

## 葉鞘から切り離した水稻個葉の純光合成速度の 一時的上昇と葉内水分との関係

津野 幸人・面地 理・山口 武視・中野 淳一  
赤井田 里美

(鳥取大学農学部)  
1994年9月30日受理

**要 旨** : 鉢栽培した水稻 (品種: ヤマビコ, オオチカラ, 荒木) の個葉を温度 25°C, 照度 45~50 Klx の条件で, 同化箱により純光合成速度 ( $P_n$ ) を測りながら葉身基部を葉鞘から切離した。同時に, 葉内水分の変化を非破壊的に  $\beta$  線透過率 ( $I/I_0$ ) で測定した。

処理前の純光合成速度 ( $P_n^*$ ) の高い葉, および著しく老化が進んだ葉を除いて, 切離処理後 1 分間以内に  $P_n$  は急激な一時的上昇を示し, 以後急速に低下した。その  $P_n$  の最大増加率は, 処理前の  $P_n$  が低いほど大であった。また, 切離処理による  $P_n$  の増加量 ( $\Delta P_n$ ) は,  $I/I_0$  で示される葉内水分の減量 ( $\Delta I/I_0$ ) の多いものほど大であった。これらの関係は次式で表現でき, 計算値は実測値とよく適合した。

$$\Delta P_n = 4.95 \exp(-0.06 P_n^*) \cdot \Delta(I/I_0) \quad (r = -0.965^{**})$$

葉内水分量と葉内空気量とは負の相関があることより, 水分過剰のときは葉肉拡散伝導度が抑制されると推論した。これは, 切離処理による  $P_n$  の増加は, 気孔開度には変化がなくて, 葉内  $CO_2$  濃度が低下するという実験結果を根拠とした。処理前の葉身に水分が多くて  $P_n^*$  が抑制されている葉ほど, 葉内水分の減少過程において一時的に大きな  $\Delta P_n$  が得られることとなる。

葉内水分の過多による  $P_n$  の抑制は, 早朝および曇天時日中でも生じていることを野外実験で確かめた。  
**キーワード** : 光合成速度, 水稻,  $\beta$  線透過率, 葉身切離処理, 葉内  $CO_2$  濃度, 葉内水分。

**Relationship between Leaf Water Content and Temporary Increase in the Net Photosynthetic Rate Caused by Leaf Excision from Leaf Sheath in the Rice Plant** : Yukindo TSUNO, Osamu OMOCHI, Takeshi YAMAGUCHI, Junichi NAKANO and Satomi AKAIKA (*Faculty of Agriculture, Tottori University, Koyama, Tottori 680, Japan*)

**Abstract** : The photosynthetic rate and the water content in the rice leaf of potted plant, cv. Yamabiko, Ochikara and Araki, were measured simultaneously by the assimilation chamber method and by  $\beta$ -ray transmittance of  $^{99}Tc$ -source through the leaf blade. During measurement, leaf was excised from its leaf sheath and the measurement was continued until the photosynthetic rate reached a minimum. Within one minute after leaf excision, the photosynthetic rate increased quickly with a concomitant decrease in leaf water. This phenomenon was clearly recognized in the leaf with a lower rate of photosynthesis and higher water content except for leaf showing a higher rate of photosynthesis and yellowy old leaf. It could generally be expressed by following formula.

$$\Delta P_n = 4.950 \exp(-0.06 P_n^*) \cdot \Delta I/I_0 \quad r = 0.965^{**}$$

Where,  $\Delta P_n$  is the difference between the rate before excision ( $P_n^*$ ) and the maximum rate of photosynthesis induced by leaf excision.  $\Delta I/I_0$  is the difference in  $\beta$ -ray transmittance between before excision and when the maximum photosynthetic rate was induced by leaf excision. It is considered that photosynthesis of the leaf in which the stomata was insufficiently opened had been depressed by excess leaf water due to intercepting  $CO_2$  exchange between the intercellular space and mesophyll tissue. This postulation was supported by the experimental finding that the temporary increase in photosynthesis did not change with the stomatal aperture, and the air amount in the leaf blade had a negative correlation with leaf water content. Depression of photosynthesis by the excess water content in leaf was recognized with outdoor measurement under conditions at early morning and in the daytime on cloudy days.

**Key words** :  $\beta$ -Ray transmittance, Inter-cellular  $CO_2$  concentration, Leaf excision, Leaf water content, Photosynthesis, Rice.

葉内水分の減少に起因する光合成速度の低下についての研究報告は枚挙に暇が無いほど多くある。葉内水分を水ポテンシャルで表現して, その低下による光合成ならびに気孔の水蒸気拡散伝導度の低下を報告した論文<sup>1,2,4,5,7,11,12,15,18,19)</sup>も多い。これに反し

て, 葉内水分の過剰による光合成の抑制を報告<sup>6)</sup>したものは少ない。しかし, Boyer<sup>4)</sup>の報告からは葉内水分の多いときに光合成速度の低下が読み取れるし, Ashton<sup>3)</sup>のサトウキビを材料とした実験では, 土壌水分が減少する過程で光合成速度が上昇してい

る。また、津野<sup>24)</sup>は、相対湿度の増加でメロン葉の蒸散を抑制すると光合成が低下する現象を認めている。

一方、Henry et al.<sup>10)</sup>、Mederski<sup>20)</sup>は、葉内水分を劇的に減少させる処理で、葉身を茎から切り離した直後に一時的に光合成速度が上昇することを認め、この原因を気孔抵抗の減少に求めている。津野・佐藤<sup>23)</sup>は、葉柄部で切断したピーマン葉の一時的な光合成速度の上昇は気孔開度の増加を伴わないという結果を、改良ポロメーター法<sup>17)</sup>による測定で得ている。これに関して、水稻葉を葉鞘から切り離しても、数分間は気孔拡散伝導度は変化しなかった、という Ishihara & Saito<sup>15)</sup>の実験結果もある。

最も素朴に考えて、これら茎から切り離された葉は、水分の減少過程にあるのであるから、その過程で気孔拡散伝導度の増加によらない光合成速度の一時的上昇は、葉肉拡散伝導度の上昇に原因を求めるべきであろう。すなわち、葉内水分が過剰にあるときは葉肉細胞系の活性が抑制されていて、光合成の最適水分量にまで水分が減少したときに光合成の上昇が起こるという推論が成り立つ。

もし、普通の気象条件下で、通常状態の葉において、葉内水分の過剰による光合成の抑制が普遍的に起こるとすれば、その詳細を解明すべき重要な作物生理上の問題であると考えられるので、葉内水分と光合成との関係の究明に着手した。

本論文では、水稻を材料として葉内水分に急激な変化を与えるために、葉身を葉鞘から切り離すという処理を施し、その後におこる個葉光合成速度の一時的上昇と葉内水分との関係を詳細に調べた。この一連の実験は1990年と1991年に室内で行い、さらに、その結果の再確認のための実験を1993年と1994年に野外条件下で行なったのでここに報告する。

### 材料と方法

実験は、鳥取大学農学部作物学研究室で実施した。1990年には、水稻品種ヤマビコ(出穂期8月22日)、オオチカラ(同8月16日)を用いた。1991年にはヤマビコ(出穂期8月26日)、オオチカラ(同8月24日)、および葉幅の広い特徴をもつ荒木(同8月24日)を容量6Lのプラスチック・ポットに乾土7.5Kgを詰めて土耕栽培した。標準施肥量は、基肥と3回の追肥を含めてN-1.3、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-0.8、K<sub>2</sub>O-1.9g/potで、これの50%増しの多肥区、15%減の少肥区

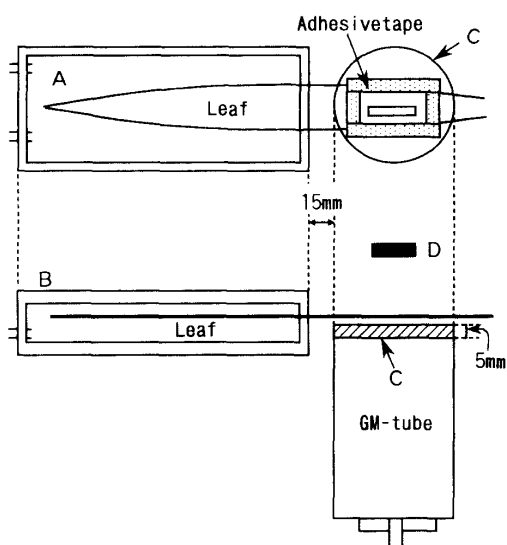


Fig. 1. Illustration of simultaneous measurement system for net photosynthesis and water content using  $\beta$ -ray transmittance through leaf blade of rice.

A, B: upper side and cross section of assimilation chamber, having temperature control system. C: Acrylic plate covered on the GM-tube and  $\beta$ -ray transmitted through small slit in the plate. D:  $\beta$ -ray source ( $^{99}\text{Tc}$ , 100 $\mu\text{Ci}$ ), setting a height of 10 cm above the GM-tube.

を設け、葉身窒素濃度に変化を与えた。両年ともポットに、4.5葉苗を6月5日に一本植えた。

**純光合成速度(Pn)の測定:** 水稻の各生育時期に栽培鉢を光合成測定室に搬入し、同化箱(小糸工業社製MC-A3)で個葉を対象として純光合成速度を測定した。光条件は人工光源(三菱M型BOCランプ)で45~50Klxを与え、測定温度は24~25°Cとした。光合成速度が一定値を維持した時(約20分後)を見計らって、葉節部で葉身を葉鞘から切り離した(以後、切離処理と呼ぶ)。そして、その後の光合成速度の変化を約10分間追跡した。

また、1993年と94年は、野外に設置された大型箱水田(約7m<sup>2</sup>)で栽培した水稻を材料とし、携帯用光合成・蒸散測定装置(小糸工業社製KIP-8501)で、個葉の中央部を対象として光合成蒸散と気孔伝導度を測定しながら切離処理を行った。光不足の時は、人工光源で飽和照度以上に補光した。

**葉身含水量の非破壊的測定<sup>9,23)</sup>:** 第1図のとおり、個葉光合成測定用同化箱に葉身中央部まで収容し、やや基部よりの葉身裏側にガイガー管を付設した。ガイガー管の真上約10cmに直径10mmの $^{99}\text{Tc}$ (100 $\mu\text{Ci}$ )密封線源を置いて $\beta$ 線( $I_0$ )を葉身に照射

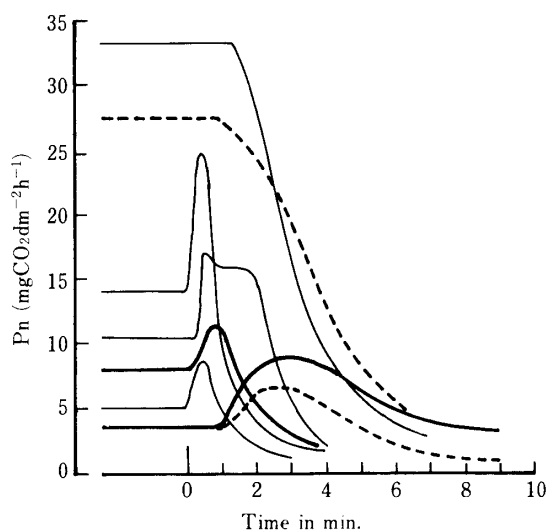


Fig. 2. Effect of leaf blade excision from leaf sheath on net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of leaf at ripening stage in cv. Yamabiko, Sep. 27-Oct. 11, 1990.

Air temperature was maintained at 30°C (solid lines) and 25°C (broken line).

し、透過した $\beta$ 線(I)を測定した。ガイガー管には $3 \times 10$  mmの穴を設けたアクリル板を固定して、中肋を避けて葉身片側の $\beta$ 線透過率( $I/I_0$ , %)を求めた。すなわち、葉内水分量が減少すると $I/I_0$ は高くなる。

第1図に示した装置で光合成と $\beta$ 線透過率とを同時に測定して、両者が安定した値をとるのを見極めたのち、切離処理を施して光合成と $\beta$ 線透過率との変化を追跡測定した。なお、切離処理によって葉身幅が多少縮まることが $\beta$ 線透過率に誤差をもたらすと判明したので、第1図のごとくに葉身をセロハン粘着テープでアクリル板に貼りつける措置をとった。

葉面積当たり水分量( $W_a$ ,  $gH_2O dm^{-2}$ )と $\beta$ 線透過率( $I/I_0$ , %)との間には、 $W_a = 1.925 - 0.027(I/I_0)$  ( $r = -0.858^{**}$ )の関係が成立した。水稻葉では、他作物に比して $W_a$ と $I/I_0$ との間の相関係数が低い。これは、一度測定位置をはずすと、次回に測定窓がとらえる縦走葉脈の数・質が微妙に異なるためと考えられる。従って、厳密に同一場所を測定しなければならないため、第1図の方法を採用したので $\beta$ 線透過率そのもので水分変化を示した。

**葉身内空気量の測定:** 葉長の中心部から長さ3 cmの葉片を切り取り、ただちに秤量ビンにいれて新鮮重を測定したのち、界面活性剤液(和光純薬工業社製、コンタミノン-L)に1~2秒間浸して、ピク

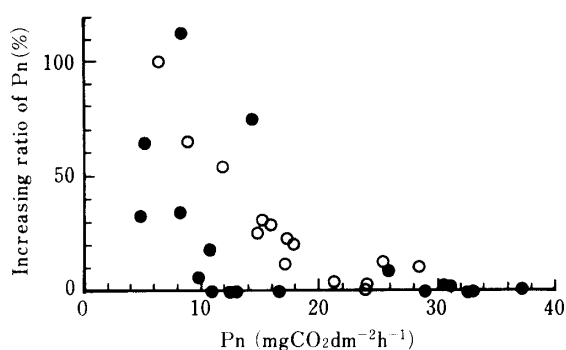


Fig. 3. Relation between net photosynthetic rate ( $P_n$ ) before leaf excision from leaf sheath and maximum increasing ratio of  $P_n$  due to the leaf excision treatment.

Measuring periods: Open circles indicate the values obtained during ripening stage in cv. Yamabiko, Sep. 18-Oct. 9, 1990. Solid circles indicate the values obtained from booting to early ripening stage in cv. Ochikara, Aug. 12-Sep. 9.

ノメーターに入れ、純水を満たして重量を測った。次に、これをデシケーターに入れて、葉面から気泡の発生が見られなくなるまで真空ポンプで減圧した。この後、15分かけて徐々に常圧に戻して葉内空隙に水を浸潤させた。そして、ピクノメーター内の水分減を純水で補い、再秤量して重量差を空気量に換算して、これを葉内空気の体積とみなした。

## 結 果

葉身への水分供給を絶つために切離処理を施したのであるが、処理後の $P_n$ の変化を第2図でみると、同化箱の温度環境(25, 30°C)に関係なく処理前の $P_n$  ( $mg CO_2 dm^{-2} h^{-1}$ , 以下では単位を省略)が25以上の葉では、切離処理1~2分後に $P_n$ は急速に低下した。しかし、処理前の $P_n$ が15以下の葉では、程度の差こそあれ処理後に $P_n$ の一時的上昇を示したのちに急激に下降した。この傾向は、メロン葉の場合<sup>23)</sup>と同様であった。

ここで、1990年と91年の全測定値について、切離処理による $P_n$ 上昇分の最大値を、処理前の $P_n$ で除して増加率(%)を算出し、処理前の $P_n$ 値との対応関係をみたのが第3図である。この図のとおり処理前の $P_n$ が低い葉ほど処理による上昇率は高く、中には100%を超えるものもあった。1990年の成績では、処理前の $P_n$ が低いにもかかわらず、切離処理により $P_n$ の一時的上昇が認められない葉があるが、これは老化の著しく進んだ下葉であったので翌年の

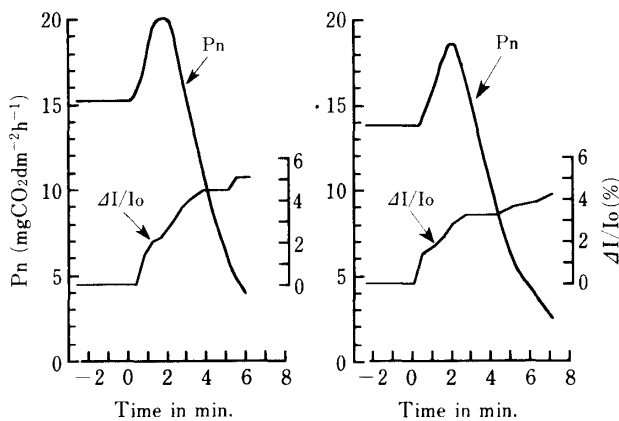


Fig. 4. Effect of leaf blade excision from leaf sheath on net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and  $\beta$ -ray transmittance ( $\Delta I/I_0$ ) of leaf blade with lower  $P_n$  before treatment.

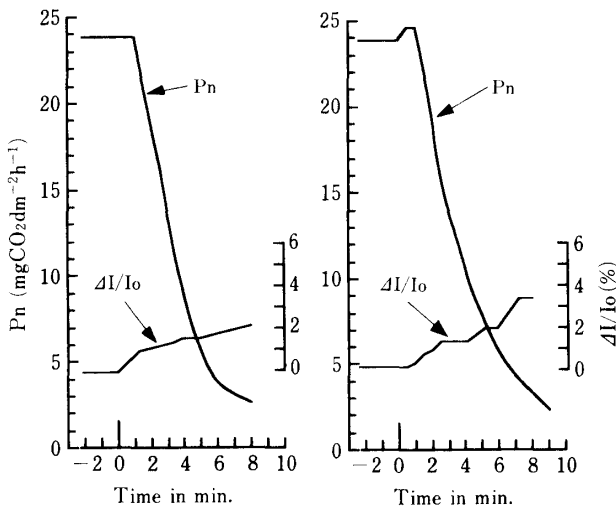


Fig. 5. Effect of leaf blade excision from leaf sheath on net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and  $\beta$ -ray transmittance ( $\Delta I/I_0$ ) of leaf blade with higher  $P_n$  before treatment.

実験では、穂孕期から登熟初期の最上位完全展開葉とその下の第2葉を材料としたところ、程度の差はあるが殆どの葉で処理による  $P_n$  の上昇が認められ、しかも  $P_n$  の低い葉で増加率が大であることが確認できた。

次に、切離処理によって  $P_n$  の一時的上昇の著しい葉の  $P_n$  の動向と  $\beta$  線透過率の増加（含水率の低下）傾向を第4図に示した。一方、処理により  $P_n$  の上昇のほとんど認められなかった葉の  $P_n$  の動向と  $\beta$  線透過率の増加傾向を第5図に示した。両図を比較すると、 $P_n$  の一時的上昇の顕著に起きるときに  $\beta$  線透過率が著しく上昇している—含水量の減少が激しい—ことが判った（第4図）。

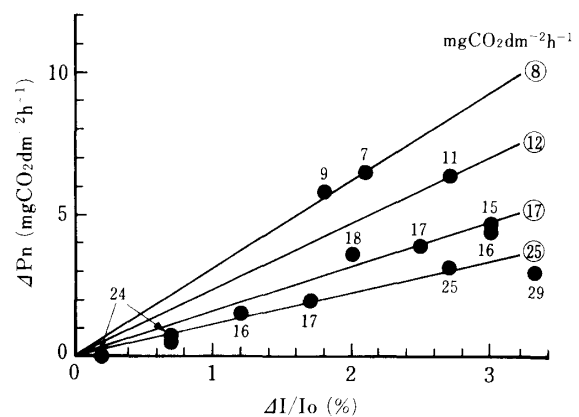


Fig. 6. Relation between maximum increasing amount of photosynthetic rate ( $\Delta P_n$ ) and increment of  $\beta$ -ray transmittance through leaf blade ( $\Delta I/I_0$ ) from leaf excision to the time showing maximum  $P_n$ .

The numerals in the figure indicate net photosynthetic rate before leaf excision. Circled numeral on the each regression lines is the estimated mean  $P_n$  before leaf excision.

以上の結果から、切離処理による  $P_n$  の一時的上昇には、処理前の  $P_n$  と葉内水分量の減少程度が関与していることが考えられるので、次の手続きで切離処理による  $P_n$  の動向についての統一的な数式表現を試みた。

切離処理による  $P_n$  の最大増加量 ( $\Delta P_n$ ) と、その出現時の  $\beta$  線透過率の増加量 [ $\Delta(I/I_0)$ ] とを対比させると第6図が得られた。この図の各プロットに付した処理前の  $P_n$  値が、ほぼ等しい値に沿って原点から直線を引いた。各直線は、一般式：

$$\Delta P_n = \alpha \cdot \Delta(I/I_0) \cdots \cdots (1)$$

で示される。ここで、式の方向係数  $\alpha$  は、処理前の  $P_n$  ( $P_n^*$ ) との関係で、

$$\alpha = 4.95 \exp(-0.06 P_n^*) \cdots \cdots (2)$$

( $r = -0.995^{**}$ ) が成立した。(2) を (1) に代入すると、

$$\Delta P_n = 4.95 \exp(-0.06 P_n^*) \cdot \Delta(I/I_0) \cdots \cdots (3)$$

となり、この式で導かれる  $\Delta P_n$  の計算値と実測値との適合は、第7図のとおりである。両値は 1:1 線上に分布し、相関係数は  $r = 0.965^{**}$  であった。(3) 式の意味するところは、処理前の  $P_n$  が低くて、切離処理による葉内水分の減少が大きい葉において、光合成速度の一時的上昇が大となる、ということである。

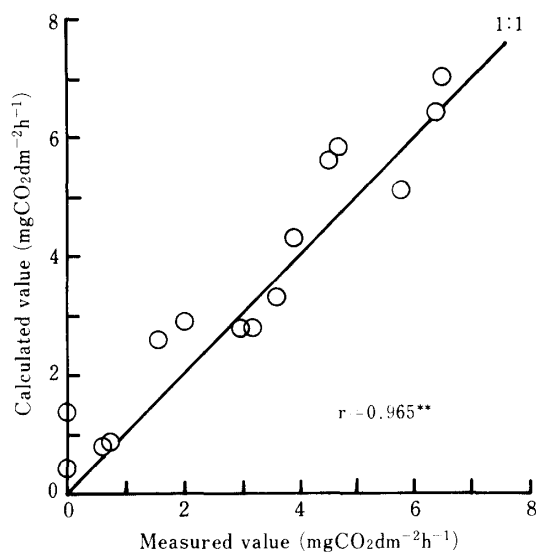


Fig. 7. Fitness of the calculation value of maximum increasing amount of net photosynthetic rate ( $\Delta Pn$ ) to the measured value. Calculating equation:  $\Delta Pn = 4.950 \exp(-0.06 Pn^*) \cdot \Delta I/I_0$ , where,  $Pn^*$  is the photosynthetic rate before leaf excision and  $\Delta I/I_0$  is the same as in Fig. 6.

### 考 察

冒頭に述べたとおり、光合成速度と葉内水分の関係では、水分不足によって光合成の低下が起こるとする見解が常識的であるが、本実験では葉内水分の減少過程において  $Pn$  が一時的であるにせよ上昇するという事実は、水分過剰による光合成の抑制が存在することを示唆している。

十分に光が与えられた場合の個葉光合成速度に関与する要因は、①葉面境界空気層から葉身への  $CO_2$  の移動抵抗 ( $r_a$ )、②気孔から葉内への  $CO_2$  の移動抵抗 ( $r_s$ )、③葉内における葉肉組織への  $CO_2$  の移動抵抗 ( $r_m$ )、の三つに分けて解析<sup>6)</sup>される場合がある。また、研究者によってはこれら抵抗値の逆数値を拡散伝導度として取り扱う場合もある。

ここで、本実験の  $r_a$  についていえば、同化箱内は一定速度のファンで空気が動かされているので、 $r_a$  要因は等しい条件にあるとみなせよう。

さて、次は  $r_s$  であるが、津野・佐藤<sup>20)</sup> はピーマン葉では切離処理直後で気孔開度に変化がないという結果を得ており、Ishihara & Saito<sup>15)</sup> も切離処理を施した水稻葉身では、葉身水ポテンシャルはただちに低下したが、気孔の拡散伝導度は水ポテンシャルが  $-0.2$  MPa より  $-1.2$  MPa まで低下しても、ほぼ一定値を保ち、光合成も同様であった。他方、Henry

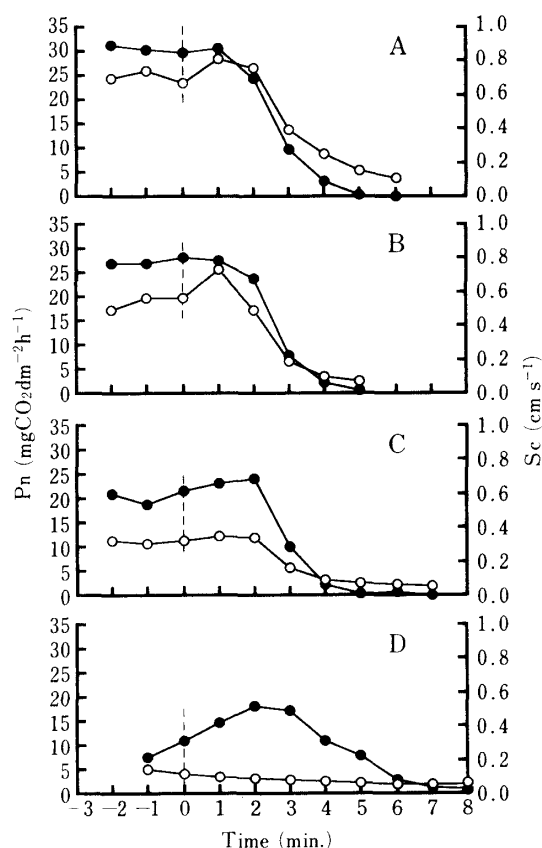


Fig. 8. Effect of leaf blade excision from leaf sheath on net photosynthetic rate ( $Pn$ ) and stomatal conductance ( $Sc$ ) under outdoor conditions.

●:  $Pn$ , ○:  $Sc$ .

et al.<sup>10)</sup>, Mederski<sup>20)</sup> は、同様の切離処理で気孔開度の増加を認めている。

これらに関して、1994年に野外箱水田に生育した水稻ヤマビコノ葉に切離処理を施して、 $Pn$ 、蒸散速度、気孔伝導度 ( $1/r_s$ ) および  $C_i$  を同時に測定できる携帯用光合成測定装置で、それらの変化を追跡した。第8図は約100点の測定結果をまとめて、傾向を示す代表例として4例を選んだものである。切離処理によって  $Pn$  に一時的上昇がなく、気孔伝導度 (開度)が増加したのは、処理前の  $Pn$  の高い葉身(第8図 A, B)であった。他方、処理前の  $Pn$  が20以下の葉身では、処理による気孔伝導度の上昇は認められず、 $Pn$  のみが一時的に上昇した(第8図 C, D)。ここには第8図 C, Dの2例しか示さなかったが、 $Pn$  の低い葉群では気孔伝導度は  $0.3 \text{ cm s}^{-1}$  以下であって、切離処理でこの値が上昇する現象は認められなかった。第3図を見ても判るとおり、切離処理により光合成の一時的上昇の認められたのは、処理前の  $Pn$  が低い葉であり、 $Pn$  の一時的上昇の原因は

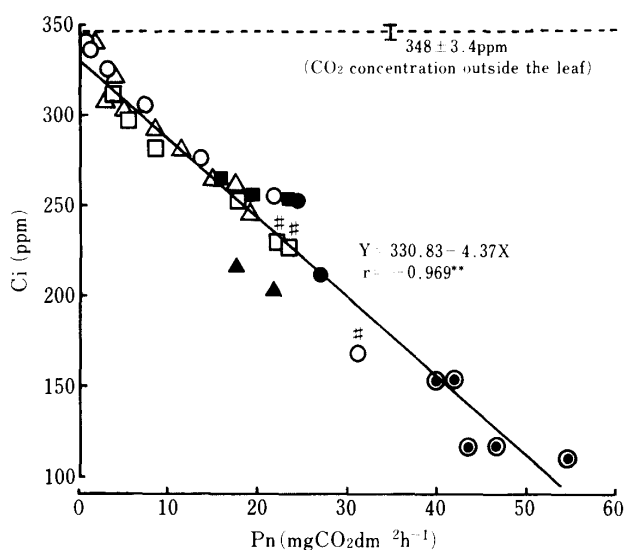


Fig. 9. Relation between intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $\text{Ci}$ ) and net photosynthetic rate ( $\text{Pn}$ ) measured in the outdoor conditions.

Solid and double circle symbols indicate intact leaf. Open symbols indicate excised leaf. Same symbol means the same leaf before and after excision. Open symbols marked with # showed the increasing of  $\text{Pn}$  by leaf excision.

Table 1. Water contents and air amounts in middle part of 10th leaf blade on the main stem (cv. Yamabiko, 1991).

| Group                 | Leaf | Water content<br>( $\text{mg cm}^{-2}$ ) | Air amount<br>( $\mu\text{L cm}^{-2}$ ) |
|-----------------------|------|--|---|
| High water<br>content | A    | 9.3                                      | 1.8                                     |
|                       | B    | 9.3                                      | 1.4                                     |
|                       | C    | 9.8                                      | 1.1                                     |
|                       | Mean | 9.5                                      | 1.4                                     |
| Low water<br>content  | D    | 6.9                                      | 6.8                                     |
|                       | E    | 7.1                                      | 6.6                                     |
|                       | F    | 6.9                                      | 5.7                                     |
|                       | Mean | 7.0**                                    | 6.4**                                   |

\*\*Significant difference between the mean of the high water and low water content group at the 0.01 probability level.

気孔伝導度の増加によるものではなく、他に上昇の原因を求めなくてはならない。

平沢ら<sup>12)</sup>は、葉身水ポテンシャルが $-0.1 \text{ MPa}$ から $-0.5 \text{ MPa}$ 迄の低下による $\text{Pn}$ の低下は気孔伝導度の低下( $r_s$ の増加)でおこり、 $-0.5 \text{ MPa}$ 以下では葉肉細胞の光合成系の活性の低下( $r_m$ の増大)によると報告している。この根拠としたのは、水ポテンシャルを横軸にとって、葉内の $\text{CO}_2$ 濃度( $\text{Ci}$ )を縦

軸にとると、 $\text{Ci}$ は $-0.5 \text{ MPa}$ を最低値とする逆V字型を示した点である。ここでの $\text{Ci}$ の求め方は、同化箱内の $\text{CO}_2$ 濃度を $\text{Ca}$ とし、 $r_s$ (Gaastra<sup>8)</sup>)の方法で求めた気孔抵抗)を用い、 $\text{Ci} = \text{Ca} - 1.6 r_s \cdot \text{Pn}$ の式に依っている。この式で分かるとおり $\text{Ca}$ が一定ならば、 $\text{Ci}$ は $r_s$ と $\text{Pn}$ に支配される。

1993年に実施した第8図と同様の実験での $\text{Pn}$ と $\text{Ci}$ との関係を図示したのが第9図で、切離処理による $r_s$ の増大を伴わない $\text{Pn}$ の上昇は $\text{Ci}$ を引き下げている。その後の $\text{Pn}$ 低下は同一の回帰直線で示すことができ、 $\text{Pn}$ の低下とともに $\text{Ci}$ は上昇した。すなわち、第9図で塗りつぶし記号は切離処理前の値を示し、中ぬき記号は切離後の値を示す。中ぬき記号に#印を付したものは、処理後に $\text{Pn}$ の上昇と $\text{Ci}$ の低下が起こった場合を示した。#印の付かない中ぬき記号は、切離後に処理前よりも $\text{Pn}$ の低下、 $\text{Ci}$ の上昇があったことを示している。また、二重丸は $\text{Pn}$ の極めて高い葉の $\text{Ci}$ を示している。これら、切離に伴う $\text{Pn}$ の上昇と $\text{Ci}$ の低下あるいは $\text{Pn}$ の低下と $\text{Ci}$ の上昇は無処理を含む1本の回帰直線で示すことができた。

切離処理で $\text{Pn}$ 上昇時の気孔開度に影響が認められない場合、即ち処理前の $\text{Pn}$ が20以下では第9図の結果のとおり処理による $\text{Pn}$ の上昇は $\text{Ci}$ を引き下げたのである。その次の段階として、 $\text{Pn}$ が処理前の値より減少する過程では気孔伝導度は低下した(第8図参照)。

平沢ら<sup>11,12)</sup>の結果は、水分欠乏が起こる条件を与えて、これにより $\text{Pn}$ が低下し、それが定常状態になった段階で得られたものである。筆者らが得た結果での $\text{Pn}$ の一時的上昇は、水分欠乏に移行する以前に起こる現象で、この場合は葉肉細胞の光合成活性の賦活が認められたのである。

これまでの検討で、切離処理による葉内水分の減少が葉肉伝導度を一時的に高めたとの結論に達するのであるが、通常の葉内水分状態におかれた葉肉組織で、1~2分間に起こる水分の減少が、光合成関連酵素の活性化を促すということは考えにくい。葉肉組織における光合成系関連酵素の活性には変化がなくとも、葉肉組織内の空隙量が葉内水分量の過多によって制限され、葉肉細胞への $\text{CO}_2$ の取り込み速度が低下すると考えたい。第9図で、切離処理により $\text{Ci}$ が低下しているのは、葉肉細胞への $\text{CO}_2$ の取り込みが促進された結果だと解釈できる。

第2図でみたとおり、Pnの高い葉では切離処理によるPnの一時的上昇は認められなかった。これは、Pnと気孔伝導度が高い正の相関を持つ<sup>13)</sup>ことより、Pnの高い葉では気孔開度が大であって葉内水分が最適域にまで低下していたと推察され、このような葉では切離処理で水分が減少すれば直ちにPnの低下が起こるものと考えられる。

葉内水分量に変化を与えるために約6時間、株元照度で10 Klxに置いた個体と、同じく50 Klxに置いた個体からそれぞれ採取した葉の葉面あたり含水量と葉内空気量を第1表で比較した。長時間蒸散を促した個体の葉(50 Klx)では含水量が少なくなり、逆に空気量は多くなった。低照度においた個体の葉は逆の傾向があった。これより、葉内水分の多い葉では葉身内部の空隙量を減らして、CO<sub>2</sub>交換を制限する可能性が高いことを指摘できる。

既述のとおりPnの低い葉において切離処理によるPnの一時的上昇が著しい。これは、水稻葉では葉身窒素とPnが正の相関関係にある<sup>13,14,22)</sup>こと、葉身窒素濃度の低い葉で気孔開度が小である<sup>14,25)</sup>ことが関係しているのであろう。つまり、著しい老化葉を除外すれば、窒素濃度の低い葉では蒸散速度が低くて、水分が葉に貯留しやすいと考えられる。また、水稻葉の気孔開度や水ポテンシャルにしても、飽差の影響を受けて変動する<sup>11,25)</sup>ことから考えれば、葉内水分量は極めて動的な状態にあり、蒸散の抑制が継続すれば、本論文で指摘した葉内水分過剰の状態に達すると推測される。本実験では、材料は測定直前まで自然光に当たった水稻を測定室に搬入したのであるが、室内条件であるので測定中に株全体の蒸散が抑制された可能性は否定できない。

本質的な問題は、茎に着生した葉が野外の通常の気象条件下で、果たして葉内水分の過剰が原因でPnの抑制を受けるかどうかということである。これについて、1993年に詳細な検討を行なった。その結果によれば、早朝や夕刻に補光して切離処理をすればPnの一時的上昇が認められたのはもちろんであるが、登熟期の晴天日においても空中湿度の高いとき、および、すべての曇天日の日中で、切離処理によって一老化葉をのぞけば一全ての葉で、Pnの一時的上昇が認められた。

また、早朝、夕刻、曇天日に1000  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の光を画一的に10分間与えてPnを測定し、これらの葉身含水量とPnとの関係を見ると、第10図のとおりであった。ほぼ等しい葉身窒素濃度で区分して

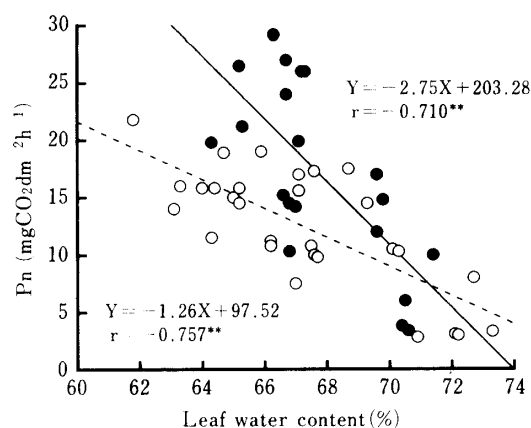


Fig. 10. Relation between leaf water content and net photosynthetic rate (Pn) selected with the time at early morning and in the daytime of cloudy days, illuminating artificial light above 1000  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  for ten minutes, under outdoor conditions.

○: 10~12 mg N dm<sup>-2</sup>, ●: 12~14 mg N dm<sup>-2</sup>.

も、明らかに含水率の高い葉ではPnが低い値を示している。弱光条件におかれた葉に強い光を10分間与えた場合、気孔開度は十分に増大する<sup>26)</sup>と推察されるが、その増大程度は一様でなく、気孔開度の大である葉では含水率の低下が速やかにおこるのであろう。しかし、緑色程度の低い(窒素濃度の低い)葉は最大気孔開度が小である<sup>25)</sup>ので、弱光条件で高まった葉身含水率の低下は緩慢であり、これが気孔開度の小であることと相まって、短時間の強光下では低いPnを示すものと考えられる。清水・津野<sup>21)</sup>は、水稻切葉に十分な予備照射を与えたうえで葉身含水率とPnとの関係をみているが、葉身含水率69%に最適値があり、これを過ぎて水分が多くなると直線的にPnが低下し、含水率75%でほぼ0になるという結果を得ている。この場合、含水率の高い葉は遮光処理がなされたもので、手ざわりにおいても軟弱であった。光に対する気孔の反応速度と葉の形質との関係は、改めて問題としなければならない。

以上の諸結果よりみて、蒸散が抑制されて葉内水分が過剰の状態となったとき、Pnは抑制されるが、一定時間以上にわたって強光に曝されて気孔開度が増して蒸散が盛んとなり、葉内水分が減少して、葉身の最適水分状態に達したとき、Pnは最高値を示す。さらに、その状態から葉内水分が減少すると石原<sup>16)</sup>の観察した午後におけるPnの低下が生じると考えられる。

## 引用文献

1. Ackerson, R.C. 1980. Stomatal response of cotton to water stress and abscisic acid as affected by water stress history. *Plant Physiol.* 65: 455—459.
2. ——— and R.R. Hebert 1981. Osmoregulation in cotton in response to water stress. I. Alterations in photosynthesis, leaf conductance, transpiration, and ultrastructure. *Plant Physiol.* 67: 484—488.
3. Ashton, F.M. 1956. Effect of a series cycles of alternating low and high soil water contents on the rate of apparent photosynthesis in sugar cane. *Plant Physiol.* 31: 266—274.
4. Boyer, J.S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46: 233—235.
5. ——— 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46: 236—239.
6. Catsky, J. 1965. Water saturation deficit and photosynthetic rate as related to leaf age in the wilting plant. In Slavik, B. ed., *Water Stress in plants*. The Hague, Junk. 203—209.
7. Frank, A.B., J.F. Power and W.O. Willis 1973. Effect of temperature and plant water stress on photosynthesis, diffusion resistance and leaf water potential in spring wheat. *Agron. J.* 65: 777—780.
8. Gaastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mededel. Landbouwhogesch, Wagen-ingen.* 59: 1—68.
9. 長谷場徹也 1973. 植物の蒸散に関する農業気象学的研究. *愛媛大農紀要* 18: 1—141.
10. Henry, J.M., H.C. Lung and R.B. Curry 1975. Effect of leaf water deficit on stomatal and non-stomatal regulation of net carbon dioxide assimilation. *Plant Physiol.* 55: 589—593.
11. 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.
12. ———・———・——— 1989. 水稻葉身における空気湿度, 葉の水ポテンシャルの低下に伴う光合成速度の減少の主たる要因の検討. *日作紀* 58: 383—389.
13. 石原 邦・江原宏昭・平沢 正・小倉忠治 1978. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第7報 葉身のチッ素濃度と気孔開度との関係. *日作紀* 47: 664—673.
14. ———・黒田栄喜・石井龍一・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・気孔伝導度に注目して—. *日作紀* 48: 543—550.
15. Ishihara, K. and H. Saito 1983. Relationship between leaf water potential and photosynthesis in rice plants. *JARQ* 17: 81—86.
16. 石原 邦・斉藤邦行 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.
17. 上堂秀一郎 1970. 作物の気孔運動と水分生理に関する研究. 第1報 気孔開度自記計の改良とその利用効果. *日作紀* 39: 431—439.
18. Johnson, R.R., N.M. Frey and D.N. Moss 1974. Effect of water stress on photosynthesis and transpiration of flag leaves and spikes of barley and wheat. *Crop Sci.* 14: 728—731.
19. Lawlor, D.W. 1976. Assimilation of carbon into photosynthetic intermediates of water-stressed wheat. *Photosynthetica* 10: 341—439.
20. Mederski, H.J., R.B. Curry and L.H. Chen 1975. Effect of light intensity and leaf water deficit on net CO<sub>2</sub> assimilation and mesophyll and transport resistances. *Plant Physiol.* 55: 594—597.
21. 清水 強・津野幸人 1958. 主要作物の収量予測に関する研究. IV. 水稻の乾物生産と日射量との関係並びに弱光に対する適応機構について. *日作紀* 27: 168—179.
22. 津野幸人・稲葉伸由・清水 強 1959. 主要作物の収量予測に関する研究. V. 水稻群落の乾物生産と体内窒素並びに日射量との関係. *日作紀* 28: 188—190.
23. 津野幸人・佐藤 亨 1971. 葉内水分と光合成作用との関係について. *日作紀* 40 (別2): 41—42.
24. ——— 1984. 空中湿度が作物の光合成作用に及ぼす影響に関する考察. *日本生物環境調節学会講演要旨集* 30: 34—35.
25. ———・山口武視・面地 理・甲斐宏一 1991. 水稻の葉色と気孔開度ならびにその日変化. *日作紀* 60: 475—483.
26. ———・———・中野淳一・面地 理 1995. 水稻個葉の純光合成速度と葉身窒素含有量との関係に及ぼす葉身水ポテンシャルならびに葉位の影響. *日作紀* 64: 483—491.