

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3報 光合成速度の時刻による変動とその生理的基礎*

黒田 栄喜**・玖村 敦彦

(東京大学農学部)

平成元年4月30日受理

要旨：圃場条件下において、水稻個葉の光合成速度 (CER) は、葉面光強度が光合成の光飽和点を越えている場合にも、時刻のすすみに伴い低下する。この現象を CER の時刻による変動と名付け、その特徴と生理的基礎につき検討した。(1) さまざまな年度、生育時期、天候、葉位において、9-10時および15-16時の2つの時間帯の CER を比較した。46例の平均で、前者に対する後者の低下率は19%であった。(2) 時刻のすすみに伴う CER の低下は、気孔伝導度 (g_s) の低下と関連していることが認められた。(3) 日中における g_s の低下は、葉群上で測定された蒸発計蒸発速度が大きい日ほど大であった。(4) 日中における CER の低下は上位葉よりも下位葉において大であった。この傾向は、日中における g_s の低下が上位葉よりも下位葉で大きいことにもとづくものと考えられた。

キーワード：蒸発速度、気孔伝導度、光合成の低下程度、個葉光合成、水稻、葉位。

Single Leaf Photosynthesis of Rice Plants under Field Conditions III. Variation in single-leaf photosynthesis with time of day and its physiological base: Eiki KURODA** and Atsuhiko KUMURA (*Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

Abstract : Under field conditions, the photosynthetic rate of single leaves (CER) declined with time of day even in the case where light intensity at the leaf surface was kept higher than the saturation point. The characteristics of this kind of variation of CER and its physiological base were examined. (1) The average degree of depression*** for 46 cases including various years, growth stages, weather conditions and leaf positions was estimated to be 19%. (2) This kind of depression was closely correlated with a depression in stomatal conductance (g_s). (3) Degree of depression in g_s with time was large in the condition that evaporation rate evaluated above the leaf canopies was large. (4) The degree of depression in CER was larger in lower leaves than in upper leaves because the depression in g_s was larger in the latter leaves.

Key words : Degree of depression in CER, Evaporation rate, Leaf positions, Rice plants, Single-leaf photosynthesis, Stomatal conductance.

著者らは、既報¹³⁾において、個葉の光合成速度 (以下、CER) が、午前中のかかなり早い時刻に最大値に達し、その後時刻のすすみとともに低下するという結果をえた。CER のこのような変化は、葉面光強度が光飽和点を越えている場合にも認められ、このことから、何らかの葉内要因の時刻的变化にもとづくことが示唆された。著者らはこのような時刻のすすみに伴う CER の変化を“光合成速度の時刻による変動”とよぶこととし、本報において、その特徴と生理的基礎を検討した。

材料と方法

本報の検討に供したデータは、主に前報^{13,14)}と同じく、1980、1981及び1982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水稻品種日本晴についてえられたものである。これらに加えて、一部の検討では、1979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測定結果も用いた。

1979年5月18日に、葉齢3.2~3.8の稚苗を本田に機械移植した。栽植密度は、条間28cm、株間16cm (22.3株/m²)、1株3~7本植えである。追肥として窒素成分で10a当たり2.0kgの硫酸を7月28日に施用した。その他の栽培条件は、他の年度と同様であった。生育は順調で、主稈葉数は17枚、開花盛期は8月18日~20日であり、収量は400kg/10a程度であった。

個葉の光合成速度、気孔伝導度 (以下、 g_s) および気象要因の測定法は、前報¹³⁾に述べた通りである。

* 本研究の一部は第180回講演会 (昭和60年9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, Iwate 020, Japan.

*** (% depression in CER from 9—10 a. m. to 3—4 p. m.)

結果

1. CER の時刻による変動の態様とその程度

まずはじめに、CER の時刻のすすみに伴う変動の態様を概観するために、第17葉 (I, 止葉: 葉位の表記法は前報¹³⁾と同じ) 約6枚の CER, g_s および葉面光強度の平均値の時刻的变化を示した (第1図)。これをみると、CER は、日出後時刻のすすみとともに増大し、午前のかなり早い時刻に最大値に達し、その後減少する。この傾向は葉面光強度の時刻的経過に類似しているが、CER のほうが葉面光強度に比べかなり早い時刻から減少過程に入る。そして、この CER の減少は、すべての葉の葉面光強度が光飽和点 ($0.65 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) 以上のレベルを保っている場合においても明らかに進行している。

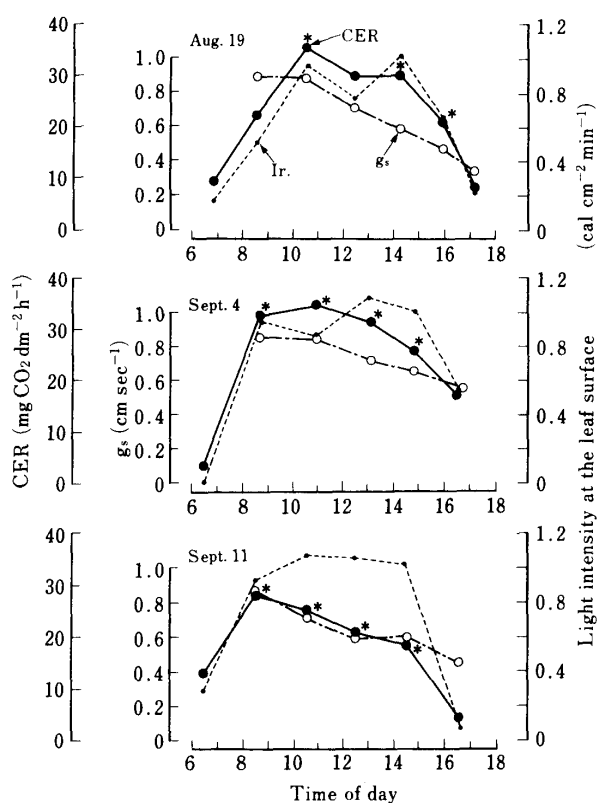


Fig. 1. Diurnal changes of single-leaf photosynthesis (CER), stomatal conductance (g_s) and light intensity at the leaf surface (Ir).

- 1) Experimental year: 1979.
- 2) Materials: flag leaves of main stems or vigorous primary tillers.
- 3) Each circle denotes the mean for 6 single leaves.
- 4) Asterisks show all the leaves measured were receiving light stronger than the saturation point.

Table 1. Depression in CER with time of day.

Year	Date	Leaf position	CER ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$)		Degree of depression (%)	
			9-10a.m. (A)	3-4p.m. (B)		
1980	Aug.13	I (17)	23.5	19.5	17.0	
		II (16)	34.0	25.4	25.3	
		III (15)	33.5	26.6	20.6	
	Aug.14	I (17)	26.8	25.6	4.5	
		II (16)	31.0	29.8	3.9	
		III (15)	29.6	22.5	24.0	
	Sept.3	I (17)	38.7	34.7	10.3	
	Sept.4	I (17)	37.3	31.3	16.1	
	Sept.12	I (17)	34.4	24.9	27.6	
	Sept.13	I (17)	26.1	23.7	9.2	
	Sept.30	I (17)	13.7	11.6	15.3	
	Oct.4	I (17)	12.9	10.4	19.4	
1981	July 19	I (13)	31.1	26.7	14.1	
	July 23	I (14)	26.4	23.0	12.9	
		II (13)	26.6	18.4	30.8	
	July 31	I (15)	28.5	23.7	16.8	
		II (14)	27.8	21.4	23.0	
		III (13)	20.6	13.6	34.0	
	Aug.1	I (15)	26.9	23.4	13.0	
	Aug.2	I (15)	27.3	24.0	12.1	
		II (14)	26.6	21.2	20.3	
	Aug.4	I (15)	26.8	24.2	9.7	
	Aug.26	I (17)	33.0	25.4	23.0	
	Aug.27	I (17)	27.0	22.5	16.7	
	Aug.30	I (17)	32.3	25.1	22.3	
	Aug.31	I (17)	34.3	27.9	18.7	
	Oct.4	I (17)	10.6	6.9	34.9	
	1982	Aug.6	I (17)	29.8	22.6	24.2
			II (16)	36.8	28.8	21.7
		Aug.10	I (17)	32.4	27.8	14.2
			II (16)	38.5	29.5	23.4
		Aug.14	I (17)	29.6	24.3	17.9
			II (16)	36.0	30.7	14.7
			III (15)	33.3	27.5	17.4
		Aug.20	I (17)	32.9	25.5	22.5
		Aug.22	I (17)	35.2	27.8	21.0
		II (16)	27.8	20.7	25.5	
		III (15)	25.4	17.9	29.5	
Aug.24		I (17)	39.8	33.6	15.6	
	II (16)	32.1	26.8	16.5		
Sept.1	I (17)	29.9	24.6	17.7		
	II (16)	23.9	17.3	27.6		
	III (15)	15.6	12.7	18.6		
Sept.13	I (17)	17.4	13.2	24.1		
	II (16)	11.5	9.7	15.7		
Mean Value			28.3	23.0	19.1	
			± 7.2	± 6.3	± 6.8	

- 1) Leaf position: Roman numbers denote the positions numbered from the uppermost full expanded leaves at the time of measurement. Arabic numbers in parenthesis, the positions numbered from the base of stem.
- 2) Degree of depression was expressed as $(A - B) / A \times 100$.
- 3) Values are means for 6 leaves.

る。

そこでつぎに、時刻のすすみに伴う CER の低下程度を把握するために、9~10時および15~16時の両時刻の飽和光下の CER を多くの測定日において比較した (第1表)。CER の低下程度は、個々のケースでかなり異なっているが、3箇年46例についてみた低下程度は絶対値で1.2~9.5 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹、平均値で5.3 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹であった。また、午前の値に対する午後の値の低下率は、平均値で19%であった。つぎに、第1表の数値を葉位別にまとめてみると (第2表)、CER の低下程度は、下位葉で上位葉よりも大きい傾向のあることが認められた。

2. CER の時刻による変動と g_s との関係

午前8時頃までは葉身に付着している露の影響のため、g_s の正確な測定は不可能であった。しかし、測定された時刻の範囲内では、g_s はそれぞれの日の最初の測定時刻である8~9時頃に最大値を示し、その後は時刻のすすみとともに低下した。

そこで、それぞれの測定日における g_s と CER の関係を検討するために、葉面光強度が光飽和点を超えている場合の両者の関係を図示した (第2図)。図中の矢印は、時刻の進行方向を示している。この図から明らかのように、時刻のすすみに伴う CER の低下は、g_s の低下と密接に関連していることが認められた。

3. CER の時刻による変動の日による相違と g_s との関係

すでに、CER の時刻による変動の程度は日によってかなり異なる (第1表) こと、そして、それぞれの日において CER の時刻のすすみに伴う低下は

Table 2. Difference in degree of depression in CER and g_s among leaf positions.

Leaf position	n	Degree of depression in	
		CER	g _s
		%	%
I	13	16.2	19.7
II	13	20.4	23.2
III	6	24.0	25.4

- 1) Data collected in 1980, 1981 and 1982 were combined.
- 2) As for leaf position, see the note 1) for Table 1.
- 3) n denotes the number of depression rates used for calculating each figure in the columns of CER and g_s.
- 4) Degrees of depression for CER and g_s were calculated in the way described in the note 2) for Table 1.

g_s のそれと密接に関連していることがわかった (第2図)。そこでつぎに、それぞれの測定日の9~10時から15~16時にかけての CER の低下程度を同じ時間帯における g_s の低下程度に対しプロットし、CER の低下程度と g_s の低下程度との対応関係を検討した (第3図)。この図をみると、CER の低下程度と g_s のそれとの間には、相関係数0.780の高い正の相関関係 (1%で有意) のあること、つまり、g_s の低下程度が著しい日には CER の低下も大きいという傾向があることがわかった。

つぎに、いくつかの測定日において、14時から約1.5時間間の蒸発計蒸発速度¹³⁾と9~10時か

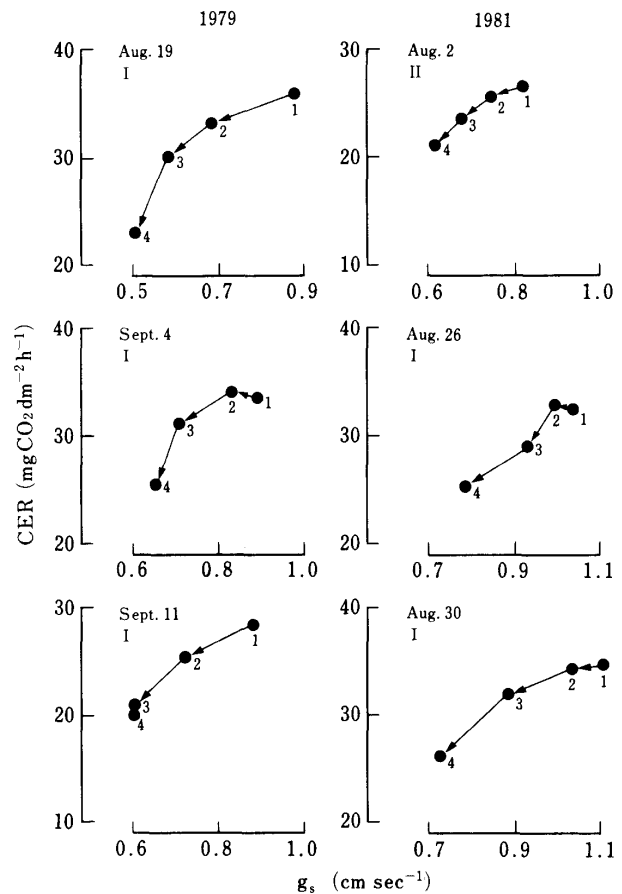


Fig. 2. Correlation between g_s and CER.

- 1) Materials: the uppermost (I) or the second (II) leaves of main stems or vigorous primary tillers.
- 2) Each circle denotes the mean for 6 single leaves.
- 3) Numerals by the sides of solid circles show the times of measurement.
1, 9--10 a.m. ; 2, 11--12 a.m.
3, 1--2 p.m. ; 4, 3--4 p.m.
- 4) g_s and CER were measured under saturation light intensity.

ら15~16時にかけての g_s の低下程度との関係を検討した(第4図)。この図から、両者の間には相関係数0.579(5%で有意)の相関関係が認められ、蒸発速度が大きい日には g_s の低下程度が大きいという関係のあることがわかった。

考 察

午前に比べ午後のほうが、同じ光強度の下で比較しても光合成値が低いことはすでにかなり多くの植物で報告^{1,10-12,15,17-20,22,25})されている。また、このような現象がみられる場合に、気孔開度の低下がみられることについてもいくつかの報告^{10,15,18,22})がある。しかし、種々の年度、生育段階、天候、葉位について広汎な調査(46例)を行い、午前から午後にかけての光合成速度の低下の程度について、かなり一般性があると見られる結果を導いた点は本報告の特色と考えられる。

光合成速度を規定する内的要因は、葉の外圍空気から葉緑体反応中心までの CO_2 の拡散に関与するものと、葉緑体中の光合成反応系の活性とに大別することができる。したがって、CER の時刻的変動

も、前記二者のうちのいずれか、あるいは両者の時刻的变化にもとづくにちがいない。前者すなわち CO_2 拡散過程に関する要因の大要は気孔伝導度(g_s)でとらえることができるであろう。いっぽう、光合成反応系の活性は、実測された CER と g_s の値をもとにして、若干の仮定を置いたうえ計算により求めることができ、葉肉伝導度の名でよばれている。本報では、測定が野外条件下で行われた個々の測定の精度が必ずしも高くないと考えられたこと、なるべく仮定を設けたくなかったことから、葉肉伝導度の算出は行わなかった。そこで、もっぱら、 g_s の面から時刻のすすみに伴う CER 低下の機作を考察してみたい。

すでに第2図に示したように、時刻のすすみに伴う CER の低下は g_s の低下とつねに密接に関連している。また、9~10時から15~16時にかけての CER の低下程度は日によってかなり異なるが、この間における g_s の低下が大きい日には CER の低下も大きいという関係が多数の事例からきわめて明瞭である。これらのことから、CER の時刻による変動の、少なくともひとつの大きな要因は気孔開度の

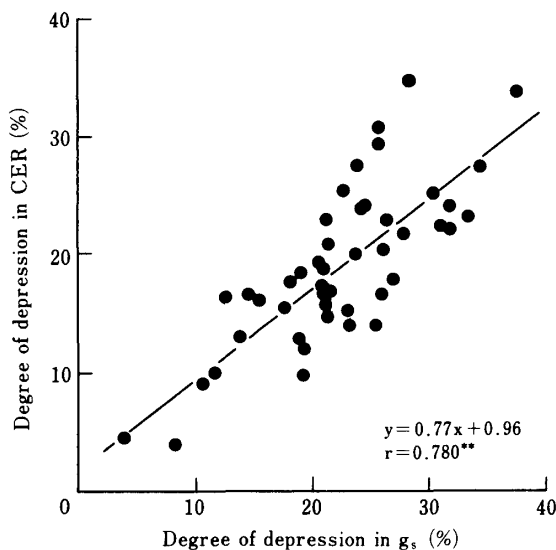


Fig. 3. Correlation between degree of depression in g_s and that in CER.

- 1) Data collected in 1981, 1982 and 1983 were combined.
- 2) Each circle denotes the mean for 3~8 leaves at the equivalent position on stems.
- 3) All of g_s and CER values were obtained under saturation light intensity for photosynthesis.
- 4) Degrees of depression were calculated as
$$\frac{(\text{value at 9-10 a.m.}) - (\text{value at 3-4 p.m.})}{(\text{value at 9-10 a.m.})} \times 100.$$

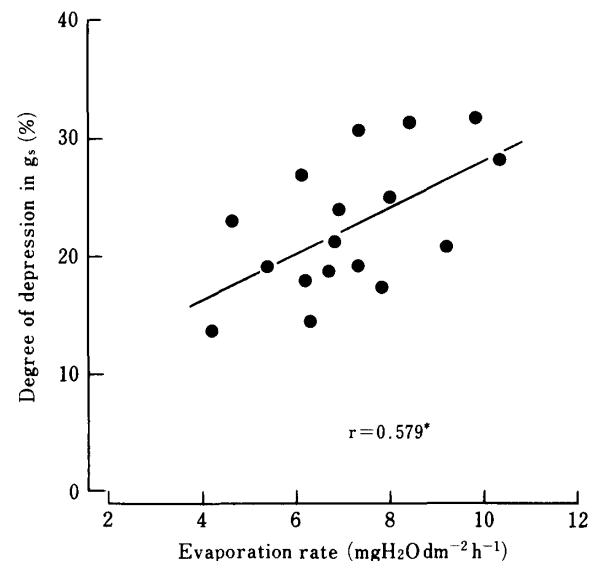


Fig. 4. Correlation between evaporation rate and degree of g_s depression.

- 1) Data collected in 1981 and 1982 were combined.
- 2) Each circle denotes the mean for 3~8 leaves at the equivalent position on stems.
- 3) g_s values were obtained under saturation light intensity for photosynthesis.
- 4) As for "degree of depression" see the note 4) for Fig. 3.
- 5) Evaporation rates were evaluated in 2:00-3:30 p.m. with Piche's evaporimeter situated above the leaf canopy.

減少であると考えてよいであろう。

では、 g_s の時刻のすすみに伴う低下はどのようにしておこるのであろうか。一般に、気孔開度あるいは g_s は葉内および葉の外圍空気の水分状態により影響を受けることが知られている。すなわち、葉の水ポテンシャルが低下すると g_s は減少する^{2,3,5,7,8,16}。そして、水稻は葉の水ポテンシャルに対する気孔の反応が最も敏感な植物のひとつとされている^{3,4,5}。本実験においては、葉内の水分状態の測定は行っていない。しかし、湛水状態下の水稻で蒸散の盛んな晴天の日には、午前から午後にかけて時刻とともに葉の水ポテンシャルが低下することが明らかにされている^{3,7,8}。これは吸水が蒸散に追いつかないためと思われ、こうしておこる葉の水ポテンシャルの低下が g_s の低下をもたらすひとつの要因であるとされている⁴。

いっぽう、気孔開度は葉の外圍空気の湿度により直接的にも影響され、それが低い場合には減少することが報告されている^{5,9,21,23,24}。既報¹³のように、通常の天候の下では、時刻のすすみとともに、次第に飽差が増大する。このことは、湿度低下の直接的影響にもとづく g_s の減少を招くであろう。第4図のように、蒸発計蒸発速度が大きい日には午前から午後にかけての g_s の低下が著しいという傾向がみられた。蒸発計蒸発速度が大きいのは、日射が強く、空気が乾き、風速が大きい場合である。つまり、蒸散による葉からの水分損失を増大させ、また、直接的影響を通じて気孔の閉鎖を招くような場合にほかならない。CER の時刻による変動の程度が、日によってかなり異なるのは、日射、空気湿度、風速が日によって相当ちがうためと思われる。

午前から午後にかけての CER の低下程度は下位葉ほど大きく、この傾向は g_s についての同様な傾向と並行していた (第2表)。このこと、並びにさきに述べたこと (10頁) から、下位葉ほど CER の低下程度が大きいのは、 g_s の低下程度が大きいためと考えられる。水稻の気孔開度の時刻的な経過が葉位により異なることは石原ら⁶がすでに報告しているが、著者らも後報において水分収支の面から検討したいと考えている。

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大変お世話いただいた。ここに記して厚くお礼を申し上げる。

引用文献

1. Baker, D.N. 1965. Effects of certain environmental factors on net assimilation in cotton. *Crop Sci.* 5: 53—56.
2. Boyer, J.S. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46: 236—239.
3. 平沢 正・石原 邦 1978. 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第1報 葉身の水ポテンシャル・葉面積当り含水量・水欠差について. *日作紀* 47: 655—663.
4. ———・荒木俊光・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.
5. ———・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.
6. 石原 邦・石田康幸・小倉忠治 1971. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第3報 異なった葉位の葉身における気孔開度およびその日変化の相違について. *日作紀* 40: 505—512.
7. Ishihara, K. and T. Hirasawa 1978. Relationship between leaf xylem water potentials in rice plants. *Plant Cell Physiol.* 19: 1289—1294.
8. 石原 邦・平沢 正・飯田 修・木村昌久 1981. 水稻葉身の蒸散速度・気孔開度・気孔伝導度・木部の水ポテンシャルおよび葉の水ポテンシャルの日変化. *日作紀* 50: 25—37.
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. ———・斎藤邦行 1987. 湛水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について. *日作紀* 56: 8—17.
11. Johnson, R.C., R.E. Witters, and A.J. Ciha 1981. Daily patterns of apparent photosynthesis and evapotranspiration in a developing winter wheat crop. *Agron. J.* 73: 414—418.
12. 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 CO_2 交換の日変化の特徴. *日作紀* 42: 227—235.
13. 黒田栄喜・玖村敦彦・村田吉男 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.
14. ———・——— 1989. ———. 第2報 光合成速度の個葉間変異とその基礎. *日作紀* 58: 347—356.
15. Larson, E.M., J.D. Hesketh, J.T. Woolley and D.B. Peters 1981. Seasonal variations in apparent photosynthesis among plant stands of different soybean cultivars. *Photosynthesis Res.* 2: 3—20.
16. Ludlow, M.M. 1980. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In *Adaptation of Plants to water and High Temperature Stress*. (Eds.) N.C. Turner and P.J. Kramer, John Wiley & Sons, New York. 123—138.
17. Moss, D.N., R.B. Musgrave and E.R. Lemon 1961.

- Potosynthesis under field conditions. III. Some effects of light, carbon dioxide, temperature, and soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of corn. *Crop Sci.* 1: 83—87.
18. 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. 農技研報告 D 9: 1—169.
 19. Pitman, M.G., U. Lüttge, A. Läuchli and E. Ball 1975. Diurnal changes in photosynthetic capacity of barley leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 2: 101—103.
 20. Raschke, K. and A. Resemann 1986. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta* 168: 546—558.
 21. 斎藤邦行・石原 邦 1987. 水稻葉身の光合成速度におよぼす飽差の影響—光利用効率, CO₂ 利用効率に着目して—. 日作紀 56: 163—170.
 22. Schulze, E.-D., A.E. Hall, O.L. Lange and H. Walz 1982. A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia* 53: 141—145.
 23. Shackel, K.A. and E. Brinckmann 1985. *In situ* measurement of epidermal cell turgor, leaf water potential, and gas exchange in *Tradescantia virginiana* L. *Plant Physiol.* 78: 66—70.
 24. Sheriff, D.W. 1979. Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant Cell Environ.* 2: 15—22.
 25. Whiteman, P.C. and D. Koller 1967. Species characteristics in whole plant resistances to water vapour and CO₂ Diffusion. *J. Appl. Ecol.* 4: 363—377.
-