

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4報 光合成速度の日による変動並びに葉面光強度と気孔伝導度の光合成速度に対する効果の相互関係*

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：近接した日の中にみられる水稻個葉の光合成速度 (CER) の変動とその生理的基礎、並びに、葉面光強度および気孔伝導度 (g_s) の2要因がCERに及ぼす効果の相互関係について検討した。(1) CERの日による変動；(i) 圃場条件下で、数日間連続して、午前ほぼ同じ時刻に、飽和光下で同一葉のCERを測定したところ、その値は日によって異なり、この期間の最大値と最小値の開きは5~10 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹に達することが認められた。(ii) CERの日による変動は g_s のそれと並行的であった。(iii) g_s の日による変動は蒸発計蒸発速度と密接な関連を示し、この値が大きい日には g_s が小さいという傾向がみられた。(2) 葉面光強度と g_s の CER に及ぼす効果の相互関係；(i) 連続した数日間においていろいろな時刻に測定した同一葉位の葉の CER と葉面光強度および g_s との関係を検討したところ、両要因の効果には相互作用が存在することがわかった。すなわち、(ii) 弱光下では CER は g_s に無関係に、ひとつの光-光合成曲線であらわされた。(iii) 光飽和点は g_s が大きいほど高かった。(iv) 強光下では CER は光強度に影響されず g_s の増大に伴い増加した。

キーワード：光飽和点、蒸発速度、気孔伝導度、個葉光合成、水稻、葉面光強度。

Single Leaf Photosynthesis of Rice Plants under Field Conditions IV. Variations in single-leaf photosynthesis among several successive days, and the interactive effects of irradiance and stomatal conductance on CER* : Eiki KURODA** and Atsuhiko KUMURA (*Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

Abstract : (1) Variations in single-leaf photosynthesis (CER) among days : CER under saturation light intensity at nearly the same time of several successive days were examined, at three growth stages. (i) CER varied from day to day. The difference between the maximum and the minimum for the several successive days amounted to 5~10 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹. (ii) The variations in CER among days were positively correlated with those in stomatal conductance (g_s). (iii) The variations in g_s was negatively correlated with those in the current evaporation rate evaluated with a Piche's evaporimeter. (iv) From the above, it was concluded that the variations in CER were brought about by climatic factors such as radiation intensity, wind speed and air humidity, which affect stomatal aperture through waterloss from leaf tissues or a direct effect on stomata. (2) Interactive effect of irradiance and stomatal conductance on CER : The data collected on several successive days at various times of day and under various weather conditions were combined. Then, they were placed into seven groups according to magnitude of g_s , and light-CER relationships were examined considering the levels of g_s . (i) Under low light intensity, there was little difference in CER irrespective of magnitude of g_s . (ii) The light saturation point rose with an increase in g_s . (iii) Under strong light intensity, CER was shown to depend on g_s and increased with an increase of the latter.

Key words : Evaporation rate, Light intensity at the leaf surface, Light saturation point, Rice plants, Single-leaf photosynthesis, stomatal conductance.

著者らはこれまでに、圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその支配要因について検討し、個葉の光合成速度（以下、CER）には、葉面光強度の直接的影響のみでは説明できないいろいろな種類の変異が存在することを明らかにした¹⁰⁾。そし

て、それらのうち2つをそれぞれ CER の個葉間変異および CER の時刻による変動と名付け、その生理的基礎について報告した^{11,12)}。

本報では、これらにひきつづき近接した日の、ほぼ同じ時刻の、飽和光下の CER にみられる変動の実態とその生理的基礎について検討した。さらに、連続する数日の間のデータをこみにして、葉面光強度と気孔伝導度（以下、 g_s ）の CER に対する効果の相互関係について検討を行った。

* 大要は第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.

材料と方法

材料は、主として、前報¹⁰⁾の実験に用いたものと同じもので、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。

個葉の CER および g_s の測定は、前報¹⁰⁾に述べた通りであり、“個葉の CER およびその関連要因の同時測定装置”⁹⁾を用いて行った。

さらに、気象要因の測定についても、前報¹⁰⁾に記述した通りである。

結果

1. 近接した日の間にみられる CER の変動

(1) CER の日による変動とその程度

連続する数日間のほぼ同じ時刻(11~12時または9~10時)に飽和光下で測定した個葉の g_s と CER を第1図に示した。この検討は3つの生育段階において行われたが CER の最大値と最小値との差は、5~10 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ に達した。すなわち、同一時刻についてみても CER の値は測定日により

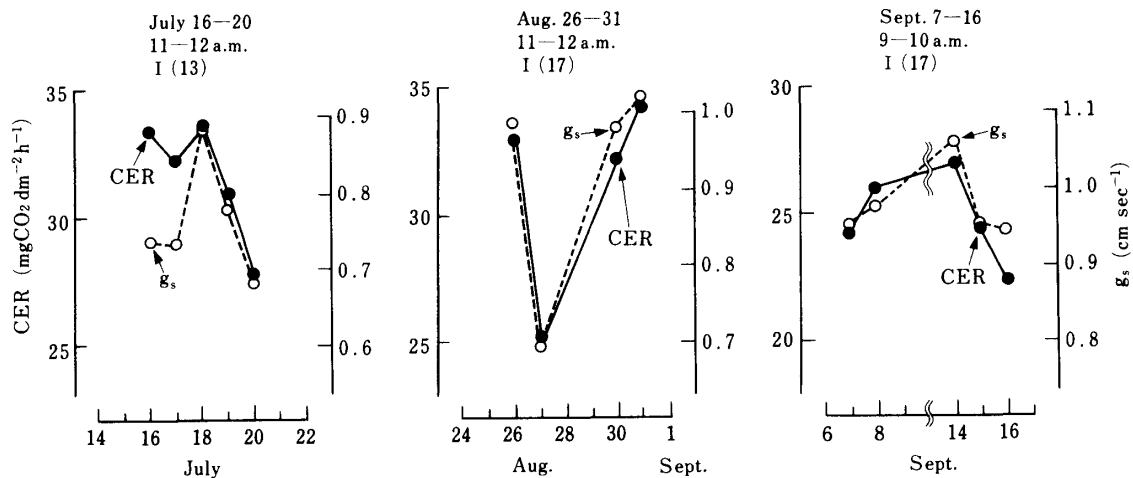


Fig. 1. Variations in CER (closed symbols) and g_s (open symbols) at the same time of several successive days.

- 1) Experimental year: 1981.
- 2) Roman number: the leaf position numbered from the uppermost full expanded leaf at the time of measurement.
- 3) Arabic number in the parentheses: leaf positions numbered from the lowermost leaf in the case of main stems and the equivalent positions in tillers.
- 4) CER and g_s were measured under saturation light intensity for photosynthesis.
- 5) Each point indicates the mean for 5 leaves.

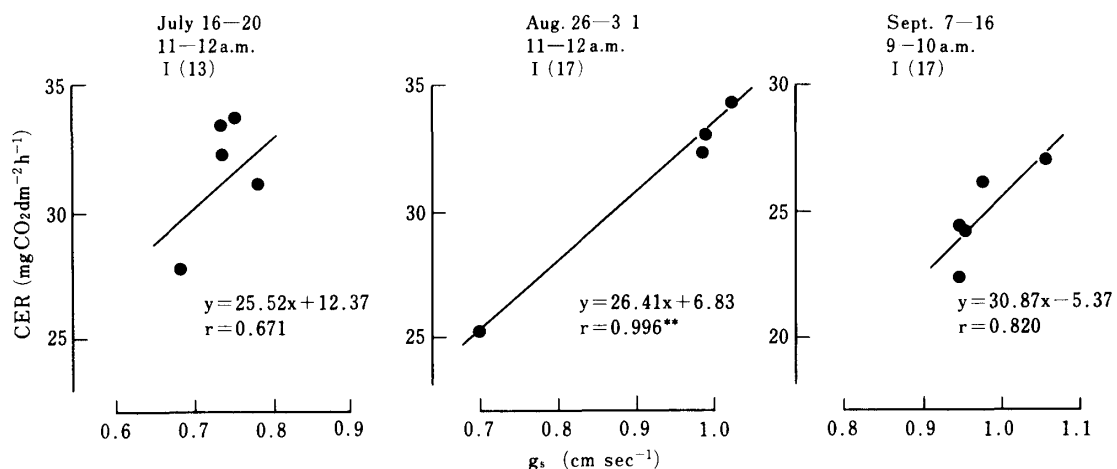


Fig. 2. Correlation between g_s and CER.

As for materials, symbols, measuring conditions and replication, see the note for Fig. 1.

かなり異なることが判った。

(2) CERの変動と g_s

第1図に示すように、 g_s 値にも測定日によりかなり大きな差異がみられ、CERの日による変動は g_s のそれと並行的な関係にあることが認められた。

そこで、生育時期別に各測定日の CER と g_s との関係を検討したところ、両者の間にはかなり高い正の相関関係が認められた(第2図)。このことから、先に指摘した近接した日の間にみられる CER の変動のかなりの部分は、何らかの原因により生じた g_s の変動によりもたらされたものと考えられる。

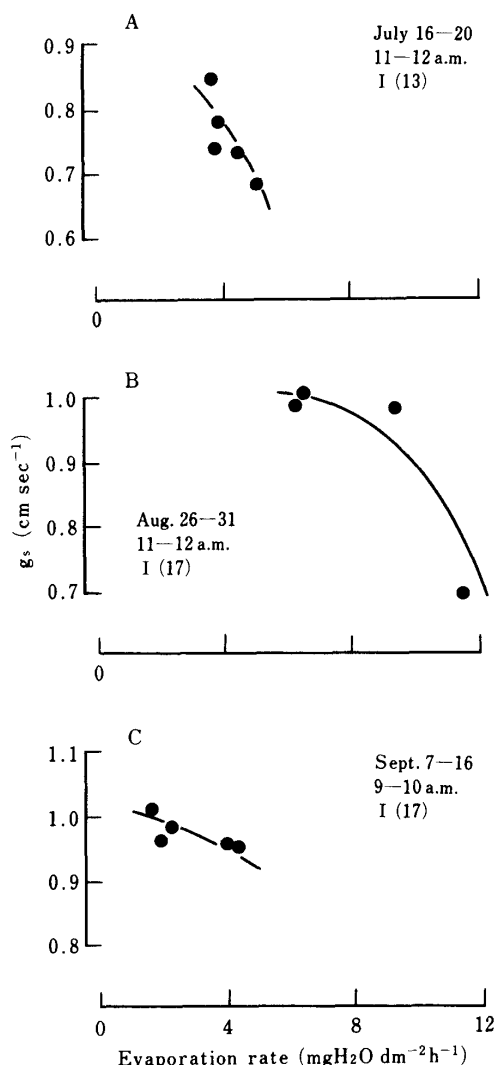


Fig. 3. Dependence of g_s on the evaporation rate evaluated with a Piche's evaporimeter.

- 1) As for materials, symbols, measuring conditions and replication, see the note for Fig. 1.
- 2) Evaporation was measured above the leaf canopy simultaneously with measurement of g_s and CER.

(3) CER および g_s の日による変動と蒸発計蒸発速度との関係

ここで、 g_s の日による変動の要因を明らかにするために、各測定日の g_s と蒸発速度との関係を検討した(第3図)。なお、蒸発速度とは、CER および g_s を測定した時間帯におけるろ紙表面からの平均蒸発速度 ($\text{mg H}_2\text{O h}^{-1}$) である。いずれの生育時期においても、蒸発速度の大きい日ほど g_s が小さく、それと並行して CER も小さいという関係のあることが認められた。なお、蒸発速度が大きいのは、水平面日射強度が大きく、空気湿度が低く、風が強い場合であった。

2. 葉面光強度と g_s が CER に及ぼす効果の相互関係

第1報において、圃場条件下における水稻個葉の CER の第1支配要因は葉面光強度であること、しかし、同じ光強度の下でも CER にはかなり大き

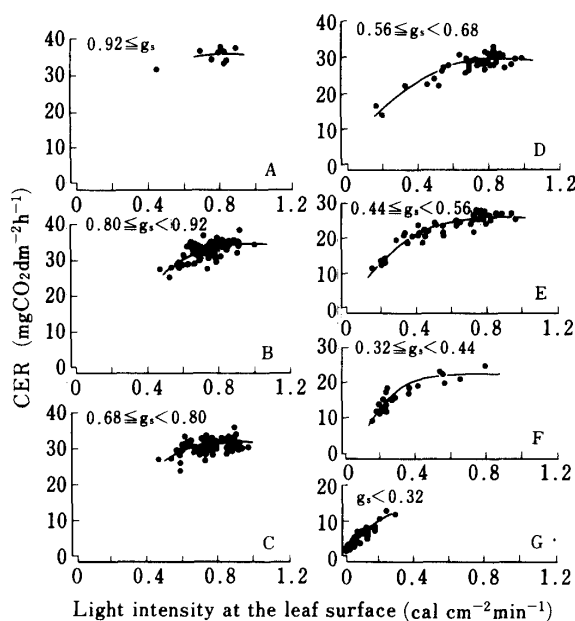


Fig. 4. The light-photosynthesis relationship at each level of g_s .

- 1) Data used for examination: all the data collected in the period July 16—19 at various times of day and under various weather conditions were combined and grouped into seven groups according to the g_s values. The leaves were the uppermost full expanded leaves of main stems or vigorous primary tillers.
- 2) The unit for g_s , cm sec^{-1} .
- 3) Light intensity means energy density of photosynthetically active radiation at the leaf surface.

な変異がみられ、光強度以外の何らかの要因がこの変異に関与していることを指摘した¹⁰⁾。第2, 3報^{11,12)}および本報の上記の結果は、このような CER の変異には g_s が密接に関与していることを示している。

そこで、水稻個葉の CER に対する葉面光強度および g_s の2つの要因の効果の相互関係を検討した。検討に用いたデータは第1報¹⁰⁾の第2図に用いたものと同じ、すなわち、1981年7月16日～19日(穎花分化期)において主茎13葉ないしそれに対応する強勢な1次分げつの葉についてえられたものである。これらの測定においてはそれぞれの葉について CER と同時に g_s も測定された。そこで、いろいろな日、時刻の測定結果をいったんプールしたうえ、それを g_s の大きさによってグルーピングし、グループごとに葉面光強度と CER との関係を図示したのが第4図である。 g_s は図中に示したように、0.92以上、0.80～0.92、0.68～0.80、0.56～0.68、0.44～0.56、0.32～0.44、0.32 (cm sec⁻¹) 以下の7階級に分けた。

図中の回帰曲線(光-光合成曲線)は視覚的にもっともよく適合すると思われるものを雲形定規を用いて描いたものである。

7つのグループの光-光合成曲線をひとつの図にまとめたのが第5図である。個々の回帰曲線の描き方には厳密さに欠ける点があるかも知れないが、全

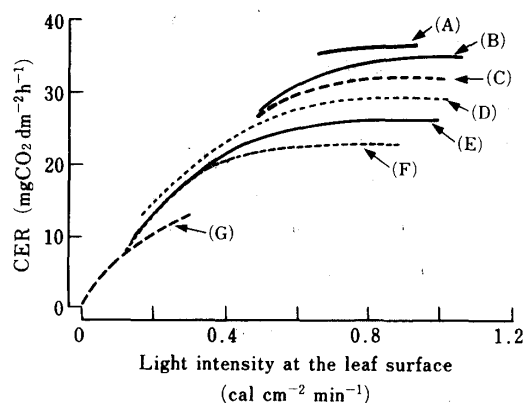


Fig. 5. Variations in the light-photosynthesis relationship according to g_s .

The light-photosynthesis curves in this figure were derived from the seven diagrams in Fig. 4.

- | | |
|----------------------------|----------------------------|
| (A) $0.92 \leq g_s$ | (E) $0.44 \leq g_s < 0.56$ |
| (B) $0.80 \leq g_s < 0.92$ | (F) $0.32 \leq g_s < 0.44$ |
| (C) $0.68 \leq g_s < 0.80$ | (G) $g_s < 0.32$ |
| (D) $0.56 \leq g_s < 0.68$ | |

体としてみれば次の傾向は明かである。すなわち、(1) 弱光域における CER は g_s には無関係にひとつの光-光合成曲線で示される。(2) 光飽和点は g_s が大きいほど高い。(3) 強光下においては、CER は光強度にあまり影響されず g_s が大きいグループほど大となる。

考 察

本報の前半においては光合成速度の日による変動について検討した。その結果、飽和光下、同一時刻の測定においても、近接した日の間で CER に違いがあることがわかった。連続する数日の間の最大値と最小値の差は $5 \sim 10 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ に達し、変動幅として相当大きかった(第1図)。

このような CER の日による変異は g_s のそれと密接に関連していた(第1, 2図)。さらに g_s の日による変異は、蒸発計蒸発速度と密接に関係しており、蒸発速度が大きい日には g_s が小さいという傾向があることが認められた(第3図)。

蒸発速度が大きいのは、日射が強く、空気が乾燥ししかも風速が大きいような気象条件の日である^{10,12)}。 g_s あるいは気孔開度は、葉内水分の低下によっても^{1,2,3)}、また葉の外圍空気の乾燥の直接的影響によっても^{2,7,13,14)}減少することが明らかにされている。日射が強く、空気が乾燥し、風速が大きいという前記気象条件は、葉の水分損失を増大させ葉内水分の低下をもたらすであろう。また、空気の乾燥はその直接的な影響を通じても気孔開度の減少を招くであろう。

以上から、CER の日による変動の発現機作は、“日射、風速、空気湿度の差異→気孔開度の差異→CER の差異”と考えてよいであろう。

本報の後半においては、葉面光強度、 g_s の2要因の CER に対する効果を検討した。すでに述べたように、これら2要因の効果には明らかに相互関係が認められた。すなわち、葉面光強度の小さい領域では、 g_s の差異は CER にほとんど影響せず、光強度が大きい場合にのみ、 g_s の増加に伴う CER の増大が認められるのである。このような関係は、実験室的にはすでに明らかにされており¹⁵⁾、また理論的にも当然のことと考えられる⁸⁾。すなわち、弱光下では光エネルギーの固定速度が光合成の流れを律速する。このような状況下では、光化学系での反応に関係を持たない g_s と CER とが無関係になるのは当然である。いっぽう、強光下では CO_2 固定

反応系が光合成の流れを律速する。したがって、この系への CO_2 の供給速度に関係する g_s が CER に影響することとなる。

以上のように、第5図のような関係は、すでに実験的に知られており、また理論的にも予測できることである。しかし、圃場条件下においてみられた CER の幅広い変動がこの原則に秩序正しく従っていることが実証されたのは、ひとつの収穫であろうと思われる。

圃場条件下では g_s に大きな変動がみられる (第4図)。光強度が弱い場合に g_s が小さくなるのは当然としても、そうでない場合、たとえば $0.8 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$ のあたりでも g_s の最大値はその最小値の約2倍に相当する。強光下の CER が g_s と密接な関係をもつことから g_s の変動が何によりもたらされるかは重要な問題であり、すでに、石原ら^{4,5,6)}は、水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係について詳細な検討を行っている。そして著者らは、CER の個葉間変異を取り扱った第2報¹¹⁾において、それが個々の葉への葉身基部の出液速度と密接な関係があることを認めた。また、CER の時刻的变化を扱った第3報¹²⁾では、時刻の進みに伴って g_s が低下すること、この低下の程度は蒸発計蒸発速度が大きい場合ほど著しいことを明らかにした。また、CER の日による変動を扱った本報では、それぞれの日の蒸発計蒸発速度に応じて、同一時刻の g_s もかなり大幅な変動を示すことがわかった。これらの事実、水稻葉の気孔開度が葉への水の供給にかかわる体内条件や葉からの水の損失にかかわる環境条件にきわめて敏感であることを示している。

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には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. Boyer, J.S. 1976. Water deficits and photosynthesis. In *Water Deficits and Plant Growth IV* (Ed.) T.T. Kozlowski, Academic Press, New York. 153—190.
2. 平沢 正・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.
3. Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519—570.
4. 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2報 気孔開度の日変化について. 日作紀 40: 497—504.
5. ————・—————・1971. ————. 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.
6. ————・佐合隆一・小倉忠治 1978. ————. 第6報 水田の最周辺と内部に生育した水稻の気孔開度の日変化の比較. 日作紀 47: 515—528.
7. 石原 邦・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.
8. 玖村敦彦 1971. 要因の効果の相互作用. 戸川義次監修, 作物の光合成と物質生産. 養賢堂, 東京. 100—103.
9. 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 CO_2 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.
10. ————・————— 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.
11. ————・————— 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.
12. ————・————— 1989. ————. 第3報 光合成速度の時刻による変動とその生理的基礎. 日作紀 58: 617—622.
13. 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.
14. Schulze, E.-D., O.L. Lange, U. Buschbom, L. Kappen and M. Evenari 1972. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108: 259—270.
15. Stålfelt, M.G. 1935. Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. *Planta* 23: 715—759.

1. Boyer, J.S. 1976. Water deficits and photosynthesis.