ との結果を考慮すると、約4倍の光強度である。この光は葉内部でアンテナクロロフィルに捕捉されて過剰なエネルギーとなり、もしCO<sub>2</sub>固定に使用されない場合は様々な障害を引き起こす。ただ、沖縄地方の日射量の日変化を見ると、2005年度では晴天日は10日程度であり、午前中晴れでも午後は曇り、晴れたり曇ったり、と言うような不安定な場合が多い。従って、遮光により最適光環境を考えた場合、3段階の遮光ネットを準備し、季節によって使い分ける必要がある。すなわち、夏期は遮光率の高いものを、春と秋は中くらいの、冬は無しで栽培すれば栽培をうまくコントロール出来ると考

えられる。

高温ストレス下で夏期野菜は過剰なエネルギーを光呼吸によって消費していると予想して実験を試みたが、エンサイの場合、35℃条件下で高い光呼吸率が得られた。しかし、他の野菜では一定せず、本測定結果から光呼吸が積極的に働いているか否かは判断できなかった。今後、厳密に温度制御されたグロースチャンパー内でこれら野菜を栽培し、その材料を用いて光呼吸を測定しその貢献度を明らかにしたい。また、過剰なエネルギーの消散系路に関して光呼吸以外にXanthophyll cycle, Water-water cycle等も温度ストレス下でのエネルギー消散系として働いている可能性が考えられ、今後検討する必要がある。

以上より、耐暑性野菜の持つ生理的特性として、30~35℃と高い温度条件下で高い光合成速度、気孔感受性、蒸散速度、および低い暗呼吸速度、細胞膜の熱耐性などを備える必要がある。また、葉温の上昇を回避する形態的な特性として、多肉、葉面積が小さい、根圏の確保、葉の角度などが上げられ (Ballら, 1988)、植物体全体がシステムとして機能しなければ耐暑性は達成できないと考えられる。また、それぞれの野菜の生理学を理解し、環境を可能な限り低コストで制御すれば採算のとれた形で栽培が可能になる。

## 引用文献

- 浅田浩二 1999. 活性酸素の生物学. 化学と生物. 37(4):251-259.
- Asada, K. 2000. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. Phil. Trans. Royal. Soc. London Bot. 355:1419-1431.



- Ball, M. C., I. R. Cowan and G. D. Farquhar 1988. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. *Aus. J. Plant Physiol.* 15:263-276.
- Comstock, J. and J. Ehleringer 1993. Stomatal response to humidity in common bean (*Phaseolus vulgaris*): Implication for maximum transpiration rate, water-use efficiency and productivity. *Aust. J. Plant Physiol.* 20:669-691.
- 彦坂幸毅 1998. 光呼吸の意義, ふたたび. 光合成研究会. 25:17-21.
- Hirata, M. R. Ishii, A. Kumura and Y. Murata 1983. Photoinhibition of photosynthesis in soybean leaves. II. Leaf orientation-adjusting movement as a possible avoiding mechanism of photoinhibition. *Jpn. J. Crop Sci.* 52(3):319-322.
- Hossain, M. M., H. Takeda and T. Senboku 1995. Proline content in brassica under high Temperature Stress. *JIRCAS J.* 2:87-97.
- Johnson, G. H., A. J. Young, J. D. Scholes and P. Horton 1993. The dissipation of excess excitation energy in british plant species. *Plant Cell Environment.* 16:673-679.
- Kobza, J. and G. E. Edwards 1987. Influence of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat. *Plant Physiol.* 83:69-74.
- Kozaki, A. and G. Takeba 1996. Photorespiration protects C<sub>3</sub> plants from photoinhibition. *Nature* 384:557-560.
- Leegood, R. C., P. J. Lea, M. D. Adcock and R. E. Hausler 1995. The regulation and control of photorespiration. *J. Exp. Bot.* 46:1397-1414.
- Maxwell, K. and G. N. Johnson 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51(345):659-668.
- 牧野 周 1997. 光呼吸について考える. 光合成研究会. 22:14-19.
- 森谷國男 1990. 稲の耐暑性. *農業技術* 45(7): 328-331.
- Momonoki, Y. and T. Momonoki 1991. Changes in acetylcholine levels following leaf wilting and leaf recovery by heat stress in plant cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 60(2):283-290.
- Müller, P., Xiao-Ping Li and K. K. Niyogi 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol.* 125:1558-1566.
- Murakami, Y., M. Tsuyama, Y. Kobayashi, H. Kodama and K. Iba 2000. Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature. *Science* 287:476-479.
- Nakano, H., D. Boonmalison, Y. Egawa, N. Vanichwattanarumruk, S. Chotechuen, T. Hanada and T. Momonoki 1994. Collection of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm in malaysia and Thailand and its potential for heat tolerance. *Jpn. J. Trop. Arg.* 38(3):239-245.
- Nakano H., T. Momonoki, T. Miyashige, H. Otuka, T. Hanada, A. Sugimoto, H. Nakagawa, M. Matsuoka, T. Terauchi, M. Kobayashi, M. Oshiro, K. Yasuda, N. Vanichwattanarumruk, S. Chotechuen

- and D. Boonmalison 1997. "Haibushi", a new variety of snap bean tolerant to heat stress. JIRCAS J. 5:1-12.
- Nakano H., M. Kobayashi and T. Terauchi 1998. Sensitive stage to heat stress in pod setting of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Jpn. J. Trop. Arg. 42(2):78-84.
- 西山岩男 1981. イネの高温障害の生理 (1). 農業および園芸 56(7):867-872.
- Omae, H., A. Kumar, Y. Egawa, K. Kashiwaba and M. Shono 2004. Water consumption in different heat tolerant cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). 4th International Crop Science Congress. Brisbane.
- Osmond, C. B. and C. Grace 1955. Perspective on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J. Exp. Bot. 46:1351-1362.
- Osmond, C. B. and O. Björkman 1982. Simultaneous measurement of O<sub>2</sub> effects on net photosynthesis and glycolate metabolism in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species of atriplex. Carnegie Inst. Wash. Year Book 71:141-148.
- Paulsen, G. M. 1944. High temperature response of crop plants. in K. J. Boote eds. Physiology and determination of crop yield. ASA, CSSA, SSSA. Madison, Wisconsin, USA. 391-342.
- Schoffl, F., R. Prandl and A. Reindl 1998. Regulation of the heat-shock response. Plant Physiol. 117:1135-1141.
- 竹葉 剛 1997. 光呼吸についての2つの「誤解」. 光合成研究会. 22:9-11.
- 竹葉 剛 1998. 光呼吸を制御すると光合成が増加するか. 光合成研究会. 23:13-18.
- Tsukaguchi, T., Y. Kawamitsu, H. Takeda K. Suzuki and Y. Egawa 2003. Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat-tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Plant Prod. Sci. 6(1):24-27.
- Weis E. and J. A. Berry 1988. Plants and high temperature stress. Soc. Exp. Bio. 42:329-346.