

総説

閉鎖型植物工場における連続光の利用 (第4報) 連続光下における植物の生理学的変化ならびに障害誘発の概念

畑 直樹^{a,b)}・榊田 正治^{a)}・村上 賢治^{a)}・小林 昭雄^{c)}
(応用植物科学コース)

Application of continuous light in a plant factory system 4. Physiological changes and concept of injury induction in plant leaves under continuous light

Naoki Hata^{a,b)}, Masaharu Masuda^{a)}, Kenji Murakami^{a)}, and Akio Kobayashi^{c)}
(Course of Applied Plant Science)

Physiological changes and concept of injury induction occurring under continuous light are comprehensively reviewed. Continuous light usually reduces photosynthetic rate, which may relate to changes in transpiration and leaf necrosis caused by reactive oxygen species. Other factors apart from photosynthesis may also affect leaf injuries occurring under continuous light. Continuous light sometimes increases carbohydrate and some secondary metabolite contents.

Key words : carbohydrates, circadian rhythm, ethylene, photosynthesis, reactive oxygen species, secondary metabolites

はじめに

閉鎖型植物工場における連続光の利用を主眼として、著者らは連続光下における植物の応答反応についての多数の報告をまとめ、散見される情報の体系化を行っている。多数の報告をまとめるにあたり、ひとつには植物別に連続光下の障害発生の有無を中心とした生育様相を捉えること、もうひとつには生理現象別に連続光下の反応を捉えることが有効であると考えられた。これまでに前者の連続光下の生育様相を植物別に捉えるという観点から、第1報¹⁾では研究報告の多いナス科ならびにウリ科に属する主要果菜を中心に、第2報²⁾では閉鎖型植物工場において栽培事例の多いレタスが属するキク科植物に始まり、研究報告の存在するその他植物全般について、連続光応答反応を網羅的に紹介した。さらに、第3報³⁾においては、各種植物の応答反応から見出される植物の生育の促進と阻害、および障害程度の緩和要因の観点で体系的に分類し、障害発生の難易に基づいて、植物の連続光耐性の相対評価を行うことができた。

本誌においては、後者の生理現象別に連続光下の反応を捉えるという観点から、連続光下における植物の生理学的変化ならびに障害誘発の概念について概説する。

1. 連続光下における光合成の変化

連続光下では光合成に関するパラメータが大きく変化し、連続光下で生育不良となる場合だけでなく、生育促進される場合においてさえも光合成速度もしくは光合成能力が低下することが多い。

1) 光合成に関する主要パラメータの変化

(1) 純光合成速度

多くの場合、連続光下では他日長下と比較して純光合成速度が経時的に低下する。一方で、暗期をもたない連続光下では光合成を1日中行うため、1日当たりの炭素固定量あるいは乾物生産量は必ずしも連続光下で低下するとは限らない。

比較的短期間の試験においては、トマト⁴⁾、ナス⁵⁾、ダイズ⁶⁾、リンゴ^{7,8)}ならびにサンカオウトウ^{9,10)}において連続光下で光合成速度の低下が認められている。サラダナ

Received October 1, 2011

a) 大学院自然科学研究科

(Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University)

b) (現)大阪大学大学院工学研究科

(Graduate School of Engineering, Osaka University)

c) 大阪大学大学院工学研究科

(Graduate School of Engineering, Osaka University)

ではCO₂濃度を増大させると連続光下の光合成速度の低下の程度が顕著となった¹¹⁾が、コカブではCO₂濃度を2,100 ppmに高めても連続光下の光合成速度は低下しなかった¹²⁾。トウガラシでは連続光下で光合成速度が低下傾向にあったが12時間日長下との有意差は認められなかった¹³⁾。また、ジャガイモの耐性品種‘Denali’は連続光処理後5～7日目の光合成速度が一定であったのに対し、非耐性品種‘Kennebec’は処理後5日目の光合成速度が‘Denali’よりも低く、日数経過とともにさらに低下した¹⁴⁾。

長期栽培試験では、トマト^{15,16,17)}、ダイズ¹⁸⁾およびラッカセイ¹⁹⁾において23.5時間日長もしくは連続光下で光合成速度が低下した。トウガラシの光合成速度は12時間および18時間日長下よりも連続光下で高かった^{15,16)}が、ジャガイモの耐性品種‘Norland’では、12時間および18時間日長下に比べて連続光下で光合成速度は低下した²⁰⁾。経時的変化としては、ジャガイモの耐性品種‘Norland’および‘Russet Burbank’では大気CO₂濃度の連続光下で光合成速度が77および98日間一定であった²¹⁾。一方、ジャガイモの非耐性品種‘Kennebec’および‘Superior’の連続光処理開始50日後の光合成速度は、耐性品種‘Denali’および‘Haig’の約30%に低下した²²⁾。

その他、アメリカカラマツでは連続光下で光合成速度が低下したが、セコイア、メタセコイア、イチヨウ、ヌマスギならびにナンキョクブナにおいては連続光下における光合成速度の増減の傾向が明快でない^{23,24,25,26)}。

(2) 気孔開度

気孔開度はCO₂の透過しやすさを示す気孔コンダクタンス、透過し難さを示す気孔抵抗により示される。気孔開度が増大する場合は、気孔コンダクタンスは増大し、気孔抵抗は低下する。

短期間の試験では、リンゴ⁸⁾およびサンカオウトウ^{9,10)}において、12および14時間日長下と比較して連続光下で気孔開度が大きく低下した。サラダナではCO₂濃度が1,100 ppm以上の場合に気孔開度の低下が顕著となった¹¹⁾が、コカブの気孔開度は12時間日長下と差がなく、CO₂濃度の影響をほとんど受けなかった¹²⁾。

長期栽培試験では、ジャガイモ²⁷⁾、ダイズ¹⁸⁾およびラッカセイ¹⁹⁾において、10～12時間日長下と比較して連続光下で気孔開度が大きく低下した。一方、キュウリ²⁸⁾およびバラ²⁹⁾ではそれぞれ20および18時間日長下と比較して連続光下で気孔開度が増大した。

(3) クロロフィル蛍光

非破壊的に植物の光合成状態を測定できるクロロフィル蛍光測定は生理-生態学分野で広く用いられており³⁰⁾、連続光下における葉のクロロフィル蛍光を調査した報告も増えている。

光化学系IIの「実効量子収率」(The effective quantum yield of PSII)の低下は光合成の電子伝達における何らか

の異常を示す。連続光下のメタセコイアではほとんど変化せず、ヌマスギおよびアメリカカラマツでは低下した²⁴⁾。一方で、セコイア、ナンキョクブナ、イチヨウ、メタセコイアならびにヌマスギのうち、イチヨウは連続光下でも低下せず、残りの4種では低下すると報告された²⁶⁾。

光化学系IIの「最大量子収率」(The maximum quantum yield of PSII)の低下は後述の光阻害発生の指標となる。連続光下のサンカオウトウ^{9,10)}およびキュウリ²⁸⁾の葉でいずれも低下したと報告されている。連続光下で老化が促進されたインゲンマメの子葉においても、16時間日長下と比較して「最大量子収率」は早期に低下した³¹⁾。一方、セコイア、ナンキョクブナ、イチヨウ、メタセコイアならびにヌマスギはいずれも葉の「最大量子収率」が連続光下で低下しなかった²⁶⁾。

(4) デンプン含量

連続光下ではしばしば葉のデンプン蓄積が認められる。ナス⁵⁾、ダイズ⁶⁾、インゲンマメ³²⁾、リンゴ⁸⁾、サンカオウトウ⁹⁾ならびにアマランサス^{33,34)}においては数日間でデンプン含量が急上昇し、インゲンマメでは4日間で約2,800倍に増大した。長期の試験においてもデンプン含量が増加することがトマト³⁵⁾、ジャガイモ²¹⁾、トウガラシ³⁶⁾ならびにダイズ¹⁸⁾において認められている。Stutteら²⁰⁾はジャガイモの葉におけるデンプン蓄積量の限界は乾物の約15%であると報告している。

一方、連続光障害を発症すると葉のデンプン含量が低下したことが、トマト^{17,37)}、ナス^{5,38)}、ジャガイモ^{14,22,37,39)}およびキュウリ⁴⁰⁾において認められている。24時間周期でCO₂濃度を12時間は大気濃度、12時間は0とする条件⁵⁾もしくは変温条件³⁸⁾で育成するとナスは連続光障害を発症せず、この場合に葉のデンプン含量が低かったことは、障害発症前のデンプン含量の増加抑制を反映しているかもしれない。

セコイア、メタセコイア、ヌマスギならびにアメリカカラマツにおいては連続光下におけるデンプン含量の増減傾向が明快でなかった^{24,25,41)}。

2) 光合成の概日リズム

連続光下に移すと、12時間日長下で発生した純光合成速度(CO₂吸収あるいは交換速度)ならびに気孔コンダクタンスの正弦曲線に似た増減リズム、すなわち光合成の概日リズムに変化が生じることが報告されている。

インゲンマメでは、大気CO₂濃度、光強度200 μmol m⁻² s⁻¹の連続光下に移しても気孔コンダクタンスと同調した純光合成速度の概日リズムを1週間は持続させたが、光強度500 μmol m⁻² s⁻¹もしくはCO₂濃度を高めた連続光下に移すと同概日リズムを喪失し、純光合成速度および気孔コンダクタンスが日数経過とともに低下した^{32,42)}。また28℃恒温条件の連続光下で育成した個体は純光合成速度、気孔コンダクタンスが常時一定で概日リ

ズムをもたないが、12時間周期で28℃と18℃の変温条件の連続光下で育成した個体は気孔コンダクタンスのみ概日リズムを有していた。

CAM植物のコダカラベンケイソウにおいても同様の試験が行われており、光強度もしくは葉温が閾値以上となる連続光下に移すとCO₂吸収速度の概日リズムを喪失した^{43,44}。一方、光強度が概日リズムの喪失要因の場合は光強度を低下させることで、温度が概日リズムの喪失要因の場合は葉温を低下させることで、いずれもCO₂交換速度の概日リズムが復活した^{45,46,47}。

3) 光合成の低下要因

(1) 気孔開度低下

サラダナ¹¹、ラッカセイ¹⁹およびリンゴ⁸)においては気孔開度の低下が連続光下の純光合成速度の低下要因であると報告されている。ラッカセイの純光合成速度および気孔コンダクタンスは28℃恒温条件と、12時間周期で28℃と22℃の変温条件で差はなかった。ジャガイモにおいても純光合成速度の低下と気孔コンダクタンスの低下の相関が認められている²⁷。なお、コカブでは連続光下で純光合成速度、気孔開度がいずれも低下せず¹²、サラダナ¹¹とコカブの差異はシンク器官(塊根)の有無による光合成産物の葉内蓄積の差異に起因すると推察されている。

(2) リブロース1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ (RuBPCase) 活性低下

ダイズではCO₂固定酵素であるRuBPCase活性の低下が連続光下における光合成速度の低下要因であると報告されている^{48,49,50}。Kasai¹⁸も気孔コンダクタンスの低下を認めているが、ダイズの連続光下における光合成速度の低下はやはりRuBPCase活性の低下に起因すると推察している。C4植物のアマランサスではRuBPCase活性に加えて、C4回路のCO₂固定酵素であるPEPcase活性なども連続光下において低下し、光合成速度の低下要因となっていた^{33,34}。ダイズ、アマランサスともに光合成産物蓄積によるフィードバック阻害を受けている。

連続光下のネギでは光合成能力が低下したのに対し、タマネギでは光合成能力は低下しなかった⁵¹。これはネギでは葉の可溶性糖蓄積によるフィードバック阻害によりRuBPCase活性(V_{cmax})ならびに同酵素再生速度(J_{max})が低下したのに対し、タマネギではシンク器官である鱗茎に転流することで葉の可溶性糖蓄積が緩和され、フィードバック阻害による V_{cmax} ならびに J_{max} の低下が抑制されたことによる。

(3) 低スクロース6-リン酸合成酵素 (SPS) 活性

スクロースは植物の光合成産物転流の主要形態であり、同合成経路全体を律速するSPSは炭水化物の転流、蓄積において重要な役割を果たしている⁵²。Doraisら¹⁶は、トマトはSPS活性が低く、連続光下で転流量が増加しないため葉にデンプンならびに可溶性糖を蓄積して光

合成速度が低下するが、トウガラシはSPSが制限要因とならず、連続光下で果実への転流量を増加させて過剰の炭水化物に適応する能力を有し、光合成速度が最大となったことを示唆している。

(4) デンプン蓄積

デンプンの蓄積は光合成のフィードバック阻害の要因ともなりえるが、物理的に光合成速度の低下要因になることも知られている⁵³。すなわち葉緑体でデンプン粒が巨大化すると、葉緑体の物理的な損傷、葉緑体内でのCO₂拡散の妨げあるいは葉緑体の変形に伴う細胞膜との接合面積減少によるCO₂透過性の低下により光合成速度が低下する可能性がある。連続光下で光合成速度が低下したインゲンマメにおいては、葉のデンプン含量が劇的に増加して、葉緑体の構造に障害を引き起こしうる量にまで蓄積していた³²ことから、光合成速度の低下はデンプン蓄積の影響が大きいかもしれない。またメタセコイアにおいて、連続光下で葉緑体のグラナの層数と光合成膜の総数がデンプン粒の蓄積により減少したことを認め、葉齢が進むと光合成能力が低下しうると報告されている²⁵。一方で、7週間連続光下で育成したトマトの葉では、少数かつ大きなデンプン粒が葉緑体中に発達していたが、葉緑体の構造を乱すには至っていなかったとの報告も存在する¹⁶。

(5) 光化学系IIの実効量子収率 (Φ_{PSII}) 低下

ヌマスギ、アメリカカカラマツではメタセコイアに比べて連続光下における純光合成速度の低下の程度が大きく、 Φ_{PSII} の低下と相関が認められた²⁴。光化学消光(qP)も同様に低下していたことから光化学系IIの下流における異常が推定される。しかしながら、ヌマスギ、アメリカカカラマツ、メタセコイアのいずれにおいても連続光下で Φ_{PSII} は低下するが純光合成速度に変化はなかった報告²⁶も存在して明快ではない。

(6) 光阻害

強光下もしくは光合成活性の低下や葉緑体へのCO₂供給量の低下を伴う環境ストレス下では強光に限らず葉内の光エネルギーが過剰となり光合成の光阻害が生じる。光阻害は一般に活性酸素種による光化学系IIの反応中心D1タンパク質の損傷⁵⁴やD1タンパク質の修復阻害⁵⁵により生じると理解されている。

連続光下で育成したサンカオウトウでは気孔コンダクタンスの低下も認められたものの、光化学系IIの最大量子収率Fv/Fmが経時的に低下したことから、連続光下における純光合成速度の低下は光阻害が関与すると推察された^{9,10}。試験期間中に葉のクロロシス、ネクロシスは発生しなかったことから、光阻害は生じているが葉緑体の光酸化は発生していなかった。キュウリは20時間日長下よりも連続光下で最大光合成速度が低下し、気孔コンダクタンス、 V_{cmax} ならびに J_{max} は連続光下で高かったことから、連続光下における光化学系IIの最大量子収率 ϕ

の低下, すなわち光阻害により最大光合成速度が低下していると判断される²⁸⁾。

(7) 障害発生

ジャガイモの非耐性品種 'Kennebec' では障害発症直後から純光合成速度が経時的に低下したが, 耐性品種 'Denali' では変化がなかった¹⁴⁾。また連続光処理開始50日後には非耐性品種 'Kennebec' および 'Superior' の純光合成速度は耐性品種 'Denali' および 'Haig' の約30%に低下していた²²⁾。

2. 連続光下における蒸散・養分吸収

連続光下では上述のように, 気孔コンダクタンスや気孔抵抗として表される葉の気孔開度が変化する。一方で気孔開度は蒸散量あるいは蒸散力にも密接に関係する要因であり, 光合成の変化は蒸散の変化と一体の関係にある。さらには, 蒸散は養分吸収や移行に関わることから, 気孔開度の変化により養分吸収や移行にも変化が生じる可能性を意識する必要がある。

サラダナでは連続光下でCO₂濃度を増大させると葉温が上昇し, 気孔抵抗の増加による蒸散速度の低下に起因することが示唆されている¹¹⁾。サンカオウトウにおいても連続光下で葉の導管水ポテンシャルに変化はなかったが, 蒸散速度が低下した⁹⁾。連続光下のメタセコイア, ヌマスギおよびアメリカカラマツでは自然日長下よりも蒸散速度は低下したが, 1日中一定速度で蒸散を行ったため1日あたりの蒸散量は自然日長下よりも増大した⁵⁶⁾。

相対湿度80~90%の連続光下で育成したバラの鉢物は, 閉孔能力を失った気孔が発達して葉から水分を失いやすい状態にあるため棚もち性が大きく低下した^{29, 57, 58)}。閉孔能力を失った状態では葉の気孔コンダクタンスが常時高く, 湿度もしくは温度を日変化させて育成すると, 気孔コンダクタンスの正常化に伴い過多の水分損失が抑制されて, 棚もち性低下の問題は改善された²⁹⁾。連続光障害を発症したトマトにおいても蒸散速度が15時間日長下と比較して増加していた⁴⁾。

養分吸収の動態は1日あたりの吸水量や蒸散量と関係すると考えられる。連続光耐性のトウガラシは12時間日長下と比較して連続光下でNO₃⁻, K⁺ならびに水の吸収量が增大した⁵⁹⁾。連続光障害を発症するナスにおいても, 12時間日長下と比較して連続光下で葉のK⁺ならびにCa²⁺含量が増加する傾向にあり, 導管液中のK⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, NO₃⁻, SO₄²⁻ならびにCl⁻濃度においても同様の傾向が認められた⁶⁰⁾。トウガラシ, ナスともにH₂PO₄⁻における差は少なかった。一方Demersら^{35, 36)}はトマトおよびトウガラシにおいて葉の多量要素ならびにFe含量が14時間日長下と連続光下でほとんど差がないことを報告した。

連続光下においてレタスではチップバーン^{61, 62, 63)}, コムギではCa欠乏に起因するとされるクロロシス等の葉

の障害^{64, 65)}が発生したと報告されている。これらは気孔開度の変化により, 蒸散や養分吸収が変化したことを反映している可能性がある。

3. 連続光下における活性酸素種生成

葉緑体では光合成の過程でO₂⁻やH₂O₂といった活性酸素種が発生するとともに, 活性酸素種消去系によりそれらを無害なH₂Oに代謝することで活性酸素種の蓄積や葉の障害発生を抑制している⁵⁴⁾。活性酸素種の生成抑制ならびに消去系の機能が低下すると, 光障害が発生して最終的に葉緑素やカロテノイドなどの退色が認められるようになる⁶⁶⁾。強光, 水ストレス, CO₂供給低下といった条件で, 葉に吸収された光エネルギーがCO₂固定に利用されず光エネルギー過剰となる場合に光障害は発生する。除草剤のパラコートは光によって葉緑体におけるO₂⁻生成量の増加, H₂O₂消去能の低下ならびに失活を引き起こして光障害を発生させる作用機序をもつ。

光障害と連続光障害の相同性の観点から, 連続光下における活性酸素種生成について検討が行われている。ニホンカボチャ (Table 1)⁶⁷⁾では葉のH₂O₂含量が12時間日長下と比較して, オオムギ⁶⁸⁾では葉のO₂⁻生成量が16時間日長下と比較してそれぞれ連続光下で増大した。また日長によらず, ニホンカボチャ, オオムギともに連続光非耐性品種のほうが耐性品種よりも活性酸素種の生成量が高く, 連続光障害を発症した非耐性品種の葉で活性酸素種の生成量は最大となった。すなわち活性酸素種の生成量と連続光障害の発症に相関があり, 光障害と連続光障害の相同性が示唆される。

ナスおよびトウガラシ^{69, 70)}, ニホンカボチャ⁶⁷⁾において活性酸素種の消去系酵素活性の種間差ならびに品種間差がそれぞれ調査されている。O₂⁻をH₂O₂に代謝するスーパーオキシドディスムターゼ (SOD) 活性は, 連続光非耐性のナスならびにニホンカボチャ 'バターナッツ' においては12時間日長下と比較して連続光下で大きく増大したが, 連続光耐性のトウガラシならびにニホンカボチャ '日向14号' では両日長間の差が認められなかった (Table 1)。ニホンカボチャではH₂O₂をH₂Oに代謝するアスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX) 活性についてもSOD活性と同様の品種間差を示し, SODならびにAPX活性は活性酸素種の生成量が高い場合に, それらを消去するために高まっていると考えられる。ナスの新葉においては障害発症前にSOD活性が急速に増大するものの発症後は急速に低下して, 結果的に障害を発症していない既展開葉よりも活性が低下した (Fig. 1) ことから, 葉の障害が激しくなると活性酸素種の生成量が減退してSOD活性も低下すると考えられている。

APXと同じくH₂O₂をH₂Oに代謝するカタラーゼ (CAT) 活性は, ナス, トウガラシのいずれにおいても12時間日長下と比較して連続光下で高く, いずれの日長

Table 1 Enzymatic activities and hydrogen peroxide content in the 3rd true leaf of seedlings grown under 12 h light/12 h dark or 24 h light/0 h dark photoperiod (CL) for 13 days from the cotyledonary stage (Murakami et al., 2002)⁶⁷⁾

Variety	Photoperiod	Enzymatic activities			H ₂ O ₂ content (μ mol gFW ⁻¹)
		SOD ^a	APX ^b	CAT ^c	
Hyuga No.14	12/12 h	105 \pm 16 ^d	0.48 \pm 0.11	8.2 \pm 0.4	3.89 \pm 0.85
(CL tolerant)	24/ 0 h	91 \pm 6	0.43 \pm 0.02	8.4 \pm 1.0	4.81 \pm 0.37
Butternut	12/12 h	42 \pm 6	0.29 \pm 0.05	7.0 \pm 0.4	5.06 \pm 0.62
(CL intolerant)	24/ 0 h	175 \pm 11	0.66 \pm 0.05	8.6 \pm 0.4	8.56 \pm 0.37

^aUnits min⁻¹ mg⁻¹ protein

^b μ mol ascorbic acid mg⁻¹ protein

^c μ mol H₂O₂ mg⁻¹ protein

^dValues are means \pm SE.

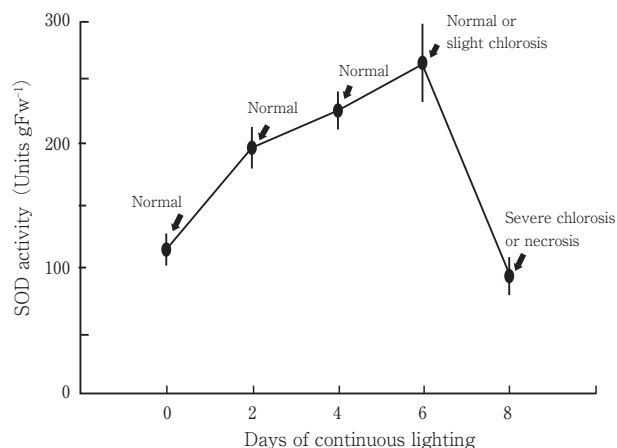


Fig. 1 Changes in SOD activity in the 3rd true leaf of eggplants under continuous light at a PPFD of 120 μ mol m⁻² s⁻¹. Seedlings were transferred to continuous light when the 3rd true leaf was newly unfolding. (Masuda et al., 2002)⁶⁹⁾

下でもトウガラシの方がナスよりもCAT活性が高かった (Fig. 2). 一方、ニホンカボチャでは日長あるいは品種によるCAT活性の差異がほとんど認められなかった (Table 1). 高いCAT活性がトウガラシの連続光耐性に関わっていると考えられたが、ニホンカボチャの連続光耐性の品種間差におけるCATの関与については明らかでなかった。

ペルオキシダーゼ (POD) は H₂O₂ を H₂O と O₂ に分解すると同時に、分解物の O₂ で様々な有機物を酸化する。日長によらずナスはトウガラシよりも POD 活性が高く、連続光下のナスでは SOD 活性と同様に POD 活性が顕著に増大した。Barbat ら⁴⁾は連続光下のトマトは15時間日長下の個体と比較してリグニン含量が高まることを、Moura ら⁷¹⁾は様々なストレス条件下において POD 活性が増大してリグニン化が促進されることを報告しており、連続光下のナスにおける POD 活性の増大は株のリグニン化と関係しているかもしれない。

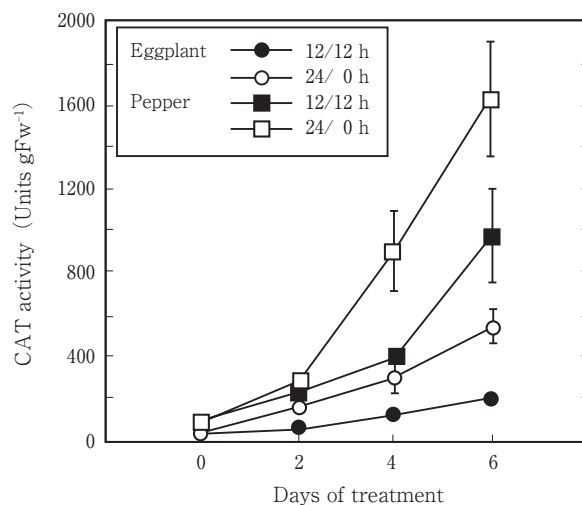


Fig. 2 Changes in CAT activity in leaves of eggplant and pepper seedlings grown with either 12 h light/12 h dark or 24 h light/0 h dark photoperiod treatment for six days. Vertical bars represent the SE of the mean of three replicate plants. Where absent, the SE bars fall within the dimensions of the symbol. (Murage and Masuda, 1997)⁷⁰⁾

その他、Procházková・Wilhelmová³¹⁾はインゲンマメの子葉は連続光下において16時間日長下よりも SOD 活性が急速に低下し、期間を通じて CAT 活性ならびにグルタチオンレダクターゼ (GR) 活性が低かったことを認め、連続光下における子葉の早期の老化には H₂O₂ 含量の増大が関係していると推察した。

4. 連続光下におけるエチレン生成

宇宙空間を想定した大気密閉型の人工気象室においてコムギ、ダイズ、レタス、ジャガイモおよびトマトを栽培し、生育期間中の室内エチレン濃度が植物の生育段階に応じた様々な変化を示すこと、高濃度になった場合にはエチレンの曝気試験で認められるような異常な草姿を示すことが報告されている⁷²⁾。ジャガイモの連続光耐性

品種 'Norland' の栽培試験では、栽培期間中に日長を12時間から連続光に変更すると、変更後24~48時間以内に室内エチレン濃度が80 ppb程度にまで急上昇し、再度日長を12時間に変更すると室内エチレン濃度が元の値まで低下することが認められている。エチレン生成速度も、連続光処理前は $0.4 \text{ nmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であったのに対し、連続光処理時は $6.2 \text{ nmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であり、15倍近く増加していた。

トマト 'Ailsa Craig' を23.5時間日長もしくは連続光下で栽培すると、8~16時間日長下と比較してエチレン放出量が同様に増加した^{17,37)}。エチレン生成に関わるACC酸化酵素のアンチセンス遺伝子を導入した組換え体 (pTOM13) では、同日長下でエチレン放出量は増加しなかった。

5. 連続光下における二次代謝の変化

生産物の高付加価値化という点で二次代謝産物の含有量の増減は重要な要素である。報告例をもとに以下若干の詳述を行った。なお定量された報告は存在しないが、観察としてアントシアニンの高蓄積もしばしば認められている。

1) 光合成量と関係した変化

(1) ロズマリン酸

バジルの機能性成分であるロズマリン酸含量は、白色蛍光灯と赤色蛍光灯の光質の差異、12時間日長と連続光の日長の差異ではなく日積算光合成有効光量子束密度の差異を反映し、同 $8.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 区における処理2週目の新展開葉のロズマリン酸含量は、 $4.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 区の約2倍であった⁷³⁾。青色蛍光灯の連続光下で栽培した場合は、処理1~2週目のロズマリン酸含量が白色および赤色蛍光灯区の約50%と低く光質の影響も存在する。

(2) グリコアルカロイド

ジャガイモの有害成分である総グリコアルカロイド (α -ソラニンと α -チャコニン) 含量は 200 mg kgFW^{-1} (約 1.0 mg gDW^{-1}) 未満であることが推奨されている。白色蛍光灯の連続光下で9~21週間栽培した個体の塊茎の総グリコアルカロイド含量は $0.34\sim 0.41 \text{ mg gDW}^{-1}$ であり、12時間日長下の栽培と比較して1.1~1.2倍高かった⁷⁴⁾。連続光下において、光強度を $400 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ から $800 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ に高めると1.1~1.2倍、 CO_2 濃度を350 ppmから1,000 ppmに高めると1.2~1.4倍、それぞれ総グリコアルカロイド含量が増加したことから、いずれの条件においても光合成が促進された結果グリコアルカロイド生成も増大していると推察された。12~24°Cの温度で栽培すると、総グリコアルカロイド含量が16°Cで最も低くなる一方、20°C以上では 0.7 mg gDW^{-1} 程度に高まるため含量に注意を要すると指摘されている。

栽培中に使用する光源によって、塊茎のグリコアルカロイド含量が変化する可能性がある。収穫後の塊茎を光

強度 $250 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ の連続光下に13~15日間おくと、総グリコアルカロイド含量は経時的に増加するとともに、 α -ソラニンの割合が増加して α -チャコニンの割合が減少する傾向にあった^{75,76,77)}。このとき、白色蛍光灯や高圧ナトリウムランプを光源とした場合と比較して、高圧水銀ランプの場合は総グリコアルカロイド含量の経時的な増加量、 α -ソラニンと α -チャコニンの比率の変化は少なく、高圧水銀ランプの光には紫外域ならびに赤外域の波長が少ないことに起因すると推察された。またグリコアルカロイドの蓄積は葉緑素の蓄積と高い正の相関関係にあった⁷⁶⁾。

2) 日長と関係した変化

(1) カロテノイド

ケールを6時間以上の日長下で栽培すると、新鮮重あたりのルテインならびに β -カロテン含量は日長が長くなるほど増加して、連続光下で最大となった⁷⁸⁾。しかしながら、乾物重あたりの含量はいずれも連続光下で最低となり、6時間日長下よりも低い値となった。インゲンマメでは子葉の β -カロテン含量が16時間日長下よりも5日早く最大値に達し、光障害に対する防御反応であるとされた³¹⁾。セコイア、ナンキョクブナおよびヌマスギにおいても連続光条件終期に葉の総カロテノイド含量に対する β -カロテン含量の比率が増大し、過剰光による活性酸素種の蓄積に対する防御反応であることが示唆されている²⁶⁾。そのほか蛍光灯の連続光下で生産したピーマン果実の γ -カロテン含量は、自然光下のハウス栽培で生産した果実の約2倍に高まっていた⁷⁹⁾。連続光下と20時間日長下では同含量に差はなかった。

(2) ベタシアニン

ベタシアニンが有する抗酸化活性等の機能性や赤色の外観品質に着目して、アマランサス赤葉種が2008年に「仙寿菜」として商標登録され、岐阜県美濃市を中心に生産が始まっている⁸⁰⁾。アマランサス赤葉種は、同緑葉種、フダンソウ、テーブルビートならびにホウレンソウと比較して葉身もしくは全葉のベタシアニン含量が高い。これら5種の葉菜を6時間以上の日長下で栽培すると、ベタシアニン含量が低いアマランサス緑葉種では日長による差が少なかったが、その他4種においては12時間日長下で含量が最大となり、それ以上の日長下では日長が長いほど低下して、最低となった連続光下では12時間日長下の約50%に低下した⁸¹⁾。Iwamotoら⁸²⁾は、16時間日長下ではアマランサスの栄養生長が促進される一方でベタシアニン含有する赤い葉が展開せず、16時間よりも日長が短いほど栄養生長量は減少するものの赤い葉の出現率ならびに出現速度が増大することを報告しており、連続光下でベタシアニン含量が低下したのは、光合成量よりも日長の効果が大きいと考えられる。

(3) テルペン

フランスカイガンショウの精油 (テルペン) は吸水種

子に微量 ($1.2 \mu\text{l } 100 \text{ gDW}^{-1}$) で存在し、吸水種子を播種すると光条件によらず発芽後含量が急速に増加した⁸³⁾。播種後25日目の実生の総テルペン含量は0日目(吸水種子)の含量と比較して、暗黒下では30倍、14時間日長下では60倍に増加していたのに対し、連続光下では220倍にまで増加していた。播種時のテルペン組成は85%が α -ピネン、15%が β -ピネンであり、光条件によらず経時的に α -ピネンの割合が減少、 β -ピネンの割合が増加していくとともに、発芽後はサビネン、 Δ^3 -カレン、リモネンも生成されるようになった。連続光下においては、暗黒下、14時間日長下では生成されていなかった β -フェランドレン、テルピノレンが播種後20日目には生成されており、テルペン生産が促進されているものと考えられる。

植物の葉から大気中に放出されるテルペン量は炭素量として無視できず、テルペンの放出は生態学的にも重要な役割をもつことが明らかにされつつある。屋外型人工気象室の補光による連続光下でセコイア、ナンキョクブナ、イチヨウ、メタセコイアおよびヌマスギを栽培すると、メタセコイア以外の4種では総モノテルペノイド放出速度が増加した²⁶⁾。モノテルペノイドの主要成分であった α -ピネン放出量と光化学系IIの実効量子収率 (Φ_{PSII}) の間に高い正の相関 ($r^2=0.95$) が認められたことから、 α -ピネンが光保護に関わっていると示唆された。

(4) サイコサポニン

薬用植物ミシマサイコの有用成分であるサポニン(サイコサポニン a, c および d) の全葉中含量は、日長が長いほど高くなる傾向にあり、連続光下では20時間日長下の1.2倍となった⁸⁴⁾。葉柄は葉身よりもサポニン含量が低く、日長が長いほど全葉乾物重に占める葉身乾物重の比率が増加したことが、全葉中サポニン含量の増加に関係していた。

(5) ハッカ精油

ニホンハッカの葉の精油成分であるメントン含量は、光強度が $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の場合は日長が長いほど高く、連続光下で最大となる傾向にあったが、 $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の場合は16時間日長下で最大となった⁸⁵⁾。メントール含量は光強度 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ および $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のいずれにおいても16時間日長下で最大となる傾向にあり、概してメントンおよびメントール含量には、光強度や日積算光合成有効光量子束密度よりも日長が及ぼす影響が大きかった。

3) 連続光下における特異的な変化

(1) フェニルプロパノイド

アサガオ 'ムラサキ' は短日植物であるにもかかわらず、 30 W m^{-2} ($15,000 \text{ lx}$) よりも高い光強度の連続光下で12日間以上育成すると花成誘導され、照射期間が長いほど、あるいは光強度が高いほど花芽数が増加した⁸⁶⁾。

さらには花芽数の増加と比例して子葉中のクロロゲン酸、ピノレジノール- β -グルコシドならびに

-クマロイルキナ酸含量が増加した。これらのフェニルプロパノイドの増加は子葉のフェニルアラニンアンモニアリアーゼ (PAL) 活性の増加に起因すると示唆されており⁸⁷⁾、PAL 阻害剤によって花成誘導が阻害され、子葉のフェニルプロパノイド含量も低下した。その後、アサガオで認められるような非光周性の「ストレス応答花成」には PAL の反応生成物である桂皮酸からクロロゲン酸への代謝経路ではなく桂皮酸からサリチル酸への代謝経路が関与し、クロロゲン酸はストレス条件下で生成される活性酸素種を除去する抗酸化物質として生成されうると報告されている⁸⁸⁾。貧栄養あるいは低温をストレスとした「ストレス応答花成」は16時間日長下でも誘導される^{88,89)}ため連続光に特異的な反応ではない。しかしながら光強度が 30 W m^{-2} 程度の16時間日長下において強光ストレスによる「ストレス応答花成」が誘導されるとは考えにくく、Shinozaki ら⁸⁶⁾および Hirai ら⁸⁷⁾の認めた 30 W m^{-2} 以上の光強度下で子葉のフェニルプロパノイド含量が増加する反応は連続光に特異的である可能性はある。

(2) カプサイシン

自然条件下で栽培したシシトウは通例辛味を呈さないが、人工気象室内で白色蛍光灯を光源として栽培すると辛味を呈する果実が高頻度で発生した⁹⁰⁾。カプサイシン含量が辛味閾値の 0.5 mg gDW^{-1} 、またその10倍に相当する 5 mg gDW^{-1} 以上の胎座をもつ果実の割合が、18時間日長下で栽培した場合にそれぞれ60%、20%だったのに対して、連続光下ではそれぞれ90%、60%となり、連続光下で生産された果実は辛味発現程度が著しく増大していた。Iwai ら^{91,92)}は、シシトウの収穫果実を4~10日間連続光下におくと果皮が赤色化するとともに、胎座のカプサイシノイド(カプサイシンを含む)含量が増加すること、カプサイシノイドの前駆体を供与することでカプサイシノイド含量の増加と果実の辛味発現が早まること、同前駆体を供与しても暗黒下ではカプサイシノイドが検出されなかったことを報告しており、暗期を欠如していることが連続光下で栽培した個体の果実(胎座)における顕著なカプサイシン蓄積と関係している可能性がある。ビニルハウス内で微光 ($20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) の補光により連続光とした場合も果実のカプサイシン含量は高まったが、上述の果実ほどにはカプサイシン含量が増加することはなく、光強度、光質、温度、 CO_2 濃度ならびに栽培方法の差異も関係していると考えられる。

ピーマン、シシトウともに連続光下で旺盛に生育するが、ピーマンは連続光下で栽培しても果実は辛くならない。これは辛味発現を支配する優性遺伝子 *Pun1* において、ピーマンが劣性ホモ (*pun1/pun1*) であり、カプサイシンを生合成しない⁹³⁾ことに起因すると考えられる。したがって *pun1/pun1* 型のシシトウを育種すれば、連

続光下で栽培してもカプサイシンを蓄積しないと予想される。

(3) セサミン

ゴマの機能性成分であるセサミンは種子に蓄積するが、近年葉にも存在することが明らかとなった⁹⁴。種子のセサミン含量が高い‘ごまぞう’の葉は、種子のセサミン含量が低い‘金ゴマ’の葉よりもセサミン含量が高かったことから、葉のセサミン含量と種子のセサミン含量には相関があることが示唆された。葉のセサミン生成遺伝子 *CYP81Q1* の発現量も同様の品種間差を示したことから、葉の *CYP81Q1* 発現量が葉のセサミン含量に影響を与える重要な要因の1つであると考えられた。Hataら⁹⁵はさらに、12時間以上の日長下で‘ごまぞう’を4週間栽培すると、連続光下で葉のセサミン含量が著しく増大し、12~20時間日長下の30倍以上となることを見出した。葉のセサミン含量と同様に葉の *CYP81Q1* 発現量も連続光下で特異的に増大したことから、連続光下におけるセサミンの蓄積には *CYP81Q1* 発現量の増大が関係していると考えられた。12~20時間日長下では日長間のセサミン含量ならびに *CYP81Q1* 発現量の差が少なかったことから、日積算光合成有効光量子束密度の増大ではなく暗期の欠如が連続光下におけるセサミン蓄積に大きく影響していることが示唆される。

6. 連続光障害の発生要因

最後に連続光障害の発生要因について論述する。前報において連続光下におけるクロロシスやネクロシスの発生をすべて連続光障害と表現して同一視するのではなく、発生様式で新葉障害、下位葉老化と区別することを提案した³。しかしながら後述のように、外観上同一の発生様式であったとしても、クロロシスやネクロシスの発生要因は植物種によって異なる可能性がある。

1) デンプン蓄積

高CO₂濃度下で発症する葉のクロロシス、ネクロシスならびに葉巻は葉のデンプン含量の増大と相関があるとされ (Peñuelasら⁹⁶ 参照)、バジルの葉ではクロロシスの部位では健全部位に比べて局所的にデンプン含量が高いことが報告されている⁹⁷。Hennesseyら³²は連続光処理4日間でインゲンマメの葉のデンプン含量が約2,800倍に増大したことから葉緑体の構造に障害を引き起こすかもしれないと述べており、デンプン蓄積は連続光障害の要因となりうる。またトウガラシにおいて光強度が高い場合もしくはCO₂濃度が高い場合に認められた軽度の葉脈間クロロシスは、デンプンの異常集積に起因する可能性が議論されている^{69,98}。

一方で連続光障害 (新葉障害) を発症しているトマト^{17,37}ならびにジャガイモ^{14,22,37,39}では葉のデンプン含量が低下することが認められている。キュウリにおいても障害を発症した連続光下の方が18時間日長下よりも地

上部のデンプン含量が低かった⁴⁰。Murageら⁵はナスの新葉で連続光障害の発症前にデンプン含量が4倍近く増大したものの、発症後は含量が低下傾向にあることを認め、Murageら³⁸は障害発症後に12時間日長区と同等のデンプン含量であったのは、光合成量の低下と貯蔵デンプンの消費に起因すると推察している。したがって、連続光障害発症前のデンプン含量の急速な増加は障害の発生と関係するが、障害発症後は障害部位にデンプンを蓄積しているわけではないと考えられる。24時間周期でCO₂濃度を12時間は大気濃度、12時間は0とする条件⁵もしくは変温条件³⁸で育成するとナスは連続光障害を発症せず、この場合に葉のデンプン含量が低かったことは、障害発症前のデンプン含量の増加抑制を反映しているかもしれない。

2) 光阻害・活性酸素種

先述の通り、強光下もしくは光合成活性の低下や葉緑体へのCO₂供給量の低下を伴う環境ストレス下では強光に限らず葉内の光エネルギーが過剰となり光合成の光阻害が生じる。連続光下で光合成速度が低下している場合は、光阻害を発生しているか、あるいは発生しやすい状態にあると考えられる。さらに光阻害の発生には活性酸素種の生成が密接に関わっている。したがって、連続光障害の発症の過程で、活性酸素種の生成が認められるだけでなく、光阻害が認められる場合あるいは光合成速度の低下が認められる場合についても、障害の発生要因は活性酸素種に帰着する可能性がある。ただしサンカオウトウでは光阻害が認められたものの障害発生には至っておらず^{9,10}、光阻害が必ずしも障害発生に直結するわけではない。

ニホンカボチャ (Table 1)⁶⁷ならびにオオムギ⁶⁸では連続光障害を発症した品種において活性酸素種の生成が最大となり、連続光下における活性酸素種の生成量が連続光耐性における品種間差を規定していると示唆される。連続光障害を発症したナスでは、耐性のトウガラシよりもSOD活性が増加し、活性酸素種消去系の容量を上回る活性酸素種生成量となっていたと考えられる (Fig. 1)^{69,70}。キュウリにおいても連続光下で光阻害が認められており²⁸、連続光障害の発症⁴⁰における活性酸素種の関与が推察される。ジャガイモでは、連続光下の純光合成速度が耐性品種で変化しなかったのに対し、非耐性品種では障害発症後低下することが報告されている^{14,22}ことから、活性酸素種が関与しているかもしれない。連続光下におけるリンゴの葉のクロロシス (bleaching)⁷、ヌマスギ、アメリカカラマツの針葉の葉緑素濃度低下²⁴についても、それぞれ光合成速度の低下を伴っていたことから、活性酸素種が関与している可能性がある。

Doraisら¹⁵はトマトが連続光下で障害を発症し、光合成速度も低下することから、「In the absence of sufficient carbon metabolism, utilization of excess light is inad-

quate while interception of incoming light continues unabated, and this continued illumination may lead to photoinhibition」と予想した。しかしながら、光阻害により最初に阻害される光化学系IIの電子伝達活性が、連続光下と18時間以下の日長下とで差がなかったことから、連続光下における光合成速度の低下は光阻害に起因しないと結論付けている。また障害を発症しなかった組換え体 pTOM13 においても23.5時間日長下で光合成速度が低下することが報告されている¹⁷⁾。これらの結果に鑑みれば、トマトの新葉障害発生における活性酸素種の関与は少ないかもしれない。光阻害に活性酸素種が関与しているという点で、Murage・Masuda⁷⁰⁾は「Dorais et al. (1995) reported that in these situations, photosynthetic efficiency is reduced as interception of the incoming light continues unabated. It is therefore possible that a direct leakage of electrons to molecular oxygen occurs, enhancing the generation of reactive oxygen species (ROS, Fig. 3 言及)」と記載し、その後 Pettersen ら²⁸⁾、Sysoeva ら⁹⁹⁾が同文章をそのまま引用しているが、Dorais ら¹⁵⁾の試験結果は、連続光下における光合成効率の低下が予想に反して光化学系IIの光阻害によるものではなかったという点に留意する必要がある。

3) エチレン

Cushman・Tibbitts³⁷⁾は、エチレンが連続光との相互作用により連続光障害の進展に重要な役割をもつとしている。ジャガイモの非耐性品種 'Kennebec' および 'Superior' を連続光下で栽培すると葉のネクロシス斑点が増加したが、チオ硫酸銀錯塩 (STS) を葉面散布するとネクロシス斑点は増加しなかった。さらには耐性品種 'Denali' にエセフォンの葉面散布もしくはエチレンの曝気を行うと、葉にクロロシス、ネクロシスの発生が誘導され、エセフォンの濃度が高いほど、またエセフォン散布よりもエチレン曝気で障害はより激しくなった。トマトの場合は、'Ailsa Craig' では連続光下で葉脈間クロロシスを発症し、エチレン放出量の増大が認められたが、pTOM13 では連続光下でエチレン放出量は増加せず、クロロシスの発症は緩和された。Jensen・Veierskov¹⁷⁾も同様に23.5時間日長下において、pTOM13 ではエチレン放出量は増加せず、葉緑素濃度が低下しなかったことを報告している。したがって、連続光障害の発症によりエチレンが生成されているのではなく、エチレンの生成により障害発症が促進されていると考えられる。

エチレン誘導性の障害は水田除草剤キククロラック誘導性の障害 (新葉クロロシスならびにネクロシス) と類似点が多い。すなわちキククロラック散布による新展開葉のクロロシスは明条件では発生するが暗条件では発生せず、クロロシスの発現は同じく明条件においてのみ認められるエチレン生成の増大と相関がある¹⁰⁰⁾。

Grossmann¹⁰¹⁾は1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸 (ACC) からエチレンへの代謝の際に生成される青酸塩 (シアン化物) がキククロラックにより生じるクロロシスの要因であるとした。キククロラック感受性植物では、キククロラック処理により ACC 合成酵素活性が増大して青酸塩の生成量が増大するとともに、耐性植物と比較して青酸塩を代謝し無害化する β -シアノアラニン合成酵素活性が低いいため、青酸塩が蓄積して障害、枯死に至るとされる¹⁰²⁾。一方、Sunohara・Matsumoto¹⁰³⁾はキククロラック処理により生じるクロロシスには活性酸素種の発生も寄与するとし、イネがキククロラック耐性であるのは感受性植物よりも活性酸素種の除去に関与する SOD, CAT, APX ならびに GR 活性がいずれも高いことが関係することを報告した。また Grossmann ら¹⁰⁴⁾はキククロラック投与により葉の H_2O_2 ならびに ABA 含量の増大を認め、生産誘導されたエチレンにより ABA が蓄積して気孔が閉孔する結果、光合成活性が低下し、活性酸素種が増大して障害に至ると考察している。

キククロラック散布により認められる現象は、内生エチレン生成量の増加に伴う連続光障害 (新葉障害) 発生機構を説明しうるものである。しかしながら、外生エチレンによっても連続光障害が誘導された点³⁷⁾や、ジャガイモの耐性品種 'Norland' においても連続光下でエチレン生成量が増大した結果⁷²⁾は、連続光障害の発症におけるエチレンの関与という点でなお疑問を呈している。

4) 概日リズム

1日24時間周期の半分が明期、半分が暗期の12時間日長下ではトマトは正常に生育するが、8, 12, 48ならびに72時間周期で半分を明期、半分を暗期とした条件下では異常な生育となり、その様相が連続光下の植物体に酷似していた^{105, 106, 107)}。さらに生育異常を呈する特異な日周条件下で前処理を行うと、連続光下に移した際に連続光障害を早期に発症したことは、特異な日周条件下ではトマトの連続光障害の感受性が増大していたことを示す¹⁰⁶⁾。またインゲンマメ^{32, 42)}ならびにコダカラベンケイソウ^{43, 44, 45, 46, 47)}において、連続光下では光合成速度や気孔開度の概日リズムを喪失することも報告されている。これらのことから、特異な日周条件下と連続光下において共通する概日リズムの喪失が連続光障害の発症と関係していることが示唆される。特異な日周条件下では十分な暗期が与えられていることから、光阻害が生じているとは考えにくい。Dodd ら¹⁰⁸⁾はシロイヌナズナの概日リズムが24時間の野生株と20.7時間ならびに27.1~32.5時間となった変異体を用いた試験を行い、連続光あるいは連続光に近い長日下におけるクロロシスの発症は葉緑体生成に関わる遺伝子転写量の概日リズムが乱されることが原因ではないかと考察している。

温度や湿度に日変化を与えると連続光障害が抑制もしくは緩和されることが知られている^{1, 2, 3)}。変温条件の連

連続光下で育成したインゲンマメにおいて気孔開度の概日リズムが失われていなかった事実³²⁾は、温度や湿度の日変化による連続光障害の抑制もしくは緩和は、連続光下における概日リズムの維持と関係する可能性を提示する。ナスにおいて24時間周期でCO₂濃度を12時間は大気濃度、12時間は0とする条件の連続光下では障害が抑制されることが認められている⁵⁾が、これも概日リズムの維持と関係している可能性もある。

5) Velez-Ramirez らの仮説

最近になって、連続光障害の誘発概念を示した総説が掲載された¹⁰⁹⁾ので紹介しておきたい (Fig. 3)。連続光下において、植物は光合成の連続的なエネルギー供給(エネルギー要素)と光受容体に対する連続的なシグナル伝達(シグナル伝達要素)を受け、両要素が障害誘発、すなわち光酸化障害、早期老化および、または光合成下方制御(フィードバック障害)に影響する。光合成の連続的なエネルギー供給の結果である葉の炭水化物過剰蓄積は、老化および、または光合成下方制御を引き起こす。さらには炭水化物過剰蓄積により電子受容体が過還元となり、電子伝達系からO₂に電子供与されて活性酸素種が発生する。活性酸素種は光合成関連遺伝子の下方制御、葉の老化で発生する細胞死(プログラム細胞死)および、または酸化障害を引き起こす。概日時計は炭水化物代謝ならびに活性酸素種消去遺伝子に影響するが、光受容体に対する連続的なシグナル伝達は概日時計を同調させない(概日リズムを混乱させる)。一方、温度周期(変温)は概日時計を同調させ、連続光誘発障害を抑制しうる。

連続光のシグナル伝達要素はこれまであまり議論されてこなかった重要な概念であると考えられる。

上記仮説モデルは、著者らの論旨とも概ね符合するものである。ただし、光合成速度の低下は連続光障害を発症していない植物でも認められることから、光合成下方制御は必ずしも障害として位置づけるべきものではなく、むしろ光障害を伴う場合に活性酸素種の生成量を増大させる障害誘発要因とみるべきであろう。なお Velez-Ramirez ら¹⁰⁹⁾も指摘しているように、連続光障害の発生機構については未だ未解明の部分が多く仮説の域を出ない。障害発生機構解明においては、より近縁な耐性および感受性遺伝子型の反応比較、耐性あるいは感受性の組換え体もしくは変異体の創出ならびに野生株との反応比較、連続光下と他日長下の反応比較、連続光障害促進条件と緩和条件での反応比較を軸に、従来の個々の解析に加えて、オミクス解析すなわち DNA 塩基配列の網羅的解析(ゲノミクス)、転写産物の網羅的解析(トランスクリプトミクス)、タンパク質の網羅的解析(プロテオミクス)ならびに代謝物の網羅的解析(メタボロミクス)を行うことが有効となる。

6) トウガラシの連続光耐性仮説

梶田らの一連の研究により、トウガラシが高い連続光耐性を有する植物であることが明らかとなったことをこれまでに述べてきた(第1報¹⁾参照)。耐性要因について光障害と連続光障害との相同性ならびに活性酸素種発生の見地から研究が行われたことは既述のとおりであるが、梶田らの未発表データを含めて、最後にトウガラシ

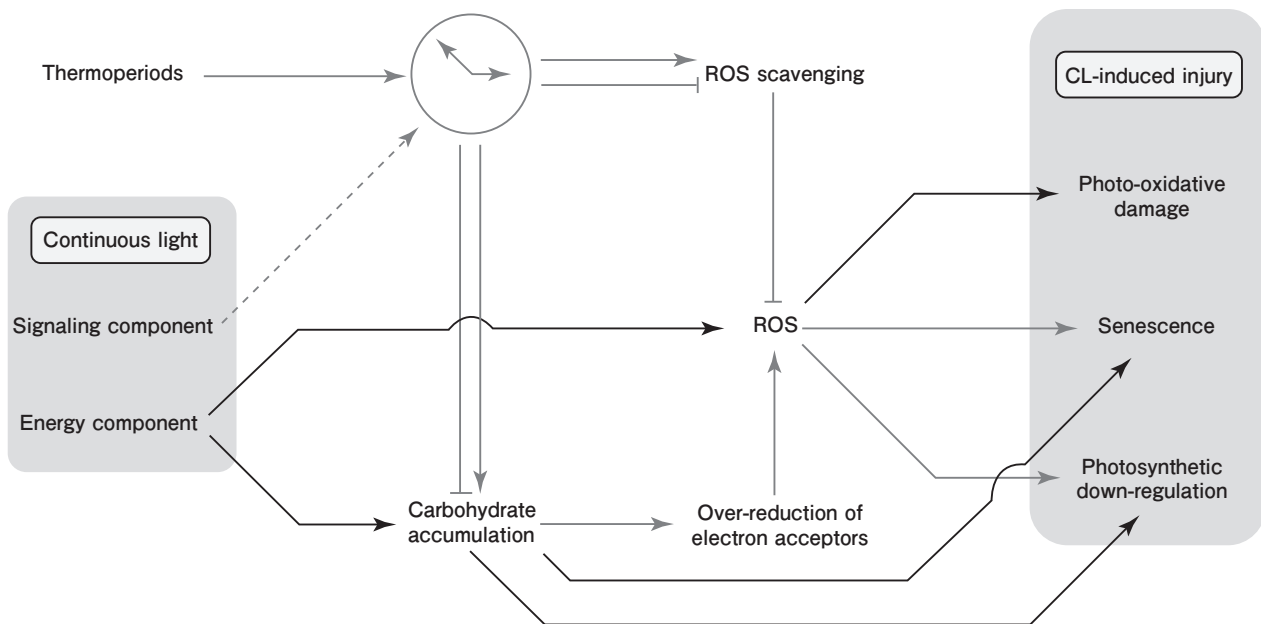


Fig. 3 Hypothesis showing potential mechanism of CL-induced injury. Dark arrows depict previous suggested links between CL and CL-induced injury; light arrows show the new links proposed. (Velez-Ramirez et al., 2011)¹⁰⁹⁾

の連続光耐性について再考し仮説を提示したい。

ナスとトウガラシの比較試験において、 O_2^- を H_2O_2 に代謝するSOD活性が連続光下のナスにおいてのみ増大することが1997年に示された⁷⁰⁾。ナスにおけるSOD活性の増大と連続光障害発生の相関から、ナスにおいては消去量を上回る量で活性酸素種が発生して障害に至り、障害を発症していないトウガラシにおいては活性酸素種の生成量が増大しておらず、SOD活性を増大させる必要性がないことが推察される。その後、同様の試験を行った結果、やはりSOD活性の増大と連続光障害の発生に相関があることが再確認されたが、同時に連続光下における葉の H_2O_2 含量はナスと比較してトウガラシのほうが4倍以上高いことが明らかとなった (Fig. 4)。すなわち、トウガラシは活性酸素種の生成量が高いにもかかわらず、連続光障害を発症していないというパラドックスが生じる。

光合成細胞の主要な H_2O_2 生成部位を Fig. 5 に示す。光呼吸は余剰の光エネルギーを消去する役割があることが知られている⁵⁴⁾が、光呼吸の際にペルオキシソームではグリコール酸を前駆体として H_2O_2 が生成されてい

る¹¹⁰⁾。ペルオキシソームではCAT活性が高く、発生した H_2O_2 を H_2O に代謝して無害化している。意外なことに、葉で生成される H_2O_2 の70%は光呼吸に由来することが報告されており、光強度が高いほど H_2O_2 生成速度は増大する (Fig. 6)¹¹¹⁾。強光下では吸収された光エネルギーが過剰になりやすく、この余剰エネルギーを消去する際に H_2O_2 生成速度も大となるといえる。 H_2O_2 生成速度が増大すれば、 H_2O_2 を無害化するためにCAT活性も増大させる必要があると考えられ、光呼吸速度とCAT活性に正の相関があるとする報告¹¹²⁾が理解できる。

上記の報告に基づいて再考すると、連続光下のトウガラシにおいて葉の H_2O_2 含量が増大したのは、光呼吸速度の増大を意味している可能性が高い。葉の H_2O_2 含量の差異はCAT活性の差異と見事に一致し、植物種に関係なく連続光下では12時間日長下よりも H_2O_2 含量ならびにCAT活性が高く、日長に関係なくトウガラシはナスよりも H_2O_2 含量ならびにCAT活性が高い (Fig. 2, 4)。すなわち、連続光下においては、余剰の光エネルギーを消去するために12時間日長下よりも光呼吸速度が増大するとともに、トウガラシはナスよりも光呼吸速度が高く余剰光エネルギーを光呼吸によって消去する能力が高いことが推察される。言い換えれば、ナスとトウガラシの連続光耐性の種間差を規定するものは、葉緑体における活性酸素種の消去能力ではなく光呼吸による余剰光エネルギーの消去能力であるという仮説が提唱できる。

以上を総合すると、トウガラシは光呼吸による光エネルギーの消去能力が高く、連続光下においても葉緑体に余剰の光エネルギーが存在せず、光障害の発生に伴って葉緑体で O_2^- 発生量が増加することがないために、 O_2^- を無害化するSOD活性を増大させる必要がなく、SOD活性は12時間日長下と同様の値を示し、光障害 (連続光障害) も発生しないと考えられる。一方で、ナスは連続光下において光呼吸速度が増大するもののトウガラシに比べるとその速度は低く、光呼吸によって消去されない余剰の光エネルギーが葉緑体中存在するために、光障害の発生に伴って葉緑体で O_2^- 発生量が増加し、それを消去するためにSOD活性を増大させるものの、SOD活性を増大させても処理しきれない量で O_2^- が発生するため光障害 (連続光障害) の発生に至っているのではないかと考えられる。

連続光障害と光障害との相同性を検討するうえで葉全体の H_2O_2 含量を測定した結果の解釈においては、葉緑体とペルオキシソームでそれぞれに H_2O_2 が生成されることを前提に、障害発生の有無とCAT活性およびSOD活性の傾向を注視する必要があることも提唱しておきたい。ニホンカボチャの連続光耐性の品種間差を調査した試験においては、CAT活性に処理区の差異が少なく、障害を発症した連続光下の‘バターナッツ’においてのみSOD活性の特異的な増加と、 H_2O_2 含量の増大

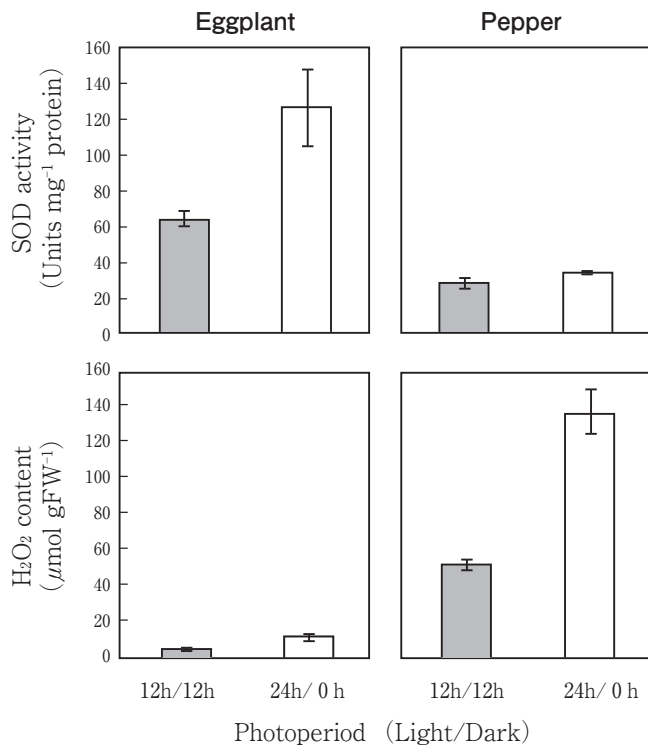


Fig. 4 SOD activities and H_2O_2 contents in eggplant and pepper leaves newly expanded under continuous light and daily 12 h photoperiod at $120 \mu mol m^{-2} s^{-1}$. Vertical bars represent SE. The 3rd leaves, in which eggplants under continuous light had already developed leaf chlorosis, were analyzed 5 days after transferring plants at 2nd leaf stage to each light condition. (Masuda, unpublished)

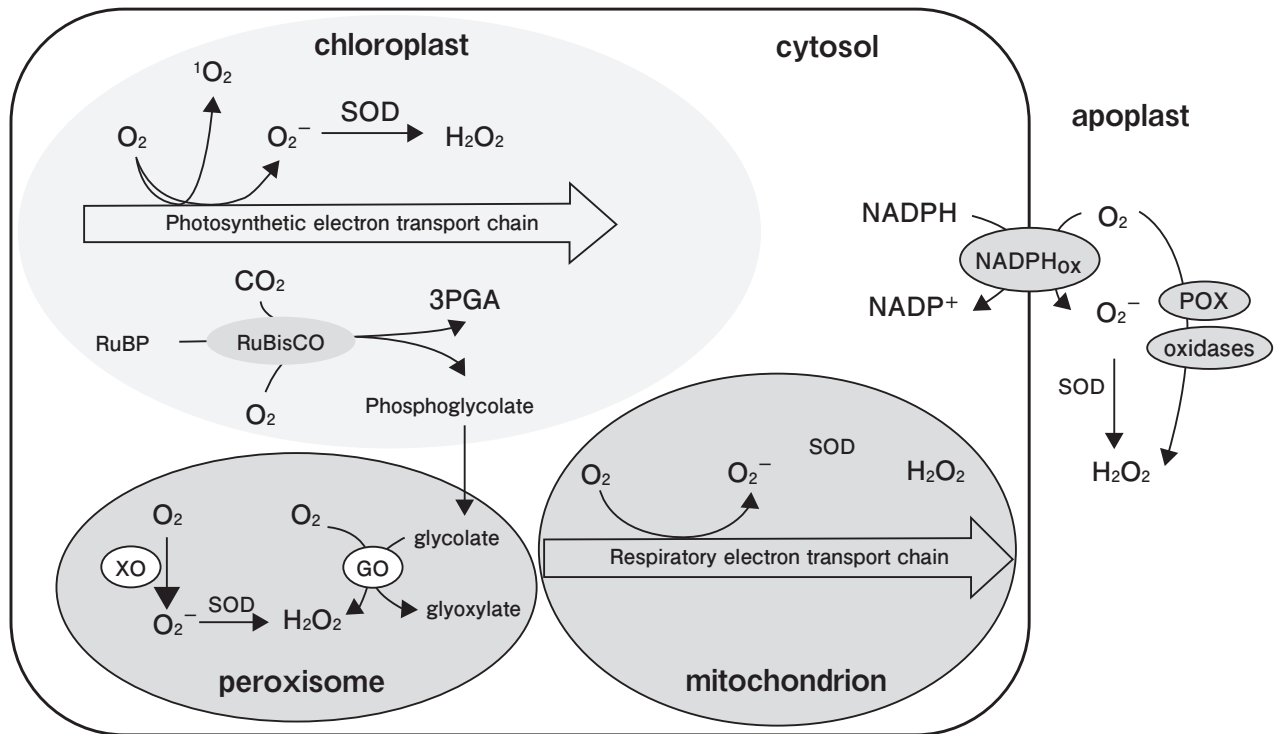


Fig. 5 Major sites of H_2O_2 production in photosynthetic cells. GO, glycolate oxidase. 3PGA, 3-phosphoglycerate. POX, peroxidase. RuBisCO, ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. RuBP, ribulose 1,5-bisphosphate. SOD, superoxide dismutase. XO, xanthine oxidase. (Mhamdi et al., 2010)¹¹⁰⁾

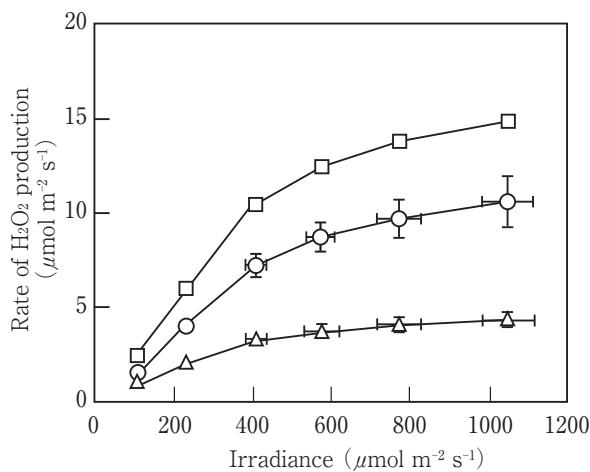


Fig. 6 Effect of irradiance on modeled rates of H_2O_2 production in photorespiration and following superoxide production in PSI. Triangles, H_2O_2 production in the Mehler reaction; circles, H_2O_2 production in photorespiration; squares, total H_2O_2 production. (Noctor et al., 2002)¹¹¹⁾

が認められる (Table 1)⁶⁷⁾. このことから葉緑体における活性酸素種の増大が障害発生と葉全体の H_2O_2 含量の増加に大きく影響することが示唆される。

おわりに

以上、連続光下における植物の生理学的変化ならびに障害誘発の概念について概説した。暗期の欠如や概日リズムの喪失により生じると考えられる生理学的変化は、障害の誘発要因となるだけでなく、糖類の蓄積や二次代謝産物含有量の増加といった閉鎖型植物工場における生産物の高糖度化や高付加価値化を図るうえで有効な反応として積極的に活用することが期待される。連続光障害の発生機構については未だ未解明の部分が多く、本総説が機構解明研究の契機となれば幸いである。

引用文献

- 畑 直樹・榊田正治・小林昭雄・村中俊哉・岡澤敦司・村上賢治：閉鎖型植物工場における連続光の利用 (第1報) 連続光下におけるナス科・ウリ科作物の生育様相ならびに障害発生. 植物環境工学, **23**, 93-100 (2011)
- 畑 直樹・榊田正治・小林昭雄・村中俊哉・岡澤敦司・村上賢治：閉鎖型植物工場における連続光の利用 (第2報) 連続光下におけるキク科・その他作物の生育様相ならびに障害発生. 植物環境工学, **23**, 127-136 (2011)
- 畑 直樹・榊田正治・小林昭雄・村中俊哉・岡澤敦司・村上賢治：閉鎖型植物工場における連続光の利用 (第3報) 連続光障害の緩和要因と耐性の相対評価. 植物環境工学, **23**, 137-143 (2011)
- Barbat, I., E. Pop and O. Henegariu : Influence of continu-

- ous light on the tomato. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj.*, **3**, 149-151 (1967)
- 5) Murage, E. N., N. Watashiro and M. Masuda : Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in relation to continuous light and carbon dioxide. *Sci. Hortic.*, **67**, 27-37 (1996)
 - 6) Sawada, S., T. Hayakawa, K. Fukushi and M. Kasai : Influence of carbohydrates on photosynthesis in single, rooted soybean leaves used as a source-sink model. *Plant Cell Physiol.*, **27**, 591-600 (1986)
 - 7) Böhning, R. H. : Time course of photosynthesis in apple leaves exposed to continuous illumination. *Plant Physiol.*, **24**, 222-240 (1949)
 - 8) 成 鈺厚・荒川 修・澤田信一：リンゴ幼樹における連続明期処理によるシンク・リミット状態での光合成速度低下の機構. 園学研, **3**, 393-398 (2004)
 - 9) Layne, D. R. and J. A. Flore : Physiological responses of *Prunus cerasus* to whole-plant source manipulation. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, water relations and carbohydrate concentrations. *Physiol. Plant.*, **88**, 44-51 (1993)
 - 10) Layne, D. R. and J. A. Flore : End-product inhibition of photosynthesis in *Prunus cerasus* L. in response to whole-plant source-sink manipulation. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **120**, 583-599 (1995)
 - 11) 池田 彰・中山繁樹・北宅善昭・矢吹萬寿：植物工場における物質生産の基礎的研究(1)サラダナの光合成と日長, 光強度および CO₂ 濃度の関係. 生物環境調節, **26**, 107-112 (1988)
 - 12) 池田 彰・中山繁樹・北宅善昭・矢吹萬寿：植物工場における物質生産の基礎的研究(2)コカブの光合成と日長, 光強度および CO₂ 濃度の関係. 生物環境調節, **26**, 113-117 (1988)
 - 13) 梶田正治・中地弘邦・村上賢治・吉田裕一：光質の異なる蛍光灯連続照明下でのピーマンの生育と乾物生産. 植物工場学会誌, **16**, 131-136 (2004)
 - 14) Cushman, K. E., T. W. Tibbitts, T. D. Sharkey and R. R. Wise : Constant-light injury of potato : Temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **120**, 1032-1040 (1995)
 - 15) Dorais, M., R. Carpentier, S. Yelle and A. Gosselin : Adaptability of tomato and pepper leaves to changes in photoperiod : Effects on the composition and function of the thylakoid membrane. *Physiol. Plant.*, **94**, 692-700 (1995)
 - 16) Dorais, M., S. Yelle and A. Gosselin : Influence of extended photoperiod on photosynthate partitioning and export in tomato and pepper plants. *N. Z. J. Crop Hortic. Sci.*, **24**, 29-37 (1996)
 - 17) Jensen, E. B. and B. Veierskov : Interaction between photoperiod, photosynthesis and ethylene formation in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Ailsa Craig and ACC-oxidase antisense pTOM13). *Physiol. Plant.*, **103**, 363-368 (1998)
 - 18) Kasai M. : Effect of growing soybean plants under continuous light on leaf photosynthetic rate and other characteristics concerning biomass production. *J. Agron.*, **7**, 156-162 (2008)
 - 19) Rowell, T., D. G. Mortley, P. A. Loretan, C. K. Bonsi and W. A. Hill : Continuous daily light period and temperature influence peanut yield in nutrient film technique. *Crop Sci.*, **39**, 1111-1114 (1999)
 - 20) Stutte, G. W., N. C. Yorio and R. M. Wheeler : Interacting effects of photoperiod and photosynthetic photon flux on net carbon assimilation and starch accumulation in potato leaves. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **121**, 264-268 (1996)
 - 21) Wheeler, R. M. and T. W. Tibbitts : Utilization of potatoes for life support systems in space. IV. Effect of CO₂ enrichment. *Amer. Potato J.*, **66**, 25-34 (1989)
 - 22) Cao, W. and T. W. Tibbitts : Physiological responses in potato plants under continuous irradiation. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **116**, 525-527 (1991)
 - 23) Beerling, D. J. and C. P. Osborne : Physiological ecology of Mesozoic polar forests in a high CO₂ environment. *Ann. Bot.*, **89**, 329-339 (2002)
 - 24) Equiza, M. A., M. E. Day and R. Jagels : Physiological responses of three deciduous conifers (*Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium distichum* and *Larix laricina*) to continuous light: adaptive implications for the early Tertiary polar summer. *Tree Physiol.*, **26**, 353-364 (2005)
 - 25) Equiza, M. A., M. E. Day, R. Jagels and X. C. Li : Photosynthetic downregulation in the conifer *Metasequoia glyptostroboides* growing under continuous light: the significance of carbohydrate sinks and paleoecophysiological implications. *Can. J. Bot.*, **84**, 1453-1461 (2006)
 - 26) Llorens, L., J. Llusà, E. H. Murchie, J. Peñuelas and D. J. Beerling : Monoterpene emissions and photoinhibition of "living fossil" trees grown under CO₂ enrichment in a simulated Cretaceous polar environment. *J. Geophys. Res.*, **114**, G01005, doi:10.1029/2008JG000802 (2009)
 - 27) Cao, W., T. W. Tibbitts and R. M. Wheeler : Carbon dioxide interactions with irradiance and temperature in potatoes. *Adv. Space Res.*, **14**, 243-250 (1994)
 - 28) Pettersen, R. I., S. Torre and H. R. Gislérød : Effects of leaf aging and light duration on photosynthetic characteristics in a cucumber canopy. *Sci. Hortic.*, **125**, 82-87 (2010)
 - 29) Pettersen, R. I., R. Moe and H. R. Gislérød : Growth of pot roses and post-harvest rate of water loss as affected by air humidity and temperature variations during growth under continuous light. *Sci. Hortic.*, **114**, 207-213 (2007)
 - 30) 遠藤 剛：PAMクロロフィル蛍光計による光合成測定の実験と応用. 植物の生長調節, **37**, 69-75 (2002)
 - 31) Procházková, D. and N. Wilhelmová : Changes in antioxidative protection in bean cotyledons during natural and continuous irradiation-accelerated senescence. *Biol. Plant.*, **48**, 33-39 (2004)
 - 32) Hennessey, T. L., A. L. Freeden and C. B. Field : Environmental effects on circadian rhythms in photosynthesis and stomatal opening. *Planta*, **189**, 369-376 (1993)
 - 33) Sawada, S., O. Arakawa, I. Muraki, H. Echigo, M. Miyashita, M. Iwafune, M. Kasai and H. Usuda : Photosynthesis with single-rooted *Amaranthus* leaves. I. Changes in the activities of RuBP-1, 5-bisphosphate carboxylase and phosphoenolpyruvate carboxylase and the amounts of intermediates in photosynthetic metabolism in response to changes in the source-sink balance. *Plant Cell Physiol.*, **40**, 1143-1151 (1999)
 - 34) Sawada, S., T. Sakamoto, M. Sato, M. Kasai and H. Usuda : Photosynthesis with single-rooted *Amaranthus* leaves. II. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, phosphoenolpyruvate carboxylase, NAD-malic enzyme and NAD-malate dehydrogenase and coordination between PCR and C4 photosynthetic metabolism in response to

- changes in the source-sink balance. *Plant Cell Physiol.*, **43**, 1293-1301 (2002)
- 35) Demers, D. A., M. Dorais, C. H. Wien and A. Gosselin : Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato plants and fruit yields. *Sci. Hortic.*, **74**, 295-306 (1998)
- 36) Demers, D. A., A. Gosselin and C. H. Wien : Effects of supplemental light duration on greenhouse sweet pepper plants and fruit yields. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **123**, 202-207 (1998)
- 37) Cushman, K. E. and T. W. Tibbitts : The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **123**, 239-245 (1998)
- 38) Murage, E. N., N. Watashiro and M. Masuda : Influence of light quality, PPF and temperature on leaf chlorosis of eggplants grown under continuous illumination. *Sci. Hortic.*, **68**, 73-82 (1997)
- 39) Cushman, K. E. and T. W. Tibbitts : Size of tuber propagule influences injury of 'Kennebec' potato plants by constant light. *HortScience*, **31**, 1164-1166 (1996)
- 40) Wolff, S. A. and A. Langerud : Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting. *Europ. J. Hortic. Sci.*, **71**, 259-261 (2006)
- 41) Osborne, C. P. and D. J. Beerling : The penalty of a long, hot summer. Photosynthetic acclimation to high CO₂ and continuous light in "living fossil" conifers. *Plant Physiol.*, **133**, 803-812 (2003)
- 42) Hennessey, T. L. and C. B. Field : Circadian rhythms in photosynthesis : Oscillations in carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. *Plant Physiol.*, **96**, 831-836 (1991)
- 43) Buchanan-Bollig, I. C. : Circadian rhythms in *Kalanchoë* : effects on irradiance and temperature on gas exchange and carbon metabolism. *Planta*, **160**, 264-271 (1984)
- 44) Lüttge, U. and F. Beck : Endogenous rhythm and chaos in crassulacean acid metabolism. *Planta*, **188**, 28-38 (1992)
- 45) Grams, T. E. E., F. Beck and U. Lüttge : Generation of rhythmic and arrhythmic behaviour of Crassulacean acid metabolism in *Kalanchoë daigremontiana* under continuous light by varying the irradiance or temperature: Measurements in vivo and model simulations. *Planta*, **198**, 110-117 (1996)
- 46) Grams, T. E. E., A. M. Borland, A. Roberts, H. Griffiths, F. Beck, and U. Lüttge : On the mechanism of reinitiation of endogenous crassulacean acid metabolism rhythm by temperature changes. *Plant Physiol.*, **113**, 1309-1317 (1997)
- 47) Rascher, U., B. Blasius, F. Beck and U. Lüttge : Temperature profiles for the expression of endogenous rhythmicity and arrhythmicity of CO₂ exchange in the CAM plant *Kalanchoë daigremontiana* can be shifted by slow temperature changes. *Planta*, **207**, 76-82 (1998)
- 48) Sawada, S., Y. Hasegawa, M. Kasai and M. Sasaki : Photosynthetic electron transport and carbon metabolism during altered source/sink balance in single-rooted soybean leaves. *Plant Cell Physiol.*, **30**, 691-698 (1989)
- 49) Sawada, S., H. Usuda, Y. Hasegawa and T. Tsukui : Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to changes in the source/sink balance in single-rooted soybean leaves : The role of inorganic orthophosphate in activation of the enzyme. *Plant Cell Physiol.*, **31**, 697-704 (1990)
- 50) Sawada, S., H. Usuda and T. Tsukui : Participation of inorganic orthophosphate in regulation of the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to changes in the photosynthetic source-sink balance. *Plant Cell Physiol.*, **33**, 943-949 (1992)
- 51) van Gestel, N. C., A. D. Nesbit, E. P. Gordon, C. Green, P. W. Pare, L. Thompson, E. B. Peffley and D. T. Tissue : Continuous light may induce photosynthetic down-regulation in onion-consequences for growth and biomass partitioning. *Physiol. Plant.*, **125**, 235-246 (2005)
- 52) 小野清美・石丸 健 : 植物におけるシヨ糖合成のキーエンザイム, シヨ糖リン酸合成酵素の機能と制御. 日作紀, **75**, 241-248 (2006)
- 53) Makino, A. and T. Mae : Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO₂. *Plant Cell Physiol.*, **40**, 999-1006 (1999)
- 54) Asada, K. : The water-water cycle in chloroplasts : scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **50**, 601-639 (1999)
- 55) Nishiyama, Y., S. I. Allakhverdiev and N. Murata : A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta.*, **1757**, 742-749 (2006)
- 56) Yang, H., M. Pagani, D. E. G. Briggs, M. A. Equiza, R. Jagels, Q. Leng and B. A. LePage : Carbon and hydrogen isotope fractionation under continuous light : implications for paleoenvironmental interpretations of the High Arctic during Paleogene warming. *Oecologia*, **160**, 461-470 (2009)
- 57) Mortensen, L. M. and T. Fjeld : Effects of air humidity, lighting period and lamp type on growth and vase life of roses. *Sci. Hortic.*, **73**, 229-237 (1998)
- 58) Mortensen, L. M. and H. R. Gislerod : Influence of air humidity and lighting period on growth, vase life and water relations of 14 rose cultivars. *Sci. Hortic.*, **82**, 289-298 (1999)
- 59) 榊田正治・山口朋之・尾崎真紀・村上賢治・吉田裕一・向阪信一 : 蛍光灯連続光下でのピーマン栽培における循環培養液の濃度・組成およびpHの変化とその管理. 植物工場学会誌, **13**, 192-198 (2001)
- 60) Murage, E. N., Y. Sato and M. Masuda : Relationship between dark period and leaf chlorosis, potassium, magnesium and calcium content of young eggplants. *Sci. Hortic.*, **66**, 9-19 (1996)
- 61) Gaudreau, L., J. Charbonneau, L. P. Vézina and A. Gosselin : Photoperiod and photosynthetic photon flux influence growth and quality of greenhouse-grown lettuce. *HortScience*, **29**, 1285-1289 (1994)
- 62) Knight, S. L. and C. A. Mitchell : Enhancement of lettuce yield by manipulation of light and nitrogen nutrition. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, **108**, 750-754 (1983)
- 63) Oda, M., S. Aoki, M. Nagaoka and K. Tsuji : Nutrient solution culture of leaf lettuce under artificial light. II. Growth promotion induced by continuous illumination with low light intensity. *Environ. Control Biol.*, **27**, 75-82 (1989)
- 64) Bugbee, B. and G. Koerner : Yield comparisons and unique characteristics of the dwarf wheat cultivar 'USU-Apogee'. *Adv. Space Res.*, **20**, 1891-1894 (1997)
- 65) Wheeler, R. M., C. L. Mackowiak, G. W. Stutte, J. C.

- Sager, N. C. Yorio, L. M. Ruffe, R. E. Fortson, T. W. Dreschel, W. M. Knott and K. A. Corey : NASA's Biomass Production Chamber: A testbed for bioregenerative life support studies. *Adv. Space Res.*, **18**, 215-224 (1996)
- 66) 浅田浩二 : 植物の光酸化障害 — その抑制と増幅 —. *農業誌*, **10**, 729-743 (1985)
- 67) 村上賢治・織田裕美・榊田正治 : カボチャ属における連続光誘導クロロシス発現の品種間差異と抗酸化酵素活性. *園学雑*, **71**, 716-718 (2002)
- 68) Wu, Y. X. and A. von Tiedemann : Light-dependent oxidative stress determines physiological leaf spot formation in barley. *Phytopathol.*, **94**, 584-592 (2004)
- 69) 榊田正治・山口朋之・村上賢治・向阪信一 : ナスとピーマンの乾物生産ならびに葉の光生理障害とSOD活性に及ぼす連続光強度の影響. *植物工場学会誌*, **14**, 32-37 (2002)
- 70) Murage, E. and M. Masuda : Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes. *Sci. Hortic.*, **70**, 269-279 (1997)
- 71) Moura, J. C. M. S., C. A. V. Bonine, J. O. F. Viana, M. C. Dornelas and P. Mazzafera : Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. *J. Integrative Plant Biol.*, **52**, 360-376 (2010)
- 72) Wheeler, R. M., B. V. Peterson and G. W. Stutte : Ethylene production throughout growth and development of plants. *HortScience*, **39**, 1541-1545 (2004)
- 73) Shiga, T., K. Shoji, H. Shimada, S. Hashida, F. Goto and T. Yoshihara : Effect of light quality on rosmarinic acid content and antioxidant activity of sweet basil, *Ocimum basilicum* L. *Plant Biotech.*, **26**, 255-259 (2009)
- 74) Nitithamyong, A., J. H. Vonelbe, R. M. Wheeler and T. W. Tibbitts : Glycoalkaloids in potato tubers grown under controlled environments. *Amer. Potato J.*, **76**, 337-343 (1999)
- 75) Percival, G., G. Dixon and A. Sword : Glycoalkaloid concentration of potato tubers following continuous illumination. *J. Sci. Food Agric.*, **66**, 139-144 (1994)
- 76) Percival, G., : Light-induced glycoalkaloid accumulation of potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). *J. Sci. Food Agric.*, **79**, 1305-1310 (1999)
- 77) Percival, G. C. : The influence of light upon glycoalkaloid and chlorophyll accumulation in potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Sci.*, **145**, 99-107 (1999)
- 78) Lefsrud, M. G., D. A. Kopsell, R. M. Augé and A. J. Both : Biomass production and pigment accumulation in kale grown under increasing photoperiods. *HortScience*, **41**, 603-606 (2006)
- 79) 榊田正治・荻野知子・村上賢治・吉田裕一・向阪信一 : ピーマンの結実肥大に及ぼす蛍光灯連続光と暗期中断の影響. *植物工場学会誌*, **14**, 147-151 (2002)
- 80) 大場伸哉・村上芳哉・中野浩平・嶋津光鑑 : 野菜用アマランスの葉色と機能性成分. *特産種苗*, **8**, 28-31 (2010)
- 81) Ali, M. B., L. Khandaker and S. Oba : Comparative study on functional components, antioxidant activity and color parameters of selected colored leafy vegetables as affected by photoperiods. *J. Food Agr. Environ.*, **7**, 392-398 (2009)
- 82) Iwamoto, K., H. Fukuda and M. Sugiyama : Elimination of POR expression correlates with red leaf formation in *Amaranthus tricolor*. *Plant J.*, **27**, 275-284 (2001)
- 83) Funes, A., F. Sánchez-Medina and F. Mayor : Terpene composition of *Pinus pinaster* seedlings and plants. *Phytochemistry*, **12**, 1391-1394 (1973)
- 84) 藤井 亮・長岡良典・渡辺 斉 : サイコサポニンの葉内蓄積を目的としたミシマサイコの養液栽培 : 生育およびサポニン生成に及ぼす環境条件について. *生物環境調節*, **32**, 219-224 (1994)
- 85) Malayeri, S. H., S. Hikosaka and E. Goto : Effects of light period and light intensity on essential oil composition of Japanese mint grown in a closed production system. *Environ. Cont. Biol.*, **48**, 141-149 (2010)
- 86) Shinozaki, M., N. Hirai, Y. Kojima, K. Koshimizu and A. Takimoto : Correlation between level of phenylpropanoids in cotyledons and flowering in *Pharbitis* seedlings under high-fluence illumination. *Plant Cell Physiol.*, **35**, 807-810 (1994)
- 87) Hirai, N., Y. Kuwano, Y. Kojima, K. Koshimizu, M. Shinozaki and A. Takimoto : Increase in the activity of phenylalanine ammonia-lyase during the non-photoperiodic induction of flowering in seedlings of morning glory (*Pharbitis nil*). *Plant Cell Physiol.*, **36**, 291-297 (1995)
- 88) Hatayama, T. and K. Takeno : The metabolic pathway of salicylic acid rather than of chlorogenic acid is involved in the stress-induced flowering of *Pharbitis nil*. *J. Plant Physiol.*, **160**, 461-467 (2003)
- 89) Wada, K. C., M. Yamada, T. Shiraya and K. Takeno : Salicylic acid and the flowering gene *FLOWERING LOCUS T* homolog are involved in poor-nutrition stress-induced flowering of *Pharbitis nil*. *J. Plant Physiol.*, **167**, 447-452 (2010)
- 90) 村上賢治・井戸睦己・榊田正治 : 蛍光灯連続光下における暗期挿入および暗期の温度がシトウ果実の辛味発現に及ぼす影響. *植物環境工学*, **18**, 284-289 (2006)
- 91) Iwai, K., K.-R. Lee, M. Kobashi and T. Suzuki : Formation of pungent principles in fruits of sweet pepper, *Capsicum annuum* L. var. *grossum* during post-harvest ripening under continuous light. *Agric. Biol. Chem.*, **41**, 1873-1876 (1977)
- 92) Iwai, K., T. Suzuki, K.-R. Lee, M. Kobashi and S. Oka : *In vivo* and *in vitro* formation of dihydrocapsaicin in sweet pepper fruits, *Capsicum annuum* L. var. *grossum*. *Agric. Biol. Chem.*, **41**, 1877-1882 (1977)
- 93) Stewart, C. Jr., B.-C. Kang, K. Liu, M. Mazourek, S. L. Moore, E. Y. Yoo, B.-D. Kim, I. Paran and M. M. Jahn : The *Pun1* gene for pungency in pepper encodes a putative acyltransferase. *Plant J.*, **42**, 675-688 (2005)
- 94) Hata, N., Y. Hayashi, A. Okazawa, E. Ono, H. Satake and A. Kobayashi : Comparison of sesamin contents and *CYP81Q1* gene expressions in aboveground vegetative organs between two Japanese sesame (*Sesamum indicum* L.) varieties differing in seed sesamin contents. *Plant Sci.*, **178**, 510-516 (2010)
- 95) Hata, N., Y. Hayashi, A. Okazawa, E. Ono, H. Satake and A. Kobayashi : Effect of photoperiod on growth of the plants, and sesamin content and *CYP81Q1* gene expression in the leaves of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Environ. Exp. Bot.*, **75**, 212-219 (2012)
- 96) Peñuelas, J., C. Biel, R. Savé and M. Estiarte : Detrimental effects of fluctuating high CO₂ concentrations on peppers. *Photosynthetica*, **31**, 361-370 (1995)
- 97) Holbrook, G. P., J. Hansen, K. Wallick and T. M.

- Zinnen : Starch accumulation during hydroponic growth of spinach and basil plants under carbon dioxide enrichment. *Environ. Exp. Bot.*, **33**, 313-321 (1993)
- 98) 梶田正治・吉田裕一・村上賢治・浜田優子・向阪信一 : 蛍光灯連続光下でのピーマンの結実肥大に及ぼす炭酸ガス施与効果. 植物工場学会誌, **12**, 254-260 (2000)
- 99) Sysoeva, M. I., E. F. Markovskaya and T. G. Shibaeva : Plants under continuous light : a review. *Plant Stress*, **4**, 5-17 (2010)
- 100) Sunohara, Y. and H. Matsumoto : Comparative physiological effects of quinclorac and auxin, and light involvement in quinclorac-induced chlorosis in corn leaves. *Pest. Biochem. Physiol.*, **58**, 125-132 (1997)
- 101) Grossmann K. : A role for cyanide, derived from ethylene biosynthesis, in the development of stress symptoms. *Physiol. Plant.*, **97**, 772-775 (1996)
- 102) Grossmann K. : Auxin herbicides : current status of mechanism and mode of action. *Pest Manag. Sci.*, **66**, 113-120 (2010)
- 103) Sunohara, Y. and H. Matsumoto : Oxidative injury induced by the herbicide quinclorac on *Echinochloa oryzicola* Vasing. and the involvement of antioxidative ability in its highly selective action in grass species. *Plant Sci.*, **167**, 597-606 (2004)
- 104) Grossmann, K., J. Kwiatkowski and S. Tresch : Auxin herbicides induce H₂O₂ overproduction and tissue damage in cleavers (*Galium aparine* L.). *J. Exp. Bot.*, **52**, 1811-1816 (2001)
- 105) Highkin, H. R. and J. B. Hanson : Possible interaction between light-dark cycles and endogenous daily rhythms on the growth of tomato plants. *Plant Physiol.*, **29**, 301-302 (1954)
- 106) Hillman, W. S. : Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles. *Amer. J. Bot.*, **43**, 89-96 (1956)
- 107) Ketellapper, H. J. : Interaction of photoperiod and cycle length in plant growth. *Physiol. Plant.*, **18**, 337-345 (1965)
- 108) Dodd, A. N., N. Salathia, A. Hall, E. Kévei, R. Tóth, F. Nagy, J. M. Hibberd, A. J. Millar and A. A. R. Webb : Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science*, **309**, 630-633 (2005)
- 109) Velez-Ramirez, A. I., W. van Ieperen, D. Vreugdenhil and F. F. Millenaar : Plants under continuous light. *Trends Plant Sci.*, **16**, 310-318 (2011)
- 110) Mhamdi, A., G. Queval, S. Chaouch, S. Vanderauwera, F. Van Breusegem and G. Noctor : Catalase function in plants : a focus on *Arabidopsis* mutants as stress-mimic models. *J. Exp. Bot.*, **61**, 4197-4220 (2010)
- 111) Noctor, G., S. Veljovic-Jovanovic, S. Driscoll, L. Novitskaya and C.H. Foyer : Drought and oxidative load in the leaves of C₃ plants : a predominant role for photorespiration? *Ann. Bot.*, **89**, 841-850 (2002)
- 112) Zelitch, I. : Control of plant productivity by regulation of photorespiration. *Bioscience*, **42**, 510-516 (1992)