

圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析

第2報 光合成速度の個葉間変異とその基礎*

黒田 栄喜**・玖村 敦彦

(東京大学農学部)

平成元年1月25日受理

要旨: 圃場条件下で、同じ日の、ほぼ同じ時刻に、飽和光下で測定された同一葉位の一群の個葉の光合成速度 (CER) の間に、最大幅 $9\sim 12\text{ mg CO}_2\text{ dm}^{-2}\text{ h}^{-1}$ 程度の変異がみられた。著者らはこの変異を CER の個葉間変異と名付けその特徴と発現の生理的基礎を検討し次のことが明かとなった。(1) CER の個葉間変異はつねに気孔伝導度 (g_s) と密接に関連していた。(2) 同一葉位の一群の個葉のうち、ある日、ある時刻において高い g_s 値を示すものは、他の日、他の時刻においても高い g_s 値を示した。すなわち、 g_s の大小についての個葉間の順位は時間的に安定していた。(3) 多数の茎について上位3葉の g_s を測定したところ、第I葉の g_s が大きい茎では第II、III葉の g_s も大きいという傾向がみられた。すなわち、 g_s の個葉間変異は個々の茎を単位として起こることがわかった。(4) 日中の g_s が大きい個葉では日没後における葉身基部切断面からの出液速度が大きいという関係が認められた。(5) 多数の茎について上位3葉の基部切断面からの出液速度を測定したところ、第I葉の出液速度が大きい茎では、第II、III葉のそれも大きいという傾向があった。(6) 以上のことから、個々の茎が所有する根の量や活力に差異があり、そのため葉への能動的な水供給力について茎を単位とした変異が生じ、これが g_s 、ひいては CER の個葉間変異をもたらすことが示唆された。

キーワード: 気孔伝導度、個葉光合成、出液速度、水稻。

Single Leaf Photosynthesis of Rice Plants under Field Conditions II. Individual variations in single-leaf photosynthesis and the physiological basis for it: Eiki KURODA** and Atsuhiko KUMURA (*Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

Abstract: A group of leaves, each of which was situated at the equivalent position on a stem (for instance, the second leaf counted from the uppermost fully expanded leaf of each stem), were chosen and their individual photosynthetic rates were estimated under field conditions. A rather large variation in single-leaf photosynthetic rates (CER) was observed among them even though the measurements were conducted at approximately the same time of a day and under the same light regime (saturation light intensity). The variation in CER amounted to $9\sim 12\text{ mg CO}_2\text{ dm}^{-2}\text{ h}^{-1}$ when it was expressed as the difference between the largest and the smallest values found in a group of leaves. This variation was named "individual variation in single-leaf photosynthesis (CER)"; the nature and physiological basis of this variation were examined. (1) The individual variation in CER was closely correlated with variations in stomatal conductance (g_s). (2) Leaves having large g_s values at a certain time of a day also showed large g_s values at other times throughout the measuring period. Therefore, it seemed that the rank in g_s of a leaf among leaves was kept rather constant over a period of time. (3) In the case where the g_s value of the first leaf was large, the values of the second and the third leaves on the same stem also tended to be large. (4) The rate of bleeding from the section of basal part of a leaf was measured after sunset and compared with g_s values of the leaf in the daytime. The leaves which showed large g_s values in the daytime tended to exhibit large rates of bleeding after sunset. (5) In the case where the bleeding rate of the first leaf was high, those for the second and the third leaves on the same stem also tended to be high. (6) The obtained results suggested that the basis for individual variation in CER was a variation in water supplying ability to leaves, which, in turn, varied from stem to stem, probably due to a difference in the amount and activity of roots formed on stem.

Key words: Bleeding rate, Rice plants, Single-leaf photosynthesis, Stomatal conductance.

前報¹⁾において、同一葉位の複数の個葉の光合成速度を、同一生育段階の異なる日・時刻に測定した結果を検討し、個葉光合成速度の第1支配要因は

* 大要は第174回講演会(昭和57年10月)において発表。

** 現在: 岩手大学農学部。

Present address: Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka 020, Japan.

葉面光強度であると結論した。それとともに、同じ光条件の場合でも光合成速度にかなり大きな変異が認められることから、光強度以外にも光合成速度にかなり強い影響力をもつ要因が存在すると推察した。

著者らは、1980、1981両年に蓄積されたデータを検討する過程で、同じ日の、ほぼ同じ時刻に、同

じ光条件の下で測定された同一葉位の一群の葉の間に、光合成速度についてかなり大きな変異がみられることを発見した。著者らはこの種の光合成速度の変異を光合成速度の個葉間変異とよぶこととし、本報でその特徴と、発現の生理的基礎を検討した。

材料と方法

主要な材料は、前報¹⁾の実験に用いたものと同じで、1980年および1981年に東京大学農学部附属農場(東京都田無市)内の水田に栽培した日本晴である。これに加えて、一部の検討では、1982年に同じ水田に下記の方法で栽培した水稻品種日本晴の調査結果を用いた。

1982年5月23日に、葉齢3.9~4.2の苗を本田に移植した。追肥として窒素成分で10a 当り1.2kgの硫酸を8月3日に施用した。その他の栽培条件は、前報に記述した1980、1981年の両年のそれと同様であった。この年度の開花盛期は8月21~23日であり、主稈葉数は17枚であった。

個葉の光合成速度(以下、CER)および気孔伝導度(以下、 g_s)の測定は、CERおよびその関連要因の同時測定装置¹⁰⁾を用いて測定した。

出液速度の測定は、下記の方法で行った。脱脂綿約120~150mgを小さなビニール袋に詰め、あらかじめ正確に秤量した"出液採取袋"を多数準備する。日没後、多くの葉身の周縁部に水滴が出始めた後、葉身の基部から約2cm上の部位で葉身を切断する。その後、すみやかに出液採取袋を切断面に取り付ける。これらの操作を完了した後、株全体をビニールフィルム製の大きな箱で覆う。この処理をすると、直ちに箱の内壁に水滴が生じた。このことから、出液の測定時には、植物体周辺の空気湿度を、ほぼ飽和の状態に維持することが出来たものと考えられる。通常は約2時間を経過した後に、出液採取袋を慎重に取りはずし、秤量する。以後検討に供する"出液速度"は、次式によって求めた。

出液速度 ($\text{mgH}_2\text{O h}^{-1}$) = (B2 - B1) / 採取時間

B1: 出液採取前の採取袋の重量 (mg)

B2: 出液採取後の採取袋の重量 (mg)

葉身の全窒素含有率は、柳本社製CNコーダーで定量した。結果は、単位葉面積当りの全窒素の重量 (mgN dm^{-2}) として表示した。

実験結果

1. CERの個葉間変異の程度およびCERの個

葉間変異と g_s および全窒素含量との関係

(1) CERのひん度分布

なるべく狭い時間幅の中で、極力多くの同一葉位の葉身(21~26枚)について強光下でCERを測定し、葉面光強度が $0.65 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ を超える場合について、そのひん度分布を検討した(第1図)。前報で明らかにしたように、 $0.65 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ 以上の光強度の下では個葉光合成は光飽和の状態にある。つまり、光合成に対する影響からみた場合、 $0.65 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ 以上の光強度は同じ光条件とみなすことができ、ここでみられるCERの変異は光以外の要因によりもたらされたと考えられる。第1図をみると、最小値と最大値の差は9~12 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ に達している。そして、この傾向は、種々の生育時期、葉位において認められる。

(2) CERの個葉間変異と g_s および全窒素含量との関係

1981年8月31日、10:00~10:30 a.m. に $0.65 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ 以上の光強度の下で測定した13枚の第17葉のCERを、 g_s との対応関係において示したのが第2図である。CERと g_s との間には相関

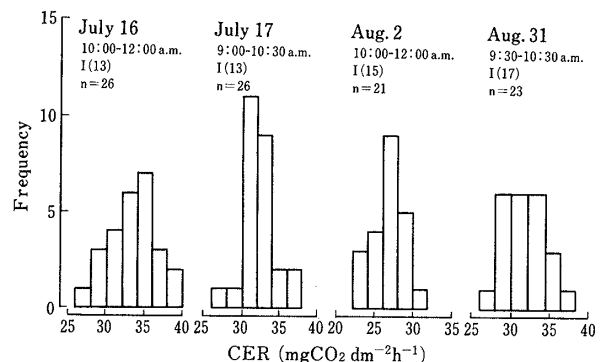


Fig. 1. Individual variation in CER.

Note:

- 1) Experimental year: 1981.
- 2) CER: single-leaf photosynthesis under saturation light intensity.
- 3) Materials: leaves at the equivalent positions on individual stems (main stems or vigorous primary tillers). Those leaves were showing very similar appearance at the time of measurement.
- 4) Roman number: the leaf position numbered from the uppermost full expanded leaf at the time of measurement.
- 5) Arabic numbers in the parentheses: leaf positions numbered from the lowermost leaf in the case of main stems and the equivalent positions in tillers.
- 6) n: number of leaves measured.

係数 0.922 (1% で有意) という密接な相関関係のあることが認められた。そこで、8月10日(穂孕期)から10月2日(完熟期)に至る各生育時期における CER と g_s との間の相関係数を求めた(第1表)。この計算に使用されたデータも、ほぼ同時刻、飽和光、同一葉位の条件を満たすものであるが、1

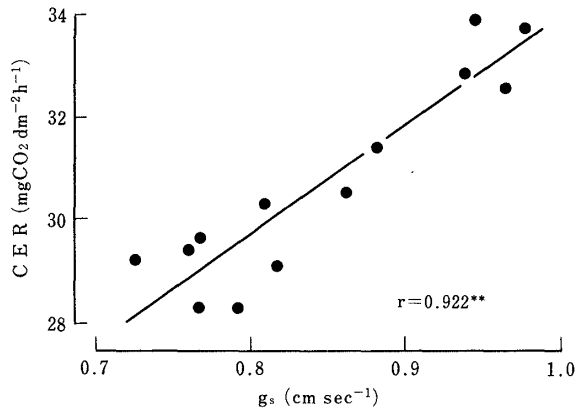


Fig. 2. Correlation between g_s and CER in a group of leaves.

Note:

- 1) Time of measurement: 10:00–10:30 a.m., Aug. 31, 1981.
- 2) g_s : stomatal conductance under saturation light intensity for photosynthesis.
- 3) Materials: uppermost full expanded leaves (the 17th or the equivalent leaves, when the position is numbered from the lowermost one).
- 4) Each solid circle denotes one leaf.
- 5) As for CER, see the note for Fig. 1.

回の測定に供した葉身の数が少ないために、相関の存在が有意水準に達しないこともある。しかしながら、生育時期、時刻、葉位のいかにかわらなく、CER と g_s との間に、密接な正の相関関係が存在することは明かである。

なお、水稻をはじめ多くの作物で葉身の全窒素含有率と CER との間に密接な関係があることが知られている^{8,18,19,25,26,27}。そこで、CER の個葉間変異が全窒素含有率と関連している可能性を考え、この点を検討してみたが、明確かつ一貫した関係は認め難かった(第3図、第2表)。

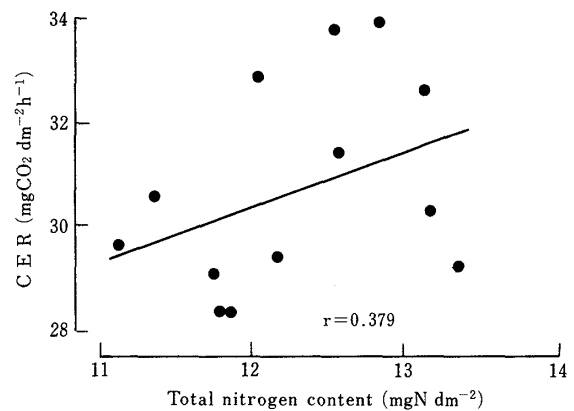


Fig. 3. Correlation between total nitrogen content and CER in a group of leaves.

Note:

- 1) Time of measurement and materials were just the same with those for Fig. 2.
- 2) Each solid circle denotes one leaf.
- 3) As for CER, see the note for Fig. 1.

Table 1. Correlation coefficients between g_s and CER for different leaf positions and dates.

Leaf position	Date									
	Aug.10	Aug.13	Aug.14	Aug.24	Sept.3	Sept.4	Sept.12	Sept.13	Sept.22	Oct.2
17	n 6	6	6	6	6	6	6	6	8	8
	r 0.882*	0.758	0.931**	0.688	0.956**	0.846*	0.836*	0.823*	0.808*	0.928*
16	n 6	6	6	5	5	5	—	4	8	8
	r 0.850*	0.948**	0.746	0.774	0.693	0.924*	—	0.846	0.802*	0.807*
15	n 6	6	6	—	—	—	—	—	—	—
	r 0.752	0.917**	0.078	—	—	—	—	—	—	—
14	n 5	4	4	—	—	—	—	—	—	—
	r 0.777	0.803	0.843	—	—	—	—	—	—	—

Note:

- 1) Experimental year: 1980.
- 2) Times of day when the measurements were conducted were different from case to case.
- 3) n: number of leaves used for the calculation of correlation coefficient.
- 4) As for CER and g_s , see the notes for Figs. 1 and 2, respectively.
- 5) As for leaf position expressed in Arabic number, see the note for Fig. 1.

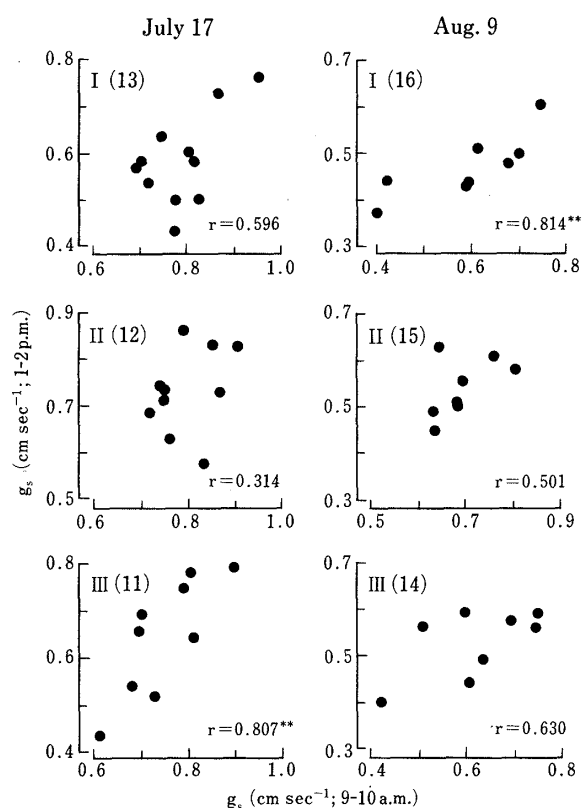


Fig. 4. Correlation between g_s values in the morning and those in the afternoon obtained for the same individual leaves.

Note :

- 1) Experimental year : 1981.
- 2) The position of leaves used as the materials is shown in Roman and Arabic numbers in each figure.
- 3) Each solid circle denotes one leaf.
- 4) As for g_s , and Roman and Arabic numbers, see the note for Fig. 1.

2. 個葉間における g_s の大小関係の時間安定性

(1) 個葉間における g_s の大小関係の時刻的安定性

一部のデータを用い各個葉の午前9~10時の g_s と午後1~2時の g_s との関係のみたところ、午前において高い値を示す個葉は午後においても高い g_s

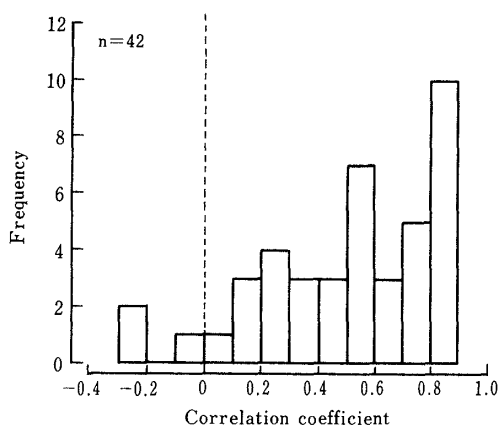


Fig. 5. Frequency distribution of magnitude of correlation coefficients between the g_s values in the morning and those in the afternoon obtained for the same individual leaves.

Note :

- 1) Experimental year : 1981.
- 2) Each correlation coefficient was derived from data obtained using a leaf group consisting of 8~12 leaves at the equivalent position on stems.
- 3) n : number of correlation coefficients.
- 4) The leaf groups were different in leaf positions and times of measurement but all the results are combined here.
- 5) As for the meaning of g_s , see the note for Fig. 2.

Table 2. Correlation coefficients between total nitrogen content and CER.

Leaf position	Date										
	Aug.10	Aug.13	Aug.14	Aug.24	Sept.3	Sept.4	Sept.12	Sept.13	Sept.22	Oct.2	
17	n 6	6	6	6	6	6	6	6	8	8	
	r -0.473	0.434	0.122	0.384	0.070	0.085	0.648	0.199	0.336	0.571	
16	n 6	6	6	5	5	5	—	4	8	8	
	r 0.373	0.598	0.381	0.560	-0.359	0.976**	—	0.657	0.244	0.505	
15	n 6	6	6	—	—	—	—	—	—	—	
	r 0.855*	0.468**	0.234	—	—	—	—	—	—	—	
14	n 5	4	4	—	—	—	—	—	—	—	
	r 0.881*	0.787	0.477	—	—	—	—	—	—	—	

Note :

Materials and times of measurement were just the same with those for Table 1.
As for symbols, see the note for Table 1.

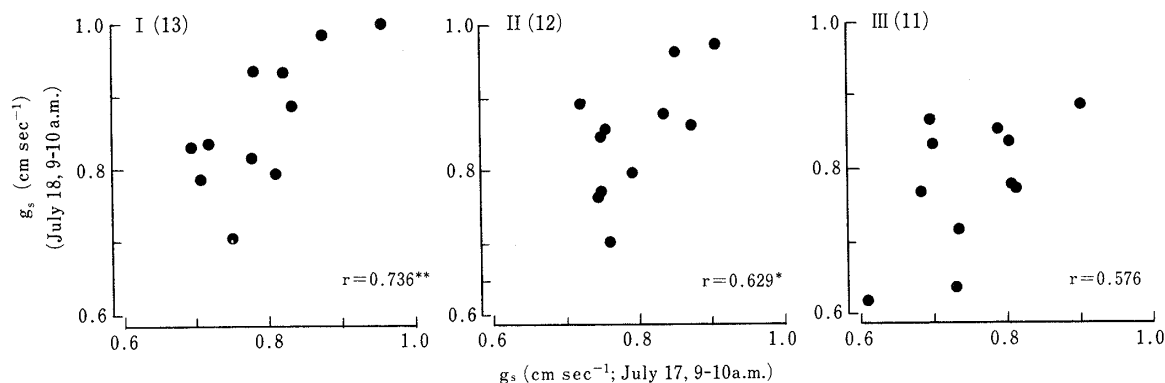


Fig. 6. Correlation between g_s values on two adjacent days for the same individual leaves.

Note:

- 1) Experimental year: 1981.
- 2) The position of leaves used as the materials is shown in Roman and Arabic numbers in each figure.
- 3) Each solid circle denotes one leaf.
- 4) As for g_s , and Roman and Arabic numbers, see the note for Fig. 1 and 2.

を示す傾向が認められた (第4図)。そこで、種々の生育時期、葉位について得た計42組の測定値から、第4図と同様に、午前と午後の g_s 値の間の相関係数を算出し、そのひん度分布を示した (第5図)。これをみると、各葉身の午前と午後の g_s 値の間の相関係数はほとんどの場合正の符号を示す。そして、42組中約6割の場合プラス0.5以上の値を示した。このことは、午前に高い g_s 値を示す葉身は午後にも高い g_s 値を示す傾向がかなり普遍的に存在することを示しているといえよう。

(2) 個葉間における g_s の大小関係の近接した日の間での安定性

7月17日と7月18日の午前9~10時に、同じ葉身について g_s を測定し、両日の g_s の関係を検討した (第6図)。この図によれば、I~IIIの3つの葉位のいずれにおいても、両日の g_s 値の間には正の相関がみられた。すなわち、17日に高い g_s 値を示した個葉はその翌日の18日にも高い g_s 値を示す傾向のあることが認められた。

そこで、種々の生育時期、葉位において、連続した日、あるいは4~5日の間において同じ一群の個葉について g_s を測定し、各個葉の両日の g_s 値の間の相関係数を算出した。こうして求めた相関係数のひん度分布を示したのが第7図である。相関係数はすべて正の符号を示し、全10回の事例のうち、6回において+0.60以上の値がみられた。このことから、高い g_s 値を示す個葉は、若干の日数を経過した後においても、やはり同様な性質を維持していることがわかった。

以上 (1), (2) の結果から、 g_s の個葉間におけ

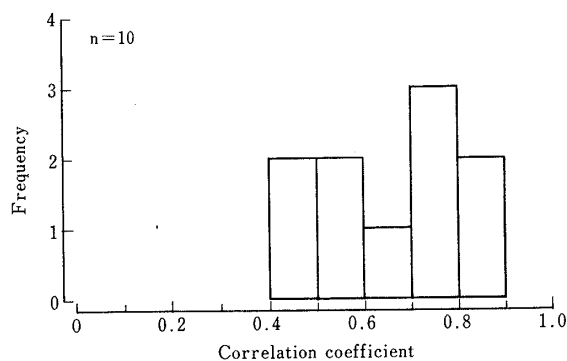


Fig. 7. Frequency distribution of magnitude of correlation coefficients between g_s values obtained on two adjacent days for the same individual leaves.

Note:

- 1) Experimental year: 1981.
- 2) Each correlation coefficient was derived from a leaf group consisting of 8~12 leaves at the equivalent position on stems.
- 3) n: number of correlation coefficients.
- 4) The leaf groups were different in leaf positions and times of measurement but all the results are combined here.
- 5) The interval between the first measurements and the second ones varied from one day to four days depending on the case.
- 6) As for the meaning of g_s , see the note for Fig. 2.

る大小関係は時間的にかなり安定していると考えられた。

3. 茎を単位とした g_s の変動

穂孕期において、外観上ほぼ均一な8本の茎をえらび、それらの上位3葉の g_s を測定した。そして、

各々の茎の2つの葉位の葉の g_s の間の関係を検討した (第8図). これをみると, 午前, 午後のいずれにおいても, 両葉位の g_s の間には正の相関が認められる. このことは, 上位葉の g_s が大きな茎では, 下位葉の g_s も大きいという傾向があることを意味する.

そこで, さらに, 種々の生育時期において, 外観上均一な一群の茎の最上位3葉の g_s を種々の時刻に測定した. そして, 各葉位の g_s の間の相関係数を算出し, その大きさのひん度分布を求めた (第9図).

ここにみられるように, 相関係数はほとんどの場合正の符号をとり, しかも, かなり大きな値を示す場合が多い. このことから, ある茎ではすべての葉位において g_s が大きく, 他のある茎ではすべての葉位において g_s が小さいという傾向のあることが認められた. 言い換えれば, g_s の個葉間の変異は

個々の茎を単位としてあらわれると言えよう. なお, 第9図によると, 第I葉と第II葉, および第II葉と第III葉との間の相関は, 第I葉と第III葉との間の相関よりも密なようにみえる. すなわち, 相互に隣あった葉身の間関係は, 位置的にへだたった葉身に比べ g_s 上の並行関係が密接であることが推察される. また, いずれの葉位間との相関も, 午前より午後時刻がすすんでからのほうが, 高くなるようにみえる.

4. CER, g_s の個葉間変異と出液速度との関係

8月10日 (穂孕期) から9月1日 (乳熟期) までの間, 計5日にわたって, CER, g_s , 出液速度の測定を葉位別に行った. 測定日ごとに, 外観上ほぼ均一な, 9本あるいは15本の主稈または低位一次分げつを1グループとして供試した.

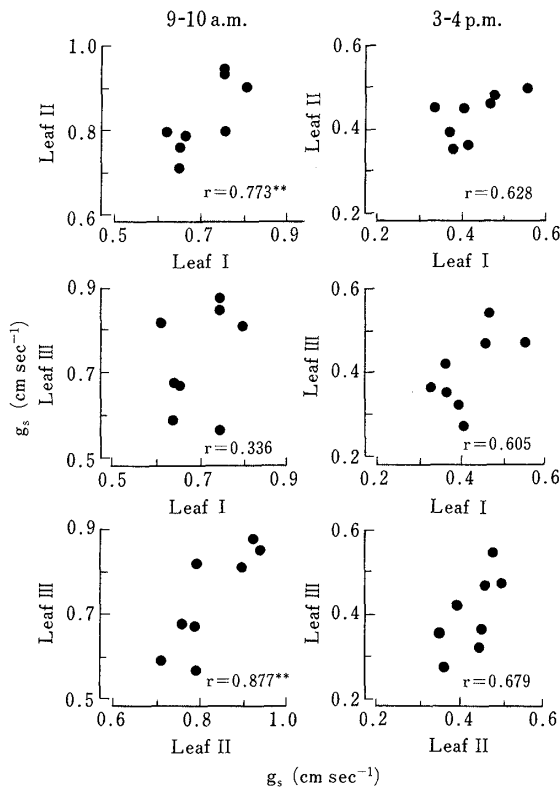


Fig. 8. Correlation between g_s values for two leaf positions on the same stem.

Note :

- 1) Date of measurement : Aug. 10, 1981.
- 2) I, II and III: the 1st, 2nd and 3rd full expanded leaf from the top, respectively.
- 3) Each solid circle shows the relation between two different leaves on the same stems.
- 4) As for g_s , see the note for Fig. 2.

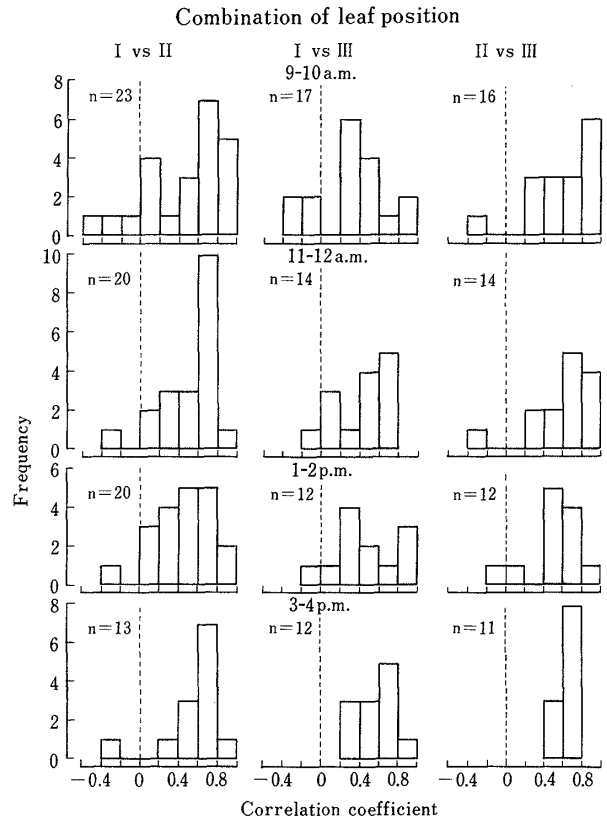


Fig. 9. Frequency distribution of magnitude of correlation coefficients between g_s values for two leaf positions on the same stem.

Note :

- 1) Experimental year : 1981.
- 2) Each correlation coefficient was derived from a stem group consisting of 8~12 stems.
- 3) n : number of correlation coefficients.
- 4) As for g_s , see the note for Fig. 2.
- 5) As for Roman numbers, see the note for Fig. 1.

第3表にみられるように、同一葉位の葉から成るグループの内部での CER と g_s との相関関係は、測定日、葉位にかかわらず一貫して大きい。出液速度は測定日の日中の気象条件により変動しやすいが、いずれの時期においても上位葉ほど大きな値を示すという傾向は一貫していた。

出液速度は、 g_s 、CER のいずれともほとんどの場合正の相関関係を示すが、第I葉においては、他の葉位に比べ出液速度と g_s 、CER との関係が比較的小さいようにみえた。

つぎに、8月15日および9月1日において、外観上ほぼ均一な茎をそれぞれ9本および15本をえらび、上位3葉の出液速度を測定した。そして各々の茎の第I葉と第III葉および第II葉と第III葉との間にみられる出液速度の関係を検討した（第10図）。これをみると、いずれの場合においても、両葉位間の出液速度の間には正の相関が認められた。すなわち、上位葉の出液速度が大きい茎では、下位葉の出液速度も大きいという傾向のあることを示している。

そこで、さらに、種々の生育時期において一群の茎について求めた各葉位の出液速度の間の相関係数のひん度分布を求めた（第11図）。

ここにみられるように、相関係数は、多くの場合正の符号をとり、しかも、全事例17例のうち11例において+0.40以上、また7例においては+0.60以上の値であった。このことから、ある茎ではすべての葉位において出液速度が大きく、他の茎ではすべての葉位において出液速度が小さいという傾向のあることが認められた。すなわち、出液速度の大小の違いは個々の茎を単位として発現していることが推察された。なお、第11図を詳細にみると、第I葉と第II葉、および第II葉と第III葉との間の相関は、第I葉と第III葉との間の相関よりも密接であるようにみえた。すなわち、相互に隣あった葉身の間には、位置的にへだたった葉身に比べ出液速度にみられる相関係数が強いようであった。このことは、3.において認められた g_s の葉位間関係と一致していた。

考 察

さきに述べたように、外観上ほぼ均一な茎（主稈または低位の一次分げつ）の同一葉位の個葉多数について、ほぼ同一時刻に、飽和光下で測定を行った場合であっても、個々の葉身によって CER にかなり大きな差異がみられた。

Table 3. Correlation coefficients for various combinations among g_s , CER and bleeding rate.

Date	Leaf position	n	g_s -CER	Bleed.- g_s	Bleed.-CER	Mean bleeding rate (mgH ₂ O h ⁻¹)
Aug.10	16	15	0.823**	-0.013	0.055	73.4
	15	15	0.886**	0.838**	0.880*	25.6
Aug.14	17	9	0.832**	0.328	0.234	118.3
	16	9	0.918**	0.503	0.649	75.6
	15	9	0.885**	0.307	0.445	29.2
Aug.20	17	15	0.898**	0.394	0.567*	124.2
Aug.22	17	9	0.962**	0.217	0.119	88.5
	16	9	0.919**	0.505	0.631	63.9
	15	9	0.792*	0.250	0.266	16.4
Sept.1	17	9	0.888**	0.691*	0.773*	88.3
	16	9	0.959**	0.924**	0.983**	65.9
	15	9	0.928**	0.846**	0.933**	15.5

Note :

- 1) Experimental year : 1982.
- 2) g_s , CER and bleeding rate were measured with the same individual leaves.
- 3) Values of g_s and CER used for calculating correlation coefficients were means of values obtained in the morning and those in the afternoon, respectively.
- 4) Bleeding rates were measured after sunset using the leaves in which g_s , and CER were measured in the daytime.
- 5) As for CER and leaf position expressed in Arabic numbers, see the note for Fig. 1.
- 6) As for g_s , see the note for Fig. 2.
- 7) n : number of leaves used for measuring g_s , CER and bleeding rate.

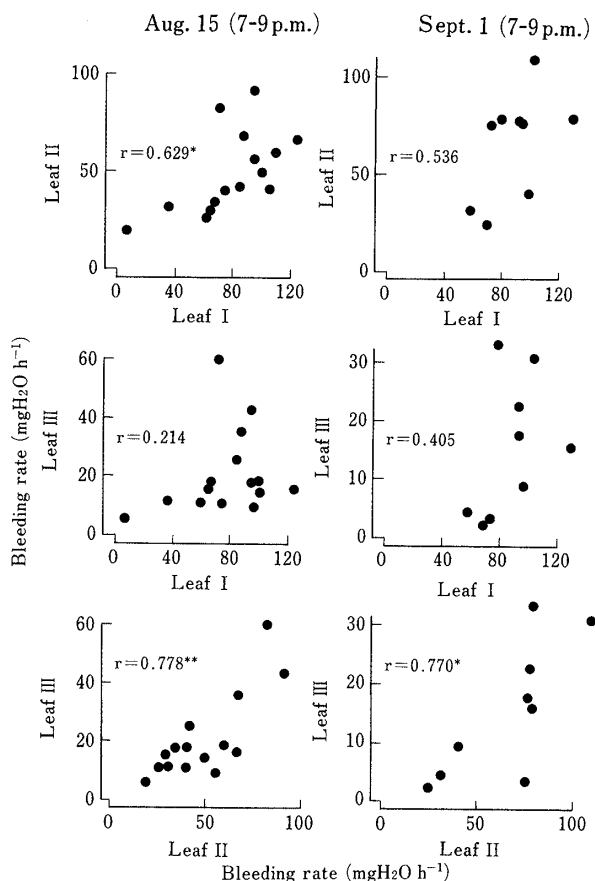


Fig. 10. Correlation between bleeding rates for two leaf positions on the same stem.

Note:

- 1) Experimental year: 1982.
- 2) I, II and III: the 1st, 2nd and 3rd leaf from the uppermost full expanded leaf, respectively.
- 3) Bleeding rates were measured after sunset.
- 4) Each solid circle shows the relation between two different leaves on the same stem.

以下、この CER の個葉間変異の基礎について検討してみたい。

水稻では、葉身の全窒素含量と CER との間に高い正の相関が存在することが知られている^{8,18,19,25,26,27}。水稻では全窒素の大部分はたんぱく態窒素である¹⁸。このことから考えると、全窒素は、光合成関連葉内要因を CO₂ 拡散系に関するものと光合成反応系に関するものに分けた場合、後者に関係が深いものと思われる。著者らは、CER の個葉間変異を全窒素で説明することを検討してみたが、既に述べたように、それは困難であった。

いっぽう、CER の個葉間変異は、CO₂ 拡散に関する要因である g_s とつねに密接に関連していた。そこで、以下においては、おもに g_s を中心として

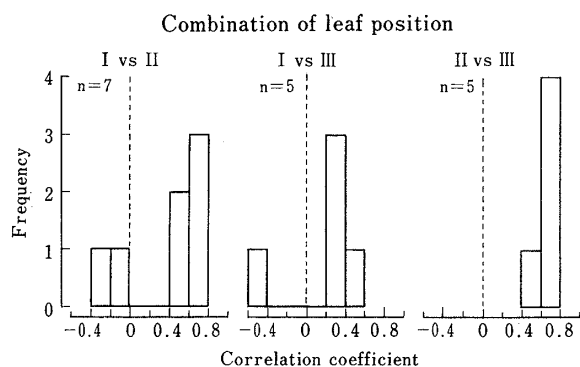


Fig. 11. Frequency distribution of magnitude of correlation coefficients between bleeding rates for two leaf positions on the same stems.

Note:

- 1) Experimental year: 1982.
- 2) Each correlation coefficient was derived from a stem group consisting of 9~15 stems.
- 3) Roman numbers: the leaf positions, see the note for Fig. 1.
- 4) n: number of correlation coefficients.
- 5) Bleeding rates were measured after sunset.

個葉間変異の基礎を考察することとする。

気孔開度に周期的変動がみられることがいくつかの植物で報告されている^{3,17,24}。このことから、水稻においても気孔開度に周期的変動があり、測定時にたまたま開度が大きな phase にあった個葉と、小さい phase にあった個葉とのちがいが g_s の個葉間差、ひいては CER の個葉間差を生んだ可能性が考えられる。しかし、第4図、第6図などに示されるように、時刻、あるいは日を通じてある個葉は一貫して高い g_s 値を維持し、また他のある個葉は一貫して低い g_s 値を示す傾向が認められた。 g_s の個葉間差の一部が個々の葉身の気孔開度の周期的変動により生じた可能性を完全に否定することはできないが、前記の事実からそれとは異なる要因が大きく関与しているものと考えるのが妥当のように思われる。

その要因を考えるうえで興味あるのは、第3表に示すように、葉身基部からの出液速度と g_s 、CER との間にかなり強い正の相関関係が存在することである。

気孔開度が葉の水分状態に強く依存することはよく知られている^{1,6}。葉の水分状態は、蒸散による水の損失と、通導組織を通じての水の供給との両者により決まる。そしてまた、水稻では、吸水が抑制されていなくても、吸水が蒸散に追いつかず葉の水

ポテンシャルが低下すると、気孔はそれに著しく敏感に反応して閉じることが知られている^{5,6)}。

葉への水の流入の原動力となるのは、ひとつには蒸散を通じて作り出された根-葉-茎の水ポテンシャルの勾配である^{14,23)}。もうひとつは、根圧つまりいわゆる根が能動的に水を地上部に押し上げる力である^{2,4,14,28)}。本実験では、各葉位の葉身の基部を切断し、この部分で出液速度を測定した。したがって、根とこの部分との間に稈と葉鞘が介在していたが、出液速度は要するに、各葉身への水の能動的な供給力を示すとみなしてよいであろう。平沢らによれば、本実験と同様な方法で測定した出液速度は、日中蒸散が盛んな時の葉の蒸散速度の10%弱にしか相当せず、この割合は大きいとはいえない。しかしながら、生理的水不足が起こるかどうかという限界的な状況の下では、この小さな部分についてのちがいが葉の水分状態、ひいては気孔開度と CER に大きな影響を及ぼすことも考えるところである。

いっぽう、出液速度と関連して、地下部から地上部へ送られるサイトカニンについても考慮する必要がある。ヒマワリ¹³⁾、タバコ¹⁵⁾、トマト²⁹⁾など各種植物において、根および出液中にサイトカニン様物質が含まれていることが明らかにされている。水稻の根および株切断面からの出液においてもサイトカニンの存在が確認されている^{21,30)}。これらの事実からサイトカニンが根でつくられ地上部に送られると考えられている³⁰⁾。葉への能動的な水の供給が多い場合には、それに伴ってサイトカニンの供給も多い可能性がある。サイトカニンには、葉のタンパクレベルを維持し^{20,21,22)}、気孔開度を大きくする作用がある^{12,16)}。したがって、出液速度と g_s 、CER は単に水を介してのみならずこのような機作を通じても相互にむすびついている可能性も考えられる。今後、出液速度と気孔開度をむすぶ因果関係を生理学的に究明する必要がある。

つぎに、 g_s の個葉間変異が個々の茎を単位としてあらわれることについて考えてみたい。本実験で得られた g_s と出液速度との関連 (第3表) を考えると、前記の傾向は、各葉身基部からの出液速度が茎を単位として変異する (第10図、第11図) ことにもとづいている可能性が考えられる。

では、出液速度が茎を単位として変異するという傾向は、どのようにして生じるのであろうか。出液速度は一般に根圧と関係しているとされている^{2,28)}。水稻においても、根圧には吸水能力と関連した根の

生理的活性が関与していることが示唆されている⁴⁾。したがって、本実験で観察された各葉身基部からの出液には、根圧あるいは根の生理的活性が密接に関連していることが推察される。今回の植え付け本数は1株4本であり、ひとつの株についてみると、4本の主稈とそれらから分枝した分けつ合わせて平均16~18本の茎から構成されており、各茎の下位要素からはかなりの数の根が出現していた。しかしながら、地上部の外観が似ている茎においても、何らかの原因により所有する根の量やその生理的活性には差異があり、それに応じて、各茎に着生している根の生理的活性に差が生まれることはありえよう。そして、根の生理的活性が高く大きな根圧をもつ茎では着生する個葉が全般的に大きな出液速度を示し、根の生理的活性が低く小さな根圧をもつ茎では各葉身の出液速度が小さくなっていることが推察される。

最後に、作物生産の立場から考えるならば、個々の葉身がその光合成機能を十分に発揮することは強く望まれるところである。したがって、葉群を構成しているすべての個葉が CER の差異の上限値を実現することをめざしたい。そのための方法を明らかにするためにも、さきに論じた点について、いっそう掘り下げた検討が必要であろう。

謝辞 本研究を行うにあたり、角田公正教授 (現名誉教授) はじめ東京大学田無農場の方々には大変お世話になった。また、出液速度の測定に関し、東京農工大学農学部石原邦教授より有益な助言を戴いた。ここに記して厚くお礼を申し上げる。

引用文献

1. Boyer, J.S. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46: 236—239.
2. 藤井義典・田中典幸 1957. 水稻幼苗における溢液作用と品種の早晚について. *日作紀* 25: 131—132.
3. Heath, O.V.S. and T.A. Mansfield 1962. A recording porometer with detachable cups operating on four separate leaves. *Proc. Roy. Soc. London B* 156: 1—13.
4. 平沢 正・荒木俊光・松田永一・石原 邦 1983. 水稻葉身基部の出液速度について. *日作紀* 52: 574—581.
5. ———・—————・石原 邦 1987. 水稻の吸水速度と蒸散速度の相互の関係について. *日作紀* 56: 38—43.
6. ———・飯田幸彦・石原 邦 1988. 水稻葉身の拡散伝導度、光合成速度に及ぼす葉の水ポテンシャルと空気湿度の影響の相互関係. *日作紀* 57: 112—118.
7. 石原 邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良 1972. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関

- 係. 第4報 気孔開度と光合成速度との関係. 日作紀 41: 93—101.
8. ———・飯田 修・平沢 正・小倉忠治 1979. 水稻葉身の窒素濃度と光合成速度との関係—気孔開度・気孔伝導度に着目して—. 日作紀 48: 543—550.
 9. ———・黒田栄喜 1986. 水稻葉身の光合成速度に対する空気湿度の影響. 日作紀 55: 458—464.
 10. 黒田栄喜・玖村敦彦・村田吉男 1987. 圃場条件下における個葉の CO₂ 交換速度およびその関連要因の同時測定装置について. 日作紀 56: 51—58.
 11. ———・———・——— 1989. 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析. 第1報 圃場条件下における個葉光合成の実態とその支配要因. 日作紀 58: 342—346.
 12. Kirkham, M.B., W.R. Gardner and G.C. Gerloff 1974. Internal water status of kinetin-treated, salt-stressed plants. *Plant Physiol.* 53: 241—243.
 13. Klämbt, D. 1968. Cytokinine aus *Helianthus annuus*. *Planta* 82: 170—178.
 14. Kramer, P.J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, New York and London. 187—234.
 15. Kulaeva, O.N. 1962. The effect of roots on leaf metabolism in relation to the action of kinetin on leaves. *Fiziol. Rast.* 9: 229—239.
 16. Kuraishi, S. and F. Ishikawa 1977. Relationship between transpiration and amino acid accumulation in *Brassica* leaf discs treated with cytokinins and fusicoccin. *Plant Cell Physiol.* 18: 1273—1279.
 17. Meidner, H. and T.A. Mansfield 1968. *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill, London.
 18. Morita, K. 1978. A physiological study on the dynamic status of leaf nitrogen in rice plants. *Bull. Hokuriku Natl. Agric. Exp. Stn.* 21: 1—61.
 19. 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 D9: 1—169.
 20. 折谷隆志・葭田隆治 1967. 作物の窒素代謝に関する研究. 第2報 切断葉の窒素代謝に及ぼすカイネチンの影響について. 日作紀 36: 509—513.
 21. ———・——— 1969. ———— 第4報 水稻葉片の葉緑素レベルに及ぼす化学物質並びに水稻根より抽出されたサイトカイニン様物質の影響について. 日作紀 38: 459—465.
 22. Oritani, T. and R. Yoshida 1973. Studies on nitrogen metabolism in crop plants XII. Cytokinins and abscisic acid-like substances levels in rice and soybean leaves during their growth and senescence. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 42: 280—287.
 23. Slatyer, R.O. and S.A. Taylor 1960. Terminology in plant- and soil-water relations. *Nature* 187: 922—924.
 24. Stälfelt, M.G. 1929. Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. *Planta* 8: 287—340.
 25. 武田友四郎・玖村敦彦 1957. 水稻に於ける収量成立過程の解析. (I) 窒素条件が葉面積, 同化能率及び呼吸能率に及ぼす影響. (II) 受光態勢並に物質生産経過に及ぼす窒素条件の影響について. 日作紀 26: 165—175.
 26. 津野幸人 1971. 葉の無機養分含量と光合成. 戸刈義次監修. 作物の光合成と物質生産. 養賢堂, 東京. 82—85.
 27. 内田直次・伊藤 亮・村田吉男 1980. 作物の葉における光合成機能の発達と衰退に関する研究. 第1報 イネ葉の発達過程における変化. 日作紀 49: 127—134.
 28. van Overbeek, J. 1942. Water uptake by excised root systems of the tomato due to non-osmotic forces. *Am. J. Bot.* 29: 677—683.
 29. van Staden J. and G.G. Dimalla 1977. A comparison of the endogenous cytokinins in the roots and xylem exudate of nematode-resistant and susceptible tomato cultivars. *J. Exp. Bot.* 28: 1351—1356.
 30. Yoshida, R. and T. Oritani 1974. Studies on nitrogen metabolism in crop plants. XIII. Effects of nitrogen top-dressing on cytokinin content in the root exudate of rice plant. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 43: 47—51.