

植物体切断処理による個葉の光合成・蒸散速度の一時的上昇反応からみた ネピアグラス (*Pennisetum purpureum* Schumach.) の水輸送系の特徴

長菅輝義*・窪田文武・平尾健二・名田和義

(九州大学)

要旨: ネピアグラス (*Pennisetum purpureum* Schumach.) はバイオマス生産に優れ、水利用効率が高い植物である。本研究では、異なる環境下で生育中のネピアグラス (品種, メルケロン) の植物体各部位を切断し、それに伴う光合成、蒸散速度の変化を基に本草種の水輸送と光合成について考察した。結果を以下に述べる。個葉の光合成、蒸散速度の測定中にその葉身の基部を切断すると両者が上昇し、特に、水ストレス状態におかれた個葉では上昇効果が顕著であった。光合成速度の上昇は気孔および葉肉伝導度の両者の上昇によるものであった。植物体の地下部から地上部へと水輸送系に沿って順次切断すると、根、地下茎および測定葉の着生する節の下部まで切断しても光合成、蒸散速度は変化しなかったが、葉鞘を切断すると葉身切断時と同様な光合成、蒸散速度の上昇反応が認められた。しかし、遮光下で生育中の植物体では、上述の現象とは異なり、さらに上流部である地下茎を切断することによって光合成、蒸散速度の上昇反応が認められた。ネピアグラスの光合成、蒸散速度は植物体内の水輸送に鋭敏に反応することや、節部などが水輸送の調節・制御機能を持ち、しかもそれが生育環境に応じて変化することは、本草種の優れた水利用効率を維持する要因の一つとなっているものと考えられた。

キーワード: 気孔伝導度、光合成速度、蒸散速度、植物体切断処理、生育環境、ネピアグラス、水輸送、葉肉伝導度。

ネピアグラスは C_4 型光合成を行う暖地適応の植物であり、高いバイオマス生産力を示すことが知られている (Watkins 1951, Vicente ら 1959, 宮城 1980, 北村ら 1982)。本草種は、葉面積指数が高く、群落の受光態勢にも優れるため、光合成生産的に優れることが報告されているが (伊藤・稲永 1988 a, c, 伊藤ら 1988 b, 伊藤ら 1989, Kubota ら 1994, 名田ら 1994)、特に注目すべき点は、光合成生産の主体となる地上部への物質分配が大きく、繁茂期において 10 前後の値をとるほど高い T/R 比を示すことにある (松田ら 1990)。 C_4 植物は C_3 植物に比較して要水量が少ないとされているが、T/R 比が高いことは、根が量的に少なく、水ストレスに陥る危険性が高いものと考えられる。しかし、このような状態においてネピアグラスは光合成生産を維持することから、本草種には水利用に関して優れた機能が存在するものと予測される。

ここでは個葉の光合成速度 (Pn)、蒸散速度 (Tr) を植物体の水輸送状態を検討するための指標とし、植物体各部位の切断に伴うこれらパラメータの反応に注目した。ネピアグラスの植物体を切断すると Pn と Tr が上昇する現象が認められるが、これは植物体の切断によってアポプラスト内蒸散流の負圧が切られ、下流域の葉肉組織内へ一時的に水が流入するためにガス交換が促進されたことによるものと考えられる。Pn や Tr の反応には切断部位や個体がおかれた環境条件によって特色が認められるが、これは水の通導抵抗が各器官 (Boyer 1969, Xu and Ishii 1991) および生育環境条件によって異なるといった植物体内の水輸送状態を反映するものであり、様々な部位について切断処理を行い、その後に示される Pn や Tr の変化から本草種

の水輸送系の特徴を予測できるものと考えられる。

本研究では、植物体切断処理による光合成・蒸散速度の変化を基に、ネピアグラスの水輸送系の特徴を考察した。

材料と方法

1. 供試材料

1996 年および 1997 年の両年にわたり、九州大学農学部実験圃場においてネピアグラス (*Pennisetum purpureum* Schumach., 品種メルケロン) を栽培し、Pn と Tr に及ぼす植物体各部位の切断処理の影響を解析するための実験材料に供試した。

2. 栽培方法条件

予め圃場で栽培中の植物体の親株より 7–8 葉齢期に達した分けつを分離して移植苗とした。移植に際して、蒸散による植え痛みを防ぐために苗の葉身を 1/3 程度に切り落とし、1996 年 6 月 4 日に畦間、株間共に 50 cm (4 株/ m^2)、1 株 1 本で植え付けた。実験圃場の土壌は砂壤土、また栽培面積は 60 m^2 である。基肥として複合化成肥料のかたちで N, P_2O_5 , K_2O を 10 a 当たりそれぞれ 25 kg, 10 kg, 10 kg, 更に有機肥料として 10 a 当たり発酵鶏糞 1250 kg と油粕 1700 kg を施用した。また、移植後約一ヶ月を経過し、苗が活着したと判断された時期 (7 月 8 日) に 10 a 当たり N: 10 kg を追肥した。夏期の高湿乾燥期には適宜灌水した。1997 年においても同様の方法でネピアグラスを圃場栽培した。これらの植物を供試し、植物体各部位の切断が Pn, Tr および関連パラメータに及ぼす影響について解析した。

1997年には圃場実験に加え、異なる光強度条件(100%光区と30%光区)下で本植物をポット栽培し、植物体切断の影響について、植物体の生育環境条件との関連で検討するための実験材料とした。容量18Lのポットに砂壤土を充填し、1本植えて栽培した。施肥は基肥として1ポット当たりN, P_2O_5 , K_2O をそれぞれ2g施用した。更に、植え付け後31日目にNを1ポット当たり2g追肥した。また、植え付け後35日目より寒冷紗を用いて45日間遮光処理(30%光)を行い、無処理区(100%光区)のものと比較した。

3. 植物体各部位の切断処理および光合成、蒸散速度の測定

圃場栽培およびポット栽培中の植物体を用いて、生育の旺盛な7月の中旬から9月の中旬にかけて展開が完了した上位第2~3葉を対象に、Pn, Trおよび関連パラメータを様々な自然太陽光下で約50個体測定した。同化箱内に葉身を固定し、光合成・蒸散速度の値が安定した時点で測定葉の葉身基部をハサミで切断し、その後の切断葉片のPn, Tr, 気孔伝導度(Gs)および葉肉伝導度(Gm)の変化を10~15秒間隔で約300秒間測定した。測定には携帯型光合成蒸散速度測定装置(SPB-H 4, ADC社製, 英国)を用いた。

次に葉身以外の植物体の各部位の切断処理に伴うパラメ

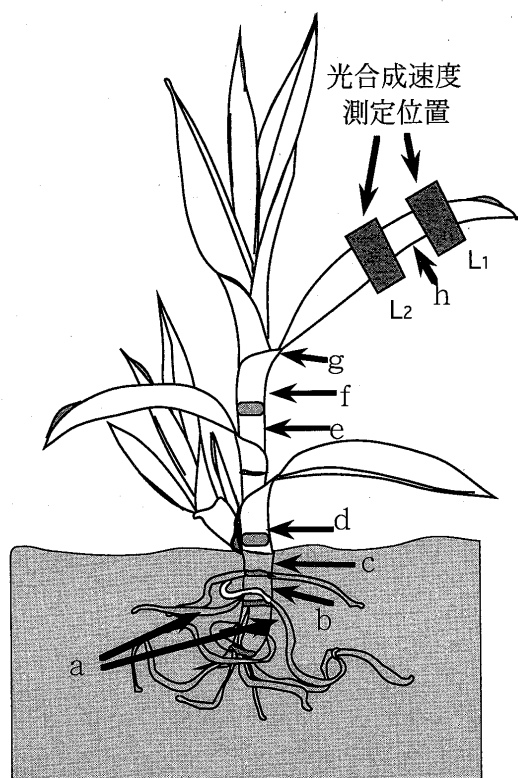
ータの変化を追跡した。切断箇所は第1図に記号で示したように、植物体の異なる8部位、すなわち、a:根、b:地下茎発根節下、c:同節の上、d:地上茎第1節の上、e:測定葉着生節下、f:同節の上(葉鞘)、g:葉耳基部、h:葉身である。まずはじめに、同化箱を第1図L₁の位置に装着し、葉身切断処理(第1図h)が切断葉片の光合成・蒸散関連パラメータに及ぼす効果を確認し、これを次に行う植物体各部位切断処理の影響を調べるための対照値とした。続いて、第1図hの部位にて切断した同じ葉身の残存部(第1図L₂)に同化箱を再度装着し、植物体内における水輸送の上流から下流方向へ、即ち根部から茎葉部へと部位別に順次切断処理を行い、それに伴う各パラメータの変化について15~20秒間隔で追跡、測定し、対照値と比較した。なお、測定光強度条件は $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上とした。

結 果

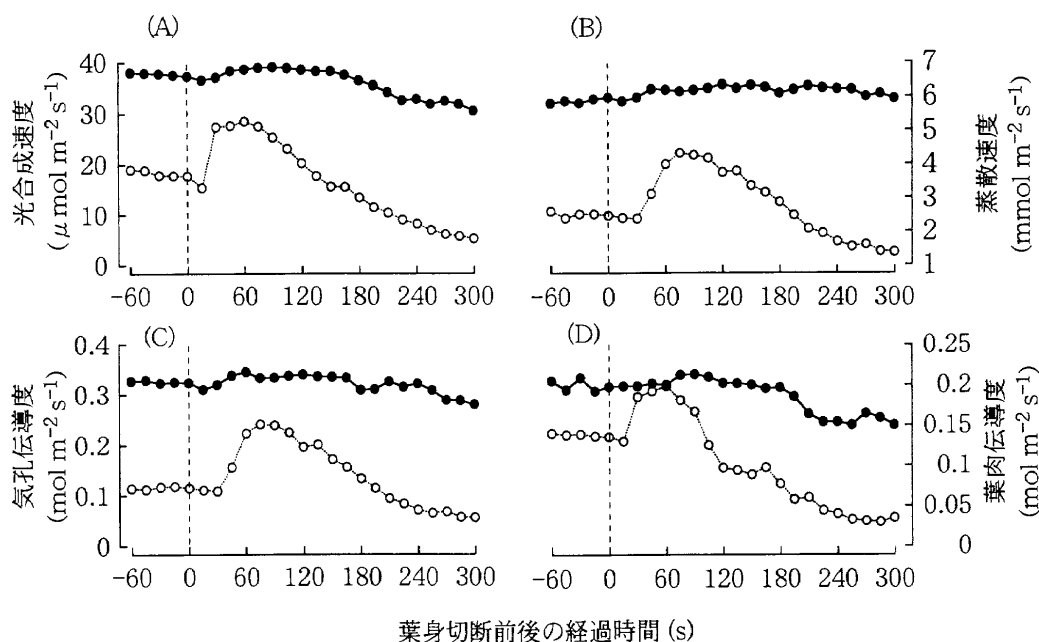
葉身切断処理に伴うPn, Tr, GsおよびGmの変化を確認するため、異なる光条件下や水ストレスの有無など、様々な生育条件下で生育中の個葉を多数使用して、切断処理と測定を繰り返し行った。第2図にはその中で代表的な2例を選び、Pn, Tr, GsおよびGmの全パラメータについて切断処理の60秒前から切断時までの値と切断後300秒までの値の経時的変化を比較した。図中、白丸で示した個葉はストレスを受けておらず、C₄型植物の特徴である高いPnを示し、切断処理時の値は $37.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。これに対し、黒丸で示した個葉は軽い水ストレス状態にあり、Pnが低下し $14.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。

このように生育条件が異なる個葉に対して葉身切断(第1図h)を行ったところ、前者では全パラメータはほとんど変化せず、時間の経過と共に僅かに低下する傾向を示した。ところが、軽度の水ストレスを受け、Pnが前者の約40%に低下している後者においては、葉身切断後20秒を経てPnが急上昇し、60~80秒後に最大値($27.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)に達し、その後速やかに下降するパターンを示した。Pnの最大値は、切断時のPnの約2倍に近い値であった(第2図A)。また、Pnに平行してTrとGsも変化する現象が認められた(第2図B, C)。TrとGsはガス交換の指標であり、物理的な意味を持つのに対し、Gmは葉肉内の光合成における生化学反応を示す指標である。Gmも葉身切断後に上昇、下降する変化を示したが、その変化の形はPnの場合と類似した(第2図D)。このように、ネピアグラスの葉身切断に伴う全パラメータの変化やパラメータ間の相互関係は個葉の生育状態によって異なることが確認された。

次に、Pnの変化に注目する。Pnの葉身切断後の変化は、切断前のPnの値の大きさと密接な関係があることが予測されたので、第3図には葉身切断前のPn(Pn-pre)と葉身切断後に示されるPnの最大値(Pn_{max})との差



第1図 切断処理部位の模式図。光合成、蒸散速度の測定は、対照となる葉身切断時はL₁、次の植物体各部位の切断時にはL₂にてそれぞれ行った。また、切断処理は矢印に示した部位で行った。a:根、b:地下茎発根節下、c:同節の上、d:地上茎第1節の上、e:測定葉着生節下、f:同節の上(葉鞘)、g:葉耳基部、h:葉身。



第2図 異なる光合成速度を示す個葉に対する葉身 (h) 切断処理による光合成速度 (A), 蒸散速度 (B), 気孔伝導度 (C) および葉肉伝導度 (D) の経時変化, 測定時の光強度は $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上とし, 図中破線で示した時間にて切断処理を行った, ●: 高い Pn を示す個葉, ○: 軽度な水ストレスを受けた個葉.

(ΔP_n) ならびに P_n の上昇率 ($\Delta P_n\%$) との関係を示した. これらのパラメータは下式 (1) と (2) より求めた.

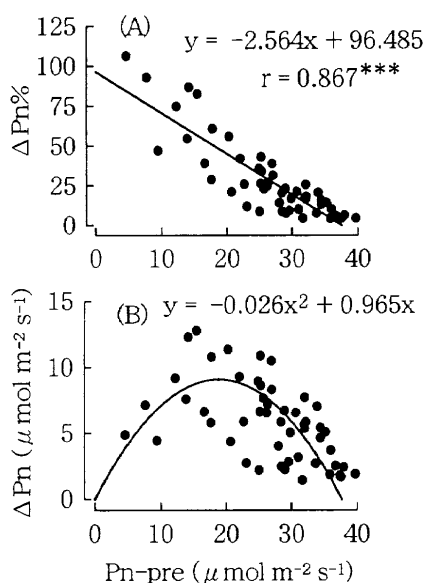
$$\Delta P_n = P_{n_{\max}} - P_{n\text{-pre}} \quad (1)$$

$$\Delta P_n\% = (\Delta P_n / P_{n\text{-pre}}) \times 100 \quad (2)$$

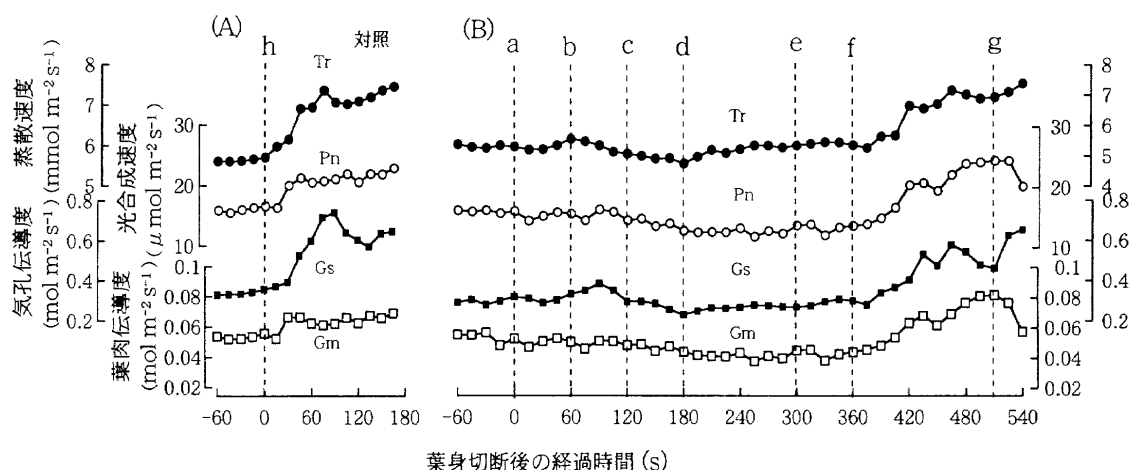
第3図 A に示すように, $P_{n\text{-pre}}$ が高く, $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後の個葉では葉身切断後の P_n にはほとんど上昇が認められないが, $P_{n\text{-pre}}$ が低い個葉では葉身切断処理による P_n の上昇が大きく, $P_{n\text{-pre}}$ が $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の個

葉での上昇率は75%に達する. $P_{n\text{-pre}}$ と $\Delta P_n\%$ との間には統計的に0.1%水準で有意な負の相関関係 ($y = -2.564x + 96.49$) が認められた. 第3図 B は $P_{n\text{-pre}}$ と ΔP_n との関係である. ΔP_n は $\Delta P_n\%$ に $P_{n\text{-pre}}$ を乗じた後100を除することによって求められることから, 第3図 A における $P_{n\text{-pre}}$ と ΔP_n との関係は2次曲線 ($y = -0.026x^2 + 0.965x$) で表すことができる. したがって, $P_{n\text{-pre}}$ が $18.82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の時, ΔP_n の最大値 ($9.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) が示される. このように, 葉身切断処理によって P_n が上昇する幅が最も大きくなるのは, ネピアグラスの P_n がその最大能力の約50%に抑えられている場合であることが推定された.

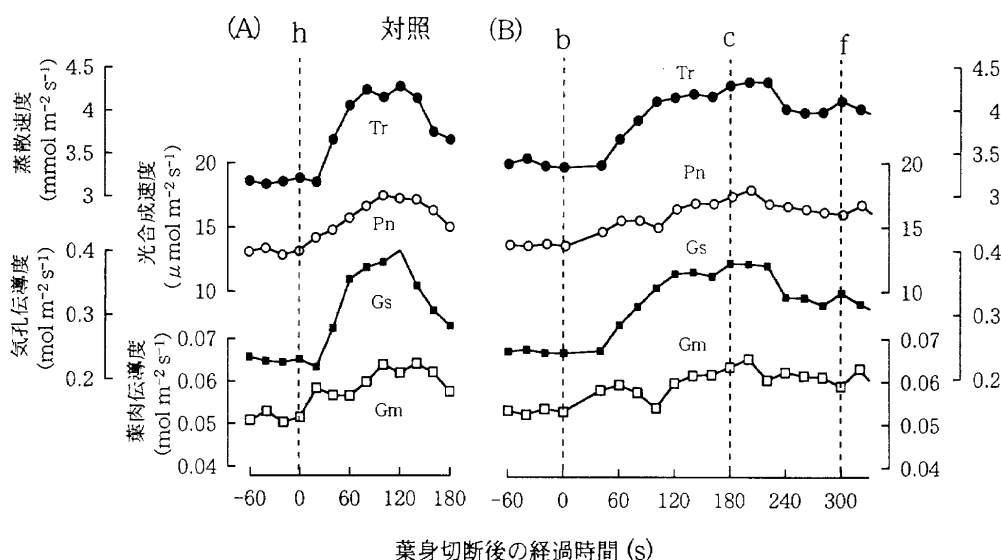
次に, 葉身以外の部位で植物体を切断した場合の光合成・蒸散に関連する全パラメータの経時変化を第4図に示した. 第4図 A は葉身切断 (第1図 h) に伴うパラメータの変化を第1図 L_1 の位置で測定した値であり, これを対照とした. 次に, 測定位置を第1図 L_2 に変えた後, 根から順次, 水輸送の上流部位から下流部位にかけて植物体を切断し, それに伴うパラメータの変化を第4図 B に示した. ここで用いた個葉は切断前の P_n が $17.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であり, これは先の第3図 B において切断による P_n 上昇が最も大きくなると予測される範囲に含まれる状態の個葉である. 対照値となる葉身切断後の各パラメータは全て上昇しており, Tr と G_s では P_n と G_m に比較して上昇率が大きかった (第4図 A). 同じ葉を用いて, 地下部から測定葉の葉鞘着生節下部まで順次切断したが, この間の切断処理ではパラメータの値には変化が生じなかった. しかし, 次に葉鞘部を切断すると全パラメータが上昇し, 葉身切断の場合 (第4図 A) と同様な変化を示した.



第3図 葉身切断処理直前の光合成速度 ($P_{n\text{-pre}}$) と処理後の光合成速度の上昇幅 (ΔP_n) および光合成速度上昇率 ($\Delta P_n\%$) の関係. (A) 図は $P_{n\text{-pre}}$ と $\Delta P_n\%$ との関係を, また (B) 図は $P_{n\text{-pre}}$ と ΔP_n との関係をそれぞれ示す. (B) 図の ΔP_n は $P_{n\text{-pre}}$ が $18.82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の時, 極大値 $9.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を示す. ***: 0.1%水準で有意.



第4図 葉身切断処理 (A) および部位別切断処理 (B) に伴う光合成速度 (Pn), 蒸散速度 (Tr), 気孔伝導度 (Gs) および葉肉伝導度 (Gm) の経時的変化. 光合成関連パラメータの測定は光強度 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上のもと, (A) 図では第1図 L₁, (B) 図では L₂ にてそれぞれ行った. 部位別切断処理は根 (a), 地下茎発根節下 (b), 同節の上 (c), 地上茎第1節の上 (d), 葉鞘着生節下 (e), 葉鞘 (f), 葉耳基部 (g) の順に行った. なお, () 内の英文字は第1図中の英文字に相当する.



第5図 遮光条件下で栽培したネピアグラスの葉身切断処理 (A) および部位別切断処理 (B) に伴う光合成速度 (Pn), 蒸散速度 (Tr), 気孔伝導度 (Gs), および葉肉伝導度 (Gm) の経時的変化. 光合成関連パラメータの測定は光強度 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上のもと, (A) 図では第1図 L₁, (B) 図では L₂ にてそれぞれ行った. 部位別切断処理は地下茎発根節下 (b), 同節の上 (c), 葉鞘 (f), の順に行った. なお, () 内の英文字は第1図中の英文字に相当する.

次に, 遮光 (自然光の 30% 強度) 条件下で栽培したネピアグラスを用いて部位別切断処理を行った際のパラメータの変化を第5図に示した. 対照となる葉身切断後の Pn の変化を見ると, $13.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ から $17.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ までの上昇が認められるが, その上昇幅は小さい. これは Gm についても同様であった. Tr と Gs は上記の2要因に比較して大きな上昇を示した (第5図 A). 測定位置を第1図 L₂ に変えて地下部から順次切断処理を行い, 関連パラメータの変化を測定したが, 遮光個体を用いた場合, 先の第4図の結果とは異なり地下茎節を切断した時点でパラメータの上昇が認められた (第5図 B).

考 察

第2図に見られるように光合成, 蒸散速度がともに高く, ガス代謝が十分に行われている葉身では切断処理によるパラメータの変動は認められない. しかし, ガス代謝が制御されて低い光合成速度を示す葉身を切断すると, 数十秒後に Pn と Tr が上昇した. 津野ら (1995) は水稻に葉身切断処理を行ったところ, 光合成は一時的に上昇したがその際に Gs の上昇は認められないとし, このことから葉肉組織における光合成活性が水分過剰状態によって抑制され, 低い Pn を示す水稻個葉の場合, 葉身切断処理による葉内水分の減少が光合成を増加させる原因となると結論している.

本実験においてはGs, Gmともに上昇する現象が認められる。Gsは気孔を通過する水蒸気の色度を示し、気孔開度を表す指標である。そのため、Gsの上昇は個葉のガス交換効率の促進による炭酸ガスの取り込みが加速されたことを意味する。また、Gmは葉肉組織での炭酸ガス固定速度を意味し、主に炭酸ガス固定系の酵素反応速度が関与する。Gmが上昇したのは水ストレスにより機能が低下していた葉肉組織へ葉身切断により水が流入、供給され、それにより炭酸ガス固定機能が回復したためであると考えられる。ネピアグラスの場合、水分欠乏状態におかれた葉肉組織の光合成反応系において、蒸散流の上流域が切断されたことにより水が下流域へと流れ込み、葉肉組織周囲の環境条件が良好となるためにGsとGmが一時的に増加し、それによってPnも上昇したものと理解される。

第4図に示すように地下部から順次地上部へと切断部位を変え、葉鞘基部の直下の部位まで切断してもパラメータに変化は認められないが、測定葉の葉鞘部(第1図f)を切断すると上昇が認められる。Boyer(1969)はヒマワリについて通導抵抗を根・茎・葉に分けて測定した結果、単位距離当たりの茎の抵抗は葉の1/2000であり、非常に低いと報告している。このことを考慮すると、茎部切断によって葉部への水移動が促進されて各パラメータの値は上昇するはずであるが、本草種の茎部を切断しても上昇は認められない。このことは、葉鞘基部の節に大きな通導抵抗があつて、それが蒸散流に対する堰の作用を持つことを意味しており、蒸散が盛んになり葉身の水要求力が高まった場合においても容易に茎から水を葉身に輸送させない維管束構造になっていることを推測させる。

ネピアグラスは極めて高い乾物生産能力を有する作物として知られるが、その特性を支えるのは先述したように高いT/R比にあると考えられる。これは光合成生産の主体である葉面積を増大させ、同時に地下部への物質分配率を低めて地下部の呼吸消費を抑えるため、生産的には極めて有利なシステムである。地上部での光合成、蒸散作用を維持するためには水の供給が重要であるが、地上部に対する地下部の比率が小さいことは水の吸収、輸送に限界がある。このようなT/R比のもとで高い乾物生産を維持するには、地下部の給水能力が優れているか、あるいは光合成における水利用が効率的に行われているか、そのいずれかが不可欠な要因となる。本研究はそのうちの後者について検討したものであるが、その結果から、ネピアグラスでは節部が堰となつて茎の中の水の流れを制御・調節しており、節水型の優れた光合成生産システムを構築しているものと考えられる。このことをさらに明確にするために、本草種維管束系の形態的特徴を検討中である。

また、遮光条件下で栽培した植物体では植物体切断による各パラメータの反応は第4図とは異なる(第5図)。第4図では葉鞘切断に至るまでPnの上昇はみられなかったが、遮光条件で栽培した個体では地下茎の切断により測定

した全パラメータが上昇し、水輸送の調節・制御が更に上流域で行われていることが示唆された。

以上のことより、ネピアグラスは優れた光合成生産を実現するために水輸送経路上に存在する節が地上部各器官への水供給を調節・制御するが、その機能を有する部位は生育環境条件に応じて変化することが示唆された。

引用文献

- Boyer, J.S. 1969. Free-energy transfer in plants. *Science* 163: 1219—1220.
- 伊藤浩司・稲永忍 1988a. ネピアグラスの乾物生産に関する研究. 第1報 東京と宮崎における乾物生産及び生長パラメータの比較. *日作紀* 57: 90—96.
- 伊藤浩司・村田吉男・稲永忍・大久保忠旦・武田友四郎・沼口寛次・宮城悦生・星野正生 1988b. ネピアグラスの乾物生産に関する研究. 第2報 東京以南の6地域における乾物生産力. *日作紀* 57: 424—430.
- 伊藤浩司・稲永忍 1988c. ネピアグラスの乾物生産に関する研究. 第3報 東京及び宮崎における葉位別の個葉の面積及び光—光合成関係. *日作紀* 57: 431—437.
- 伊藤浩司・高木喜代文・三角守・沼口寛次 1989. 栽植密度を異にするネピアグラス(*Pennisetum purpureum* Schmach)の葉面積と個体群生長速度との関係. *日草誌* 34: 257—263.
- 北村征生・阿部二郎・掘端俊造 1982. 南西諸島におけるイネ科飼料作物の栽培と利用. 1. ローズグラス, ギニアグラスおよびネピアグラスの乾物収量および刈取間隔および生育季節の影響. *日草誌* 28: 33—40.
- Kubota, F., Y. Matsuda, W. Agata and K. Nada 1994. The relationship between canopy structure and high productivity in napier grass, *Pennisetum purpureum* Schmach. *Field Crops Res.* 38: 105—110.
- 松田義信・窪田文武・縣和一・伊藤浩司 1991. ネピアグラス(*Pennisetum Purpureum* Schumach)の高位生産性解明. 1. ネピアグラスとトウモロコシの乾物生産特性の比較. *日草誌* 37: 150—156.
- 宮城悦生 1980. ネピアグラス(*Pennisetum purpureum* Schumach)の生産特性におよぼす栽植密度の影響. *琉大農学報* 27: 293—301.
- 名田和義・窪田文武・縣和一・松田義信 1994. ネピアグラスとトウモロコシの群落における乾物生産および個葉光合成特性. *九大農芸誌* 48: 163—169.
- 津野幸人・面地理・山口武視・中野淳一・赤井田里美 1995. 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. *日作紀* 64: 492—499.
- Vicente, C.J., S. Silva. and J. Frgarella 1959. The effect of nitrogen fertilization and frequency of cutting on the yield and composition of three tropical grasses. *Agron. J.* 51: 202—206.
- Watkins, J.M. 1951. Effect of frequency and height of cutting on the yield, stand and protein content of some forages in EL Salvador. *Agron. J.* 43: 291—296.
- Xu, H.L. and R. Ishii 1991. Effects of water deficit on photosynthesis in wheat plants. VI. Capacitance and resistance of transpiratory water flux in different plant parts. *Jpn. J. Crop Sci.* 60: 75—81.

A Consideration of the Water Transport Status in Napier Grass (*Pennisetum purpureum* Schumach.) Based on the Temporary Rises in Leaf Photosynthesis and Transpiration by Plants Excision : Kiyoshi NAGASUGA*, Fumitake KUBOTA, Kenji HIRAO and Kazuyoshi NADA (*Fac. of Agr., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581, Japan*)

Abstract : Napier grass (*Pennisetum purpureum* Schumach.) is known as a species with high productivity of biomass and high water use efficiency. In this study, the water transport and leaf photosynthesis of the species, using plants (var. *Merkeron*) grown in different environments, were discussed on the bases of photosynthetic and transpiratory responses measured directly after excisions of various parts of plants. During the measuring of rates of leaf photosynthesis (Pn) and transpiration (Tr), the excision of a lower part of the leaf blade allowed the rates to rise temporarily, and especially large increases were observed in leaves subjected to drought stresses. The rise of Pn depended on the increases in stomatal and mesophyll conductances. No responses in Pn and Tr were detected by excising any parts of plant below the sheath joint of the measuring leaf, but excision of the leaf sheath caused increases in both rates. Such parts as the leaf sheath joint seem to have a role in controlling or preventing water stream in a plant. Contrary to this, in shade-grown plants the rates increased by rhizome excision. Napier grass is considered to have a high sensitivity to water movement in a plant and a unique morphological mechanism to conserve the use of water.

Key words : Excision of plant parts, Growth environment, Mesophyll conductance, Napier grass, Photosynthesis, Stomatal conductance, Transpiration, Water transport.
