

## 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(5)

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者名	黒田,栄喜 玖村,敦彦
発行元	日本作物學會
巻/号	59巻1号
掲載ページ	p. 113-119
発行年月	1990年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 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5報 上位葉の光合成の長期的にみた変動

黒田 栄喜\*・玖村 敦彦

(東京大学農学部)

平成元年7月27日受理

**要旨**：個葉光合成速度 (CER) の経時変化のパターンは葉位により異なった。第2, 3葉 (上から数えて) では、飽和光下の CER は完全展開期に最高でありその後時の経過とともに低下した。止葉の CER は展開時にはかなり低かったが、その後急増し2週間後には始めの値の約2倍に達した。その後は、他の葉位の葉におけると同様低下した。

止葉の CER の初期における増加は、主に気孔伝導度 ( $g_s$ ) の増加によりもたらされ、葉肉の光合成活性の上昇も副次的にそれに関与していた。後期の CER の低下はすべての葉でみられ、これをもたらしした主要因は葉肉の光合成活性の低下、副次的要因は  $g_s$  の減少であった。

第2, 3葉では、光-光合成曲線の初期勾配は展開時に最大でその後減少した。止葉の場合、この勾配は展開時には小さかったが、いったんかなり増加し、その後減少に転じた。この増加と減少の幅は、第2, 3葉における勾配の変動幅に比べずっと大きかった。

**キーワード**：気孔伝導度、個葉光合成、水稻、止葉、葉位間差、葉肉の光合成活性。

**Single Leaf Photosynthesis of Rice Plants under Field Conditions** V. Long-term variations in photosynthesis of upper leaves : Eiki KURODA\* and Atsuhiko KUMURA (*Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

**Abstract** : The patterns of variation with time on single-leaf photosynthesis (CER) varied among leaves according to the positions on the stem. In the second and the third leaves, CER under saturation light intensity was at the maximum at the full expansion, decreasing with time thereafter. CER of the flag leaf was rather low at the full expansion but increased rapidly attaining the double of the initial value after two weeks. After that, it decreased as in leaves at other positions.

The CER increase in the flag leaf at the early stage was brought about by an increase primarily in stomatal conductance ( $g_s$ ) and secondarily in mesophyll photosynthetic activity. The CER decrease observed in all leaves at later stages was resulted from a decrease primarily in mesophyll photosynthetic activity and secondarily in  $g_s$ .

In the second and the third leaves, the initial slope of light-CER curve was at the maximum at the full expansion decreasing with time thereafter. In the case of the flag leaf, the slope was small at the full expansion, increasing considerably at first, but decreased later. The degrees of both increase and decrease were much larger than that of the slope variation in the second and the third leaves.

**Key words** : Flag leaf, Inter-leaf positions difference, Mesophyll photosynthetic activity, Rice plants, Single-leaf photosynthesis, Stomatal conductance.

既報<sup>11,12)</sup>において、時刻間、近接した日の間など比較的短い時間のあいだにおこる光合成の変動とその支配要因について検討した。

これに対し、本報では、生育後期における最上位数葉の光合成速度のより長期的な変動の実態とその生理的基礎について検討を行った。

### 材料と方法

本研究に用いた材料は、既報<sup>10)</sup>の実験に用いたものと同じもの、すなわち、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。

個葉の光合成速度 (以下、CER) および気孔伝導度 (以下、 $g_s$ ) の測定法は、既報<sup>9,10)</sup>に述べた通りである。1980年には枝梗分化後期以降、また、1981年には穂首分化期以降に測定した結果を用いて本報の検討を行った。なお、各生育時期の CER および  $g_s$  は、午前9~10時に飽和光下で測定した値をもって代表させることとした。

### 結 果

#### 1. CER の時期的変動の実態

まずはじめに、各葉位の葉の展開完了後における CER および  $g_s$  の推移について検討する (第1

\* 現在：岩手大学農学部、  
Present address: Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka, Iwate 020, Japan.

図). なお、これらの値は、5枚以上の葉身の平均値である。

CERの推移をみると、いずれの年次においても止葉とそれ以外の葉位の葉身との間に明らかな違いが認められた。すなわち、止葉以外の上位葉のCERは、展開完了直後から高い値を示し、その後しばらくの間この高いレベルを保った後、下降の過程に入った。これに対して、止葉のCERは、展開完了直後は低い値を示し、その後約2週間の間上昇を続け、極大値に達した後次第に下降した。展開完了直後から極大値にいたる間のCERの増加はいち

じく、この間にCERの値は約2倍に増加した。

同様に、葉位による相違は、 $g_s$ の推移においても見られた。すなわち、止葉以外の上位葉の $g_s$ は、展開完了時にはすでに高いレベルを示しており、その後しばらくの間ほぼ一定のレベルを維持した後、下降した。これに対して、止葉の $g_s$ は、展開完了直後は老化葉並みあるいはそれ以下の低い値を示すが、その後いちじく上昇し、CERとほぼ同じ頃に極大値に達した後、次第に下降した。

CER、 $g_s$ の両者は展開後ある時間が経過するとす

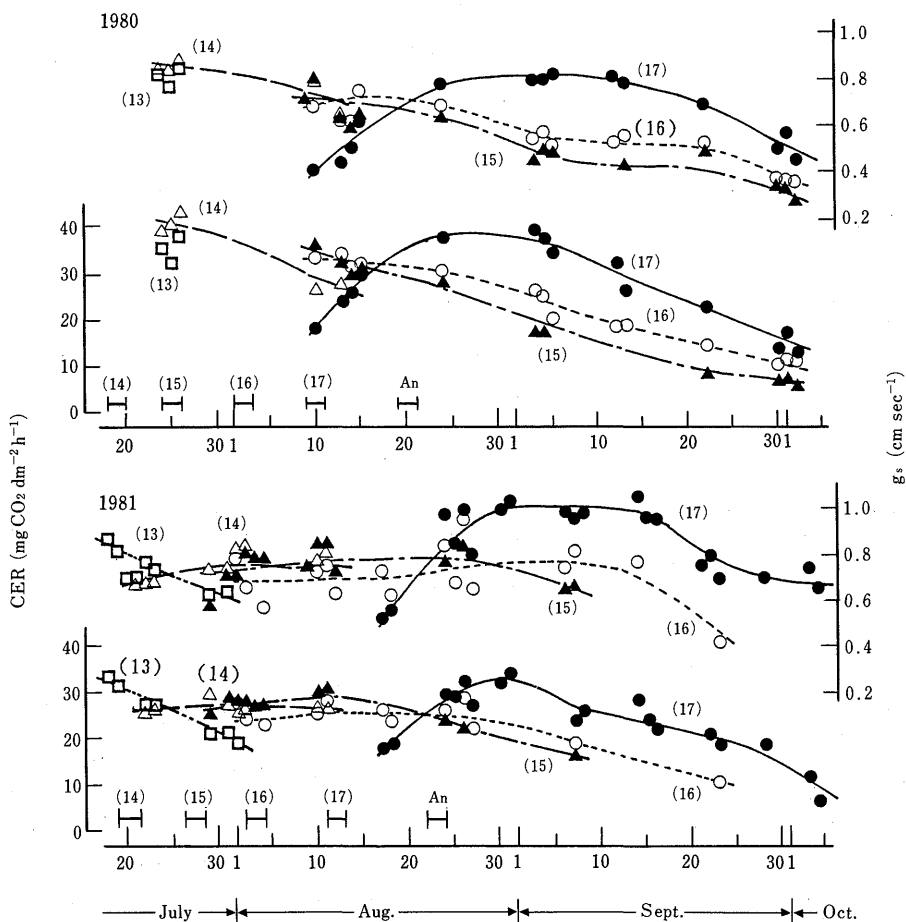


Fig. 1. Changes with time in CER and  $g_s$  of leaf at each position on stem.

- 1) CER and  $g_s$  at each date were represented by those obtained in 9~10 a.m. under saturation light intensity.
- 2) Leaf positions, numbered from the basal leaf upward, are presented as Arabic numbers in parentheses. The 17th leaf was flag leaf in both years.
- 3) Each circle, triangle and square denotes the average for five or more leaves.
- 4) The short horizontal lines above the horizontal axis indicate the time of fully expansion of leaves. "An" shows the period of anthesis.

すべての葉位において下降した。しかし、この過程では CER に比べ  $g_s$  のほうがより長く高いレベルを保ち、下降のすずみが遅かった。この傾向に関しては、止葉も他の葉位の葉と同様であった。

## 2. CER の時期的変動の生理学的基礎

前項の結果から、CER の時期的な変動の様相は、葉位によりいちじるしく異なることが判った。そこで、葉位に着目しながら、CER の時期的変動の生理学的基礎について検討したい。

### (1) 葉面光強度と CER との関係からみた各葉位の特徴とその時期的変化

CER の測定は、各生育時期において、連続する数日間にわたって日変化を調べるかたちで実施された。こうしてえられたデータを葉位ごとにプールし、葉面光強度との関係で整理したのが第 2 図である。

同一生育時期における葉位間の比較を容易にするために、上位 3 葉の葉面光強度-CER 曲線を生育時期ごとにひとつの図にまとめたのが第 3 図 (A~D) である。

また、同一葉位の葉の時期的推移を検討し易くするために、種々の生育時期の葉面光強度-CER 曲線を葉位ごとにまとめたのが第 4 図 (A-1~3) である。

はじめに、第 4 図をみると、一般に、生育がすすむにつれて、強光下、弱光下の光合成速度がともに低下することがわかる。しかしながら、この経過の詳細は葉位によって異なる。すなわち、止葉から数えて第 2、第 3 番目の葉位においては、強光下の CER の低下がいちじるしいが弱光下の CER の低下は小さい。これに対して、止葉においては、A-1 のように、強光下の CER とともに弱光下のそれもいちじるしく変動している。また、若い時期における光-光合成曲線の型 [同図 (1)] は、それ以後のもの [同図 (2)~(4)] とは異なっている。すなわち、前者では、曲線の初期勾配がいちじるしく小さく、しかも、光飽和点が高いのである。つぎに、第 3 図をみると、展開完了直後の若い止葉のもつこれらの特徴は、同じ時期に測定された他の葉位の葉と比較した場合にも認められる。

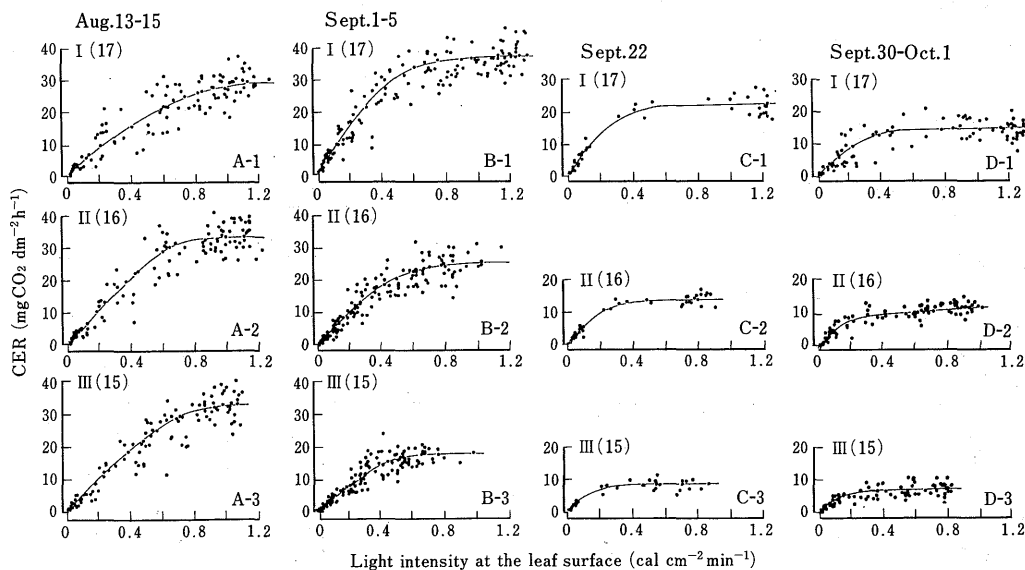


Fig. 2. Light-CER curves for the uppermost three leaves at four growth stages.

- 1) Experimental year, 1980.
- 2) Each solid circle denotes one single leaf. In each figure, all the data collected at various times of day in the period shown at the top were combined.
- 3) Roman numbers denote leaf positions numbered from the uppermost fully expanded leaf at the time of measurement. Arabic numbers in parentheses denote leaf positions numbered from the basal leaf. The 17th leaf was flag leaf.
- 4) Growth stages of plants: A: booting stage, B: milky ripe stage, C: yellow ripe stage, D: full ripe stage.

## (2) $g_s$ と CER との関係からみた各葉位の特徴とその時期的変化

葉面光強度が光飽和点を超えた場合のデータを葉位別にプールし、 $g_s$  と CER との関係を、生育時期ごとに示したのが第 5 図である。この図をみると、いずれの生育時期・葉位においても、 $g_s$  と CER との間には高い正の相関関係が認められる。

$g_s$ -CER 関係の時期的推移を把握易くするために、いろいろな時期の回帰を、葉位ごとに一括して示したのが第 4 図 (B-1~3) である。それぞれの回帰直線上の黒点 (●) は、各時期の午前 9~10 時の  $g_s$  の平均値に対応する点である。

まず、第 2, 3 葉についてみると (第 4 図 B-2, 3), 生育がすすむにつれて 9~10 時の  $g_s$  値が低下している。また、 $g_s$ -CER 直線のレベルも顕著に低下している。そして、それに応じて 9~10 時の CER 値が低下している。

止葉 (第 4 図 B-1) の場合には、完全展開後の経過が第 2, 3 葉とは異なる。すなわち、[1] から [2] にかけて、9~10 時の  $g_s$  値が顕著に増加する。また、 $g_s$ -CER 直線のレベルも若干向上する。しかしながら、[2] 以降の経過は他の葉位と同様で、 $g_s$  の低下と  $g_s$ -CER 直線のレベルの低下が時とともに進んでいく。

## 考 察

同じ  $g_s$  値の下での CER のレベルが低いこと

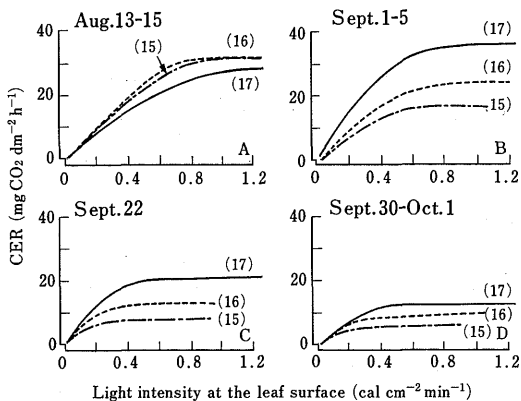


Fig. 3. Comparison of light-CER curves among leaves at the uppermost three positions.

- 1) Light-CER curves presented here are equivalent to those in Fig. 2.
- 2) As for A~D, see the note 4) for Fig. 2.
- 3) As for leaf positions presented in parentheses, see the note 2) for Fig. 1.

は、葉肉内部の光合成系の活性が低いことを意味する。すでにみたように、止葉の [1] から [2] にかけての時期を別として、 $g_s$ -CER 直線のレベルは時とともに明瞭に低下していった。この事実は、CER が時の経過に伴って低下する現象に、葉肉の光合成活性の低下が強く関与していることを示している。

いっぽう、止葉の [1] から [2] にかけての時期を別として、9~10 時の  $g_s$  値も時とともに低下した。このことは、CER の低下に  $g_s$  の減少もまた関与していることを示す。

本研究では、第 3 報<sup>11)</sup> に記した理由によりいわゆる葉肉伝導度 ( $g_m$ ) の算出は行わなかった。したがって、CER の低下に対する  $g_s$ 、葉肉の光合成活性の両要因の影響の相対的強度を、 $g_s$ 、 $g_m$  両者の比較から論ずることはできない。そこで、厳密さには欠けるかも知れないが、次のような方法でこの問

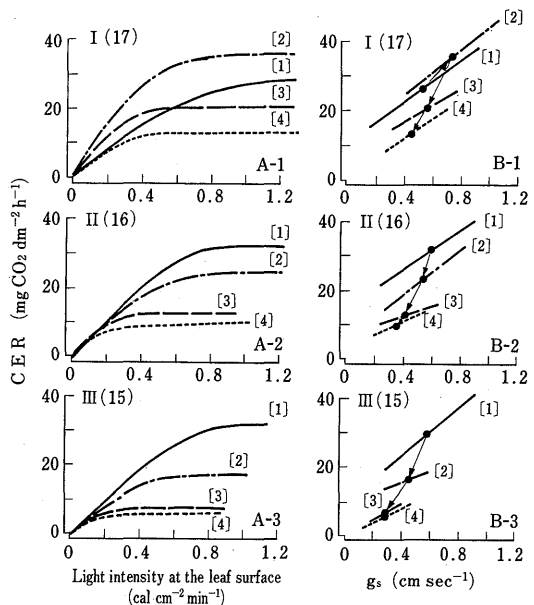


Fig. 4. Changes in light-CER curves (A-1~3) and in  $g_s$ -CER lines (B-1~3) with time in the uppermost three leaves.

- 1) Light-CER curves presented here are equivalent to those in Fig. 2.
- 2)  $g_s$ -CER lines presented here are equivalent to those in Fig. 5.
- 3) Closed circles on  $g_s$ -CER lines show the means for data collected in 9-10 a.m.
- 4) [1]~[4] in the figure denote growth stages. [1]: booting stage, [2]: milky ripe stage, [3]: yellow ripe stage, [4]: full ripe stage.

題を検討した。

ある時期から次の時期にかけての CER の低下のうち、葉肉の光合成活性の低下による部分は、同じ  $g_s$  の下での  $g_s$ -CER 直線の高さの差で評価できよう。また、 $g_s$  の低下による部分は、両期間間の [ $g_s$  の差] と [ $g_s$ -CER 直線の勾配] の積で評価することができよう。このような観点から第4図Bをみると、止葉の〔1〕から〔2〕にかけての時期を別とすれば、時の進みに伴う CER の低下が、葉肉の光合成活性の低下により多く依存することは明らかである。このことは第1図において  $g_s$  と CER の推移にみられた傾向、すなわち、 $g_s$  に比べて CER のほうが低下の程度が著しくかつ先行するという傾向と符合する。

つぎに、止葉の場合、第4図B-1のように、〔1〕から〔2〕にかけて、 $g_s$  のかなり大幅な増加と、 $g_s$ -CER 直線のレベルの若干の上昇がみられる。前述と同様なみかたで  $g_s$ 、葉肉の光合成活性の影響を評価するならば、この場合には、CER の変化の主因は前者の増加と結論できる。

個体あるいは個々の葉のエイジングに伴い、葉の CER が低下することは、いろいろな植物で広く認められている<sup>1,2,3,6,7,15)</sup>。水稻についても、すでに田中(明)<sup>16)</sup>、村田<sup>14)</sup>、内田ら<sup>17,18)</sup>、Makino et al<sup>19)</sup>の報告がある。その際、気孔開度と葉肉内部の光合成系の活性がともに低下し、これらが原因となって CER の低下がおこることも既に知られている<sup>8)</sup>。また、気孔開度、葉肉の CO<sub>2</sub> 固定活性の両者のうち、後者のほうが CER の低下により大きく関与していることも指摘されている<sup>19)</sup>。

したがって、本試験の結果のうち、上記の点は、圃場条件下で得られた多くのデータを基礎に、水稻について再確認されただけといつてよい。

本研究において、新たに明瞭に確認されたことのひとつは、止葉の CER が、他の葉位とはいちじるしく異なる推移をたどるということ、すなわち、展開完了後、かなり長期間上昇を続けた後、下降過程に入るという事実である。そして、この特異的な CER の変動の主要な基礎は、止葉では展開完了時に  $g_s$  がいちじるしく低く、その後時とともに急増

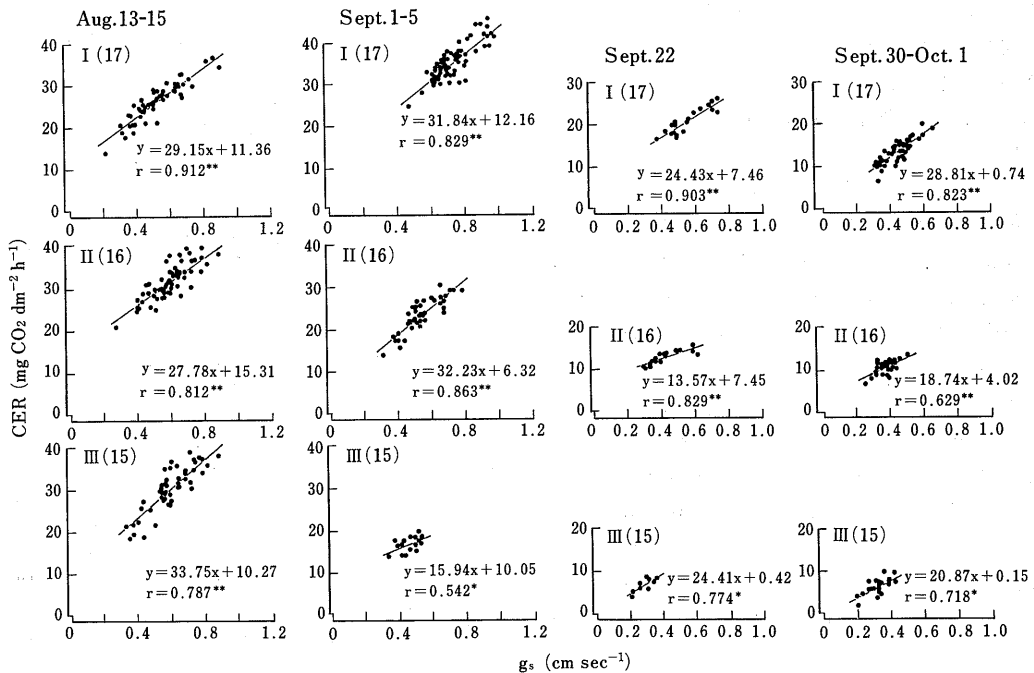


Fig. 5. Dependence of CER on  $g_s$ .

- 1) CER, single leaf photosynthetic rate under saturation light intensity.
- 2)  $g_s$ , stomatal conductance when CER was measured.
- 3) Each solid circle denotes one leaf.
- 4) Experimental year, 1980.
- 5) As for A~D, see the note 4) for Fig. 2.

することであることがわかった。石原ら<sup>4)</sup>も、節間伸長期には、展開完了したばかりの最上位葉の気孔開度が、より下位の葉のそれと比べ小さい傾向があることを指摘した。そして、その理由として、この葉が intercalary meristem の未成熟の通導組織を介して水の供給を受けるため、水分不足の状態にあることを推測している。本研究において認められた前述の傾向もそのような理由によるのかも知れない。

止葉では、すでに述べたように、飽和光下の CER のみならず弱光下の CER についても他と異なる特徴がみられた。すなわち、葉面光強度-CER 曲線の初期勾配は展開直後に小さく、[1] から [2] の時期にかけていちじるしく増大した。しかし、その後減少に転じ、[4] の時期には [2] の時期の約半分にまで減少した (第 4 図 A-1)。これに対し第 2, 3 葉では、葉面光強度-CER 曲線の初期勾配に展開後の増大がみられず、また、時の経過に伴うこの勾配の減少も止葉に比べてずっと小さかった (第 4 図 A-2, 3)。つまり、止葉ではこの勾配の経時的な変動の幅が他に比べてずっと大きい。

これらの事実は、葉肉の光合成機構のうち光化学的な過程に関する部分の活性の消長にも葉位による特異性が存在することを示唆する。

内田ら<sup>18)</sup>は、酸素電極法で測定した水稻葉身の光合成活性とフラクシオン I たんぱくとの関係が、止葉と下位の葉とで異なることをみいだしている。

本研究の結果と、このような既往の研究の結果を併せ考えると、光合成速度やそれに関連する葉内要因の経時的変化、さらに光合成速度の葉内諸要因による規定のされかたなどの点で、葉位間にかなり大きな差異があるもののように思われる。

水稻では最上位の 3 葉は稔実と直接関係する<sup>5,14,16)</sup>。それだけに、これらの CER の推移を支配する内部要因や、支配の機構を生理学的に解明することは重要である。本研究では、圃場条件下で測定した結果をもとに検討を実施したため、解析には限界があった。今後、規制環境下で、いっそう精密なそしていっそう掘り下げた研究が実施されることが望まれる。

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大変お世話戴いた。ここに記して厚くお礼を申し上げる。

## 引用文献

1. Camp, P.A., S.C. Huber, J.J. Burke and D.E. Moreland 1982. Biochemical changes that occur during senescence of wheat leaves. 1. Basis for the reduction of photosynthesis. *Plant Physiol.* 70: 1641-1646.
2. Hall, N.P., A.J. Keys and M.J. Merrett 1978. Ribulose-1, 5-diphosphate carboxylase protein during flag leaf senescence. *J. Exp. Bot.* 29: 31-37.
3. Hodgkinson, K.C. 1974. Influence of partial deformation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lucern leaves of different ages. *Aust. J. Plant Physiol.* 1: 561-578.
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 3 報 異なる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* 41: 505-512.
5. 石塚喜明・田中 明 1958. 水稻の葉の栄養生理学 (I). *農及園* 33: 1320-1324.
6. 玖村敦彦・浪花 勲 1965. 大豆の物質生産に関する研究. 第 1 報 生育に伴う植物体の光合成能ならびに呼吸能の推移. *日作紀* 33: 467-472.
7. ———— 1969. ————. 第 5 報 個体群の光合成系について. *日作紀* 38: 74-90.
8. 黒田栄喜・石原 邦・小倉忠治 1979. 生育段階の異なる水稻における葉身の窒素濃度と光合成速度との関係について. *日作紀* 48 (別 2): 69-70.
9. ————・玖村敦彦・村田吉男 1987. 圃場条件下における個葉の CO<sub>2</sub> 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 3 報 光合成速度の時刻による変動とその生理生態的基礎. *日作紀* 58: 617-622.
12. ————・————— 1989. ————. 第 4 報 光合成速度の近接した日による変動とその生理生態的基礎. *日作紀* 58: 623-627.
13. Makino, A., T. Mae and K. Ohira 1983. Photosynthesis and ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase in rice leaves. Changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development through senescence. *Plant Physiol.* 73: 1002-1007.
14. 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.
15. Smillie, R.M. 1962. Photosynthetic and respiratory activities of growing pea leaves. *Plant Physiol.* 37: 716-721.
16. 田中 明 1958. 葉位別にみた水稻葉の生理機能の特性及びその意義に関する研究. 第 11 報 各葉位葉の同化作用力及び同化産物の移動. *土肥誌* 29: 327

- 333.
17. 内田直次・伊藤亮一・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.
18. ———・和田義春・村田吉男 1982. ———. 第2報 イネ葉の老化過程に及ぼす窒素欠乏の影響. 日作紀 51:577—583.
19. 和田義春・玖村敦彦 1983. 水稻葉身の老化とその制御に関する研究. 1. 葉身の加齢に伴うガス代謝特性の変化とその基礎. 日作紀 52 (別 2):86—87.
-