コムギの光合成と物質生産に関する研究

第5報 低夜温の後作用の機作について

高 清 吉・玖 村 敦 彦・村 田 吉 男

(東京大学農学部)

昭和52年7月31日受理

第1, 4報^{13,14)}において、コムギの光合成が低夜温の後作用により抑制される現象の存在することを指摘した。低温の後作用による光合成抑制現象についてはすでにいくつかの報告があり、その機作に関してもある程度検討がすすんでいる^{5,6,7,15,18,23)}。しかし、その多くは夏期一年生植物、暖地型牧草等を対象としたものである。冬作物については、SAWADA *et al.*^{19,20,21)}の研究があるにすぎない。しかも、この研究も低夜温の後作用に焦点を当てたものでない。そこで、著者らは本報において、コムギにおける低夜温の後作用による光合成抑制の機作について検討することとした。

みかけの光合成の低下の原因として、真の光合成の低下、光呼吸の昂進および暗呼吸の昂進が考えられる。しかし、一般に、暗呼吸の量は真の光合成および光呼吸の量に比較して少ない。低夜温の後作用によって暗呼吸の昂進が仮に起ったとしても、暗呼吸の昂進がみかけの光合成の低下の主な原因になるとは考えられない。そこで、機作解析の第1段階として、真の光合成の低下および光呼吸の昂進のいずれが低夜温の後作用によるみかけの光合成の低下に対する主な原因であるかを検討した。

真の光合成の低下がある場合の機作として、気孔開度の減少によるCO₂拡散の阻害と、葉肉細胞内の光合成活性の低下のふたつが考えられる。GAASTRA⁹⁾以来広く用いられているCO₂拡散抵抗の測定法を用いるならば、これらはそれぞれ気孔抵抗の増大および葉肉抵抗の増大としてとらえられる。そこで、第2段階においては、前記ふたつのCO₂拡散抵抗に注目して低夜温の後作用を検討した。

葉肉細胞内の光合成活性は明反応活性および暗反応活性のふたつから構成されている。そこで、第3段階においては、これらふたつの活性に及ぼす低夜温の影響をCO₂濃度と光合成速度との関係から検討した。

材料および方法

試験Ⅰ 真の光合成および光呼吸に及ぼす低夜温の後作用を検討したものである。

供試品種：フジミコムギ

材料の養成法：硫酸 2g, 過リン酸石灰 2g, 塩化カリ 1g を施した土壌 1.2 kg を 1 l のポリエチレン製ビーカーに詰めた。ビーカー当りの播種粒数は5粒である。1974年11月から12月にかけて戸外で育てた第5葉期の幼植物を処理に供した。

暗期の温度処理法：気温調節装置付グロース・チャンパーを用いて、暗期に同一の植物体にふたつの温度処理を日を変えて実施した。ひとつは標準処理である。すなわち、気温、+10°C；地温、+8°Cとした。もうひとつは低温処理である。すなわち、気温、-4°C；地温、-2°Cとした。明期および暗期はいずれも12時間である。地温は外径13 cmのビーカーの縁から3 cm, 地表面から5 cmの箇所で測定している。暗期の温度処理のその他の点については、第4報¹⁴⁾の試験と同じである。

明期の環境条件：明期においては、植物体を収容した同化箱の上方から東芝陽光ランプ(400 W) 2燈により照明した。照度は同化箱上面で約69 klxであった。気温は約+15°Cに一定に保った。葉の外囲空気の組成は後述する。

真の光合成、みかけの光合成および光呼吸の測定法：空気かく拌用のファンを備えた同化箱(18×18×20 cm)に1ポット分の植物体を収容し、CO₂吸収速度を測定した。通常の空気(O₂, 21%)を用い、葉の外囲空気のCO₂濃度を320~360 ppmに保って測定したCO₂吸収速度をもってみかけの光合成の値とした。光呼吸は葉の外囲の空気中のO₂濃度を下げることにより抑制される^{8,11)}。そこで、N₂, O₂およびCO₂のガスを混合して、葉の外囲空気の組成をO₂, 2%; CO₂, 320~340 ppmに調整して測定したCO₂吸収速度をもって真の光合成の値とした。真の光合成の値からみかけの光合成の値を差引くことによって光呼吸の値を求めた。照明開始後、屋外の空気と前記の混合ガスとを10~20分間隔で交互に同化箱に送り込み、みかけの光合成および真の光合成の経時的变化を調べた。CO₂濃度差の測定には差動式の富士電機ガ

ス分析器を用いた。CO₂ 濃度の測定には差動式のベックマン CO₂ 分析計を用いた。

反復数：材料を変えて2反復した。

試験 II 気孔抵抗および葉肉抵抗の面から低夜温の後作用について検討したものである。

供試品種：フジミコムギ

材料の養成法：1974年11月から1975年3月にかけて戸外で育てた第6葉期の幼植物を供試した。使用したポット、ポット当りの施肥量および播種粒数は試験 I と同じである。

暗期の温度処理法：暗期の温度処理法は試験 I と同じである。ただし、本試験においては、標準処理では気温、+5～+6℃；地温、+4℃とした。低温処理では気温、-4～-5℃；地温、-2℃とした。

明期の環境条件：明期における照明条件および温度条件は試験 I と同じである。測定中の葉の外囲空気の CO₂ 濃度は 320～380 ppm の範囲で一定に保った。

気孔抵抗の求め方：全拡散抵抗に占める葉の外囲空気の拡散抵抗の割合はもともと小さい^{1,2,4,9,10)}。しかも、本試験では、同化箱内の空気をファンでかく拌しているので、この抵抗はごく小さいものと考えられる。また、測定中を通じて、葉の形状、同化箱内における葉の位置、および同化箱への通気条件は変わらないから、この抵抗は一定のはずである。そこで、著者らは、葉の外囲空気の抵抗と気孔抵抗の合計値をもって気孔抵抗の動きを検討することとした。気孔抵抗は GAastra⁹⁾ の方法により求めた。葉温の測定は武智²²⁾の方法によった。同化箱の出入口の気温と相対湿度は、それぞれ、サーミスターおよびエース鋭感湿度計（エース科学研究所製作）によって測定した。なお、同化箱出口の湿度をもって葉の外囲空気の湿度とみなした。

葉肉抵抗の求め方：光合成による CO₂ 拡散だけでなく、光呼吸による CO₂ 拡散をも考慮した WAGGONER²⁴⁾ の CO₂ 拡散過程の模式図を使って、葉肉抵抗を求める式を導いた。ここで、

P_g , 真の光合成速度； P_n , みかけの光合成速度； R_p , 光呼吸速度； R_d , 暗呼吸速度； C , 葉の外囲空気の CO₂ 濃度； C'' , クロロプラストの外側の CO₂ 濃度； r_a , 葉の外囲空気の抵抗； r_s , 気孔抵抗； r_m , 葉肉抵抗； r_o , 葉肉細胞壁の抵抗； r_i , クロロプラスト膜の抵抗； r_e , クロロプラスト内の抵抗

とすると、次の4つの式が成立する。

$$P_g = P_n + R_p + R_d$$

$$r_m = r_o + r_i + r_e$$

$$P_n = \frac{C - C''}{r_a + r_s + r_o}$$

$$P_g = \frac{C''}{r_i + r_e}$$

強光下では、光呼吸速度に比較して暗呼吸速度は小さいと考えられるので、 $R_d = 0$ と仮定する。上の4つの式から r_m について解くと、

$$r_m = \frac{C}{P_n + R_p} - \frac{P_n(r_a + r_s)}{P_n + R_p} + \frac{r_o R_p}{P_n + R_p} \quad (1)$$

式(1)の右辺において、 r_o 以外の値は実測あるいは推定可能な値である。式(1)の右辺の第1, 2項の絶対値は、同じく第3項の絶対値よりかなり大きいから、 r_m の値は式(1)の右辺の第1, 2項の値の和で近似しうる。WAGGONER²⁴⁾ は r_o に対して $2 \text{ sec} \cdot \text{cm}^{-1}$ という値を与えているので、ここでは、この値を使って、 r_m の値を式(1)の右辺の第3項の値をも含めて求めることとした。 R_p の値は、試験 I からえられた P_n と R_p との関係を用いて、 P_n の値から求めた。

なお、同化箱出口の空気の CO₂ 濃度をもって葉の外囲空気の CO₂ 濃度とした。

反復数：材料をかえて2反復した。

試験 III 明反応活性および暗反応活性に及ぼす低夜温の後作用について検討したものである。照明開始後時間が十分に経過した後には低夜温による光合成抑制は軽減されることから、ここでは、標準処理は省略し、低温処理だけを設けた。低温処理した場合における明期の初めの CO₂—光合成曲線と、時間が十分に経過したときのものとを比較した。

供試品種：フジミコムギ

材料の養成法：1974年11月から1975年1月にかけて戸外で育てた第5葉期の幼植物を供試した。使用したポット、ポット当りの施肥量および播種粒数は試験 I と同じである。

暗期の温度条件：気温、-5℃；地温、-2℃

明期の CO₂ 濃度条件：照明開始後、葉の外囲空気の CO₂ 濃度を 90～570 ppm の範囲で低い方から高い方へ、また高い方から低い方へと段階的に変えた。

明期のその他の環境条件は試験 I と同じである。

みかけの光合成の測定法：試験 I と同じである。

細胞間隙の CO₂ 濃度の求め方：葉肉細胞の間隙の CO₂ 濃度を C' とすると、次の式が成立する。

$$P_n = \frac{C - C'}{r_a + r_s}$$

この式は、すでに、GAastra⁹⁾ によって提出されたものである。この式から次の式が導かれる。

$$C' = C - P_n(r_a + r_s)$$

この式より細胞間隙の CO_2 濃度を求めた。

反復数：材料を変えて2反復した。

結果および考察

1. 真の光合成, 光呼吸に及ぼす低夜温の後作用

試験 I の2反復中のひとつの試験結果を図 1-A, B に示す。第4報¹⁴⁾の試験結果と同様に, みかけの光合成は暗期の低温によって顕著に抑制された。この場合, 真の光合成も明らかに抑制された。また, 光呼吸は, 暗期の低温処理の有無にかかわらず, つねに真の光合成およびみかけの光合成と並行的に推移した。試験 I のもうひとつの試験結果も, 上記の結果と同様であった。そこで, ふたつの試験において照明開始後 200 分間における光呼吸の真の光合成およびみかけの光合成に対する比率を求めた。暗期の温度処理にかかわらず, ふたつの比率はいずれもほとんど一定であった。4つの処理の平均で光呼吸の真の光合成に対する比率は約 27% であり, また, 光呼吸のみかけの光合成に対する比率は約 37% であった。

以上のように, 光呼吸はつねに光合成に並行し, 低夜温処理により光合成が抑制される際には光呼吸も低下する。このことから, 低夜温によるみかけの光合成の抑制は, 光呼吸の昂進によるものではなく, 光合成そのものの抑制によるものといえる。

光呼吸に及ぼす低夜温の効果を調べた研究はみあたらないが, 長期間の低温の効果を調べた研究は過去にもいくつかある。

MOONEY and HARRISON¹⁸⁾ の *Encelia californica* についての研究によれば, 低温で馴化した植物では, み

かけの光合成に対する光呼吸の比率は高いけれども, 光呼吸の絶対値は大きくならない。Björkman and PEARCY³⁾ の *Atriplex patula* についての研究では, 真の光合成, みかけの光合成に対する光呼吸の比率は生育温度によってほとんど変わっていない。また, コムギについての SAWADA *et al.*^{19, 20, 21)} の研究によれば, 冬季の低温は光合成初期産物の光呼吸系への流出を相対的に多くさせる²¹⁾。しかし, 冬季の低温の下でも光呼吸に関係するグリコール酸オキシダーゼの活性は高くなっておらず¹⁹⁾, また, 光呼吸の絶対値も増加していない²⁰⁾。以上のように, 長期間の低温による光合成低下においても, 光呼吸の昂進はその主因をなしていないようである。

2. 気孔抵抗および葉肉抵抗に及ぼす低夜温の後作用

試験 II の2反復中のひとつの試験結果を図 2-A, B に示した。暗期に気温, $+5 \sim +6^\circ C$; 地温, $+4^\circ C$ に処理した場合には(図 2-A), 気孔抵抗および葉肉抵抗はともに速やかに減少し, 早い時間に一定値に達している。他方, 低温処理した場合には(図 2-B), 前述の場合に比べて, 気孔抵抗および葉肉抵抗がいずれも照明開始後 150~200 分頃までは大きく, それらが一定値に達するまでにより長い時間を要している。試験 II のもうひとつの試験も上記と同様な結果を示した。

上記の試験 II の結果から, 低夜温による光合成抑制は, 気孔抵抗と葉肉抵抗の両者の増大によってもたらされるといえる。

いくつかの夏期一年生植物において, 夜間^{5, 23)}あるいは短期間の低温⁶⁾の後作用により気孔抵抗が増大す

Fig. 1-A. Changes in true photosynthesis (P_g), apparent photosynthesis (P_n) and photorespiration (R_p) during the light period after plants were treated by moderate temperature (air temp., $+10^\circ C$; soil temp., $+8^\circ C$) during the dark period.

Fig. 1-B. Changes in true photosynthesis (P_g), apparent photosynthesis (P_n) and photorespiration (R_p) during the light period after plants were treated by low temperature (air temp., $-4^\circ C$; soil temp., $-2^\circ C$) during the dark period.

Fig. 2-A. Changes in stomatal and mesophyll resistances during the light period after plants were treated by moderate temperature (T_a , $+5\sim+6^\circ\text{C}$; T_s , $+4^\circ\text{C}$) during the dark period.

P_n , apparent photosynthesis; r_a , boundary layer resistance; r_s , stomatal resistance; r_m , mesophyll resistance; CO_2 , CO_2 conc. in free air; T_a , air temp.; T_s , soil temp.

ることが報告されている。また、ゴガツササゲ⁵⁾では低夜温の後作用によって、暖地型牧草¹⁵⁾およびキク科の小低木 *Encelia californica*¹⁸⁾では長期間の低温によって葉肉抵抗が増大するという。これらの既往の諸研究ならびに本実験の結果から、低温の後作用による気孔抵抗、葉肉抵抗、あるいはその両者の増大はかなり普遍的な現象であるようにみえる。

3. 明反応活性および暗反応活性に及ぼす低夜温の後作用

試験 III の 2 反復の実験結果を各々図 3-1, 2 に示した。試験 I においてみられるように、光呼吸とみかけの光合成とはつねに一定の比率を示すものと考えられる。したがって、図 3-1, 2 に示された、細胞間隙の CO_2 濃度とみかけの光合成との関係においてみられる傾向はそのまま細胞間隙の CO_2 濃度と真の光合成速度との関係についてもあてはまる。

一般に、低い CO_2 濃度の下では明・暗両反応のうち後者が光合成反応を律速する。したがって、低 CO_2 濃度下での CO_2 —光合成曲線の勾配は暗反応活性を示す。いっぽう、 CO_2 飽和点以上の高い CO_2 濃度の下では、明反応が光合成の律速段階となる。したが

Fig. 2-B. Changes in stomatal and mesophyll resistances during the light period after plants were treated by low temperature (T_a , $-4\sim-5^\circ\text{C}$; T_s , -2°C) during the dark period.

For symbols, see Fig. 2-A.

って、このときの光合成のレベルは明反応活性を示す。

図 3-1 をみると、照明開始後 208 分頃までの CO_2 —光合成曲線の飽和レベルは、じゅぶん時間を経過した場合に比べ低い。図 3-2 の場合にも、照明開始後 140 分頃までの CO_2 —光合成曲線の飽和レベルは明らかに低い。

暗期から明期に突然移行した場合、光合成はすぐに一定の値に達するのではなく、光合成が一定の値にまで達するのにいくらかの時間が必要である。図 1-A, 図 2-A に示されたように、その時間は 40~100 分である。40~100 分をこえた時間における光合成抑制は低夜温の後作用だけによってもたらされたものとみなせる。実験結果では、照明開始後 140~208 分においても CO_2 —光合成曲線の飽和レベルが低い。したがって、明反応活性の低下が低夜温の後作用による光合成抑制に関与していることは確実であると思われる。

低 CO_2 濃度下での CO_2 —光合成曲線の勾配は、図 3-1 では、照明開始後時間の経過に伴って、徐々に増大するようにみえる。しかし、図 3-2 では、低 CO_2 濃度下での CO_2 —光合成曲線の勾配はほとんど一定であった。このように、ふたつの実験結果は一致しなかった。したがって、低夜温による光合成抑制に暗反応活性の低下が関与するかどうかは明らかでな

Fig. 3. The relationships between CO_2 concentration in the intercellular space and apparent photosynthetic rate during the light period after plants were treated by low temperature (air temp., -5°C ; soil temp., -2°C) during the dark period. A numeral denotes minutes after lighting.

い。

DRAKE and RASCHKE⁷⁾ はオナモミについて CO_2 濃度と光合成速度との関係に及ぼす短期間の低温処理の効果を検討している。この結果によれば、 CO_2 —光合成曲線の飽和値は短期間の低温によって明らかに低下している。MARGULIES¹⁶⁾、MARGULIES and JAGENDORF¹⁷⁾ によれば、ゴザツササゲでは短期間の低温処理によって電子伝達系が阻害されるという。これらのことから、明反応活性が低夜温の後作用によって低下することは十分にありうるものと考えられる。

KAWASHIMA *et al.*¹²⁾ は、結晶化したタバコの Fraction I Protein を用いた実験から、RuDP カルボキシラーゼの活性が低温処理によって低下することを認めている。前出の DRAKE and RASCHKE⁷⁾ の報告では、 CO_2 —光合成曲線の勾配も短期間の低温処

理によって低下している。SAWADA *et al.*¹⁹⁾ は、コムギにおいて RuDP カルボキシラーゼの活性が厳冬期に低下し、植物体を暖かいところに置くことにより増加することを認めている。これらの事実は、低温により暗反応活性が低下する可能性を示している。しかし、低夜温の後作用によって暗反応活性が低下するか否かについてはさらに検討を要すると思う。

摘 要

ポット植えしたコムギの幼植物を用い、みかけの光合成が低夜温の後作用によって抑制される機構について解析した。えられた結果より、次のことが推定された。

1. 低夜温の後作用によるみかけの光合成の低下は、光呼吸の昂進によるものではなく、真の光合成の低下によるものである。
2. 低夜温の後作用による光合成の低下は、気孔開度の減少による CO_2 拡散の阻害と葉肉細胞内の光合成活性の低下の双方によってもたされる。
3. 低夜温の後作用による葉肉細胞内の光合成活性の低下の、すくなくとも一部分は明反応活性の低下に起因する。暗反応活性の低下が関与するかどうかについてははっきりしなかった。

引用文献

1. BEGG, J. E. and P. G. JARVIS 1968. Photosynthesis in Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis*). Agr. Meteorol. **5**: 91—109.
2. BIERHUIZEN, J. F. and R. O. SLATYER 1964. Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. Aust. J. biol. Sci. **17**: 348—59.
3. BJÖRKMAN, O. and R. W. PEARCY 1970/71. Effect of growth temperature dependence of photosynthesis *in vivo* and on CO_2 fixation by carboxydismutase *in vitro* in C_3 and C_4 species. Carnegie Inst. Wash. Year B. **70**: 511—20.
4. CHARTIER, P., M. CHARTIER and J. CATSKY 1970. Resistances for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as factors in bean leaf photosynthesis. Photosynthetica **4**: 48—57.
5. CROOKSTON, R. K., J. O'TOOLE, R. LEE, J. L. OZBUN and D. H. WALLACE 1974.

- Photosynthetic depression in beans after exposure to cold for one night. *Crop Sci.* **14**: 457—64.
6. DRAKE, B. G. and F. B. SALISBURY 1972. Aftereffects of low and high temperature pretreatment on leaf resistance, transpiration, and leaf temperature in *Xanthium*. *Plant Physiol.* **50**: 572—75.
 7. ——— and K. RASCHKE 1974. Prechilling of *Xanthium strumarium* L. reduces net photosynthesis and, independently, stomatal conductance, while sensitizing the stomata to CO₂. *Ibid.* **53**: 808—12.
 8. FORRESTER, M. L., G. KROTKOV and C. D. NELSON 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. *Ibid.* **41**: 422—27.
 9. GAASTRA, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen* **59**(13): 1—68.
 10. HOLMGREN, P., P. G. JARVIS and M. S. JARVIS 1965. Resistance to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.* **18**: 557—73.
 11. JOLLIFFE, P. A. and E. B. TREGUNNA 1968. Effect of temperature, CO₂ concentration and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. *Plant Physiol.* **43**: 902—06.
 12. KAWASHIMA, N., S. SINGH and S. G. WILDMAN 1971. Reversible inactivation and heat reactivation of RuDP carboxylase activity of crystallized tobacco Fraction I Protein. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **42**: 664—68.
 13. 高 清吉・玖村敦彦 1973. コムギの光合成と物質生産に関する研究. 第1報 生育各期における個体群の CO₂ 交換の日変化の特徴. *日作紀* **42**: 227—35.
 14. ———・———・村田吉男 1978. ———. 第4報 光合成に及ぼす低夜温の後作用. *日作紀* **47**: 69—74.
 15. LUDLOW, M. M. and G. L. WILSON 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. II. Temperature and illuminance history. *Aust. J. biol. Sci.* **24**: 1065—75.
 16. MARGULIES, M. M. 1972. Effect of cold-storage of bean leaves on photosynthetic reactions of isolated chloroplasts. Inability to donate electrons to photosystem II and relation to manganese content. *Biochim. Biophys. Acta* **267**: 96—103.
 17. MARGULIES, M. M. and A. T. JAGENDORF 1960. Effects of cold-storage of bean leaves on photosynthetic reactions of isolated chloroplasts. *Arch. Biochem. Biophys.* **90**: 176—83.
 18. MOONEY, H. A. and A. T. HARRISON 1970. The influence of conditioning temperature on subsequent temperature-related photosynthetic capacity in higher plants. In "Prediction and measurement of photosynthetic productivity". *Proc. IBP/PP technical meeting, Trebon, 14—21 September 1969. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.* pp. 411—18.
 19. SAWADA, S., H. MATSUSHIMA and S. MIYACHI 1974. Effects of growth temperature on photosynthetic carbon metabolism in green plants. III. Differences in structure, photosynthetic activities and activities of ribulose diphosphate carboxylase and glycolate oxidase in leaves of wheat grown under varied temperatures. *Plant & Cell Physiol.* **15**: 239—48.
 20. ——— and S. MIYACHI 1974. ———. I. Photosynthetic activities of various plants acclimatized to varied temperatures. *Ibid.* **15**: 111—20.
 21. ——— and ——— 1974. ———. II. Photosynthetic ¹⁴CO₂-incorporation in plants acclimatized to varied temperatures. *Ibid.* **15**: 225—38.
 22. 武智 修 1968. 植物の葉温と熱収支. *農業気象* **24**: 95—102.
 23. TSCHÄPE, M. 1972. Nachwirkung niedriger Temperaturen auf Stomatabewegung und CO₂-Aufnahme thermophiler Pflanzen. *Bio-*

- chem. Physiol. Pflanzen **163**: 81—92. metabolism and physics. Crop Sci. **9**: 315—
24. WAGGONER, P. E. 1969. Predicting the effect 21.
upon net photosynthesis of changes in leaf

Studies on Matter Production in Wheat Plant

V. The mechanism involved in an after-effect of low night temperature

Seikichi KOH, Atsuhiko KUMURA and Yoshio MURATA
(Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113)

Summary

Using potted wheat seedlings, the authors attempted to determine the mechanism of depression in apparent photosynthesis brought about as an after-effect of low night temperature. From the results obtained it was inferred: that the depression of apparent photosynthesis brought about as an after-effect of low night temperature is attributable not to the acceleration of photorespiration, but to the depression of photosynthesis itself, that the photosynthetic depression mentioned above is caused by both decreases in the stomatal aperture and the photosynthetic activity within mesophyll cells, and that the decrease in the photosynthetic activity within mesophyll cells is caused, at least in part, by a decrease in the activity of light reaction. However, the decrease in the photosynthetic activity was not always associated with a decrease in the activity of dark reaction.