

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

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	石原, 邦 斎藤, 邦行
巻/号	56巻1号
掲載ページ	p. 8-17
発行年月	1987年3月

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*

石原 邦・斉藤 邦行

(東京農工大学農学部)

昭和61年3月19日受理

著者らは、気孔開度の日変化を調査し、日射が強く、気温が高く、空気湿度が低く、蒸散の盛んな晴天の日の日中には、湛水状態の水田に生育する水稻の葉の水ポテンシャルが低下し気孔がかなり閉じることを明らかにした^{5,7)}。また、空気湿度は光合成速度、気孔開度、拡散伝導度に著しい影響をおよぼし⁹⁾、気孔開度、拡散伝導度と光合成速度との間には正の相関関係がある⁶⁾ことを報告した。これらの結果から、湛水状態で土壌から水が十分に供給されている条件でも、水稻葉身の光合成速度は日中時刻のすすみに伴ってかなり低下することを推定した^{5,7,9)}。しかし、これまで水田に生育する水稻の個葉光合成速度を測定し、その日変化の様相を検討することは行っていなかった。

野外における光合成速度を同化箱法を用いて測定するには、二つの方法が考えられる。その一つは、環境調節機構をもたない同化箱を葉に装着し、装着による光合成速度の変化がはじまる以前に測定を完了する方法である^{8,12,20)}。この方法では、葉身を同化箱に入れて可能な限り短時間に測定を完了することが肝要である。他の一つは、同化箱内の環境を同化箱外の環境と等しくなるように制御して、連続的に光合成速度を測定する方法である^{10,22,24)}。この方法では特に同化箱内の気温、湿度を同化箱外と等しくなるよう厳密に制御することが重要である。

KOCH, LANGE, SCHULZE ら^{10,22)}は砂漠に生育する植物の光合成の実態を明らかにするため、気温、湿度を同化箱外と等しくなるように制御できる光合成蒸散同時測定装置 (Siemens 社製) を開発した。本研究は、この装置を用いて湛水状態の水田に生育

する水稻の個葉の光合成速度、蒸散速度、拡散伝導度の日変化の実態を明らかにするとともに、これら日変化に影響する要因の解析を試みたものである。

実験材料および方法

測定に用いた水稻は本学農学部附属農場の水田に以下のように栽培した日本晴であった。5月8日に育苗箱に180g/箱の密度で播種し、5月30日に30×16cm (20.8株/m²) 1株5本植えの栽植密度で、葉齢3.5の稚苗を手植え移植した。肥料は10a当り、基肥として化成肥料(14-14-14) 30kg、その後追肥として化成肥料(16-0-16) 30kgを2回に分けて施用した。病虫害防除を適宜行った結果、生育は順調で出穂期は8月28日、止葉は第16葉であった。

測定に用いた光合成蒸散同時測定装置¹¹⁾は、CO₂吸収量を測定するための主経路に加えて、蒸散量を測定するための循環経路を備えている半閉鎖

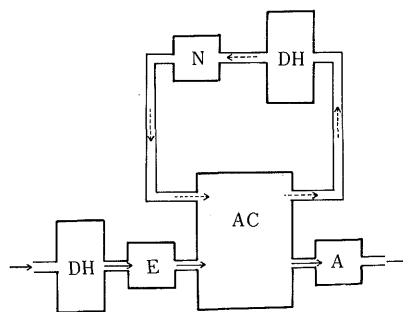


Fig. 1. Schematic diagram of air flow system in the simultaneous measurement apparatus of photosynthesis and transpiration.

- AC : assimilation chamber
- DH : dehumidifier
- E, N, A : dew point hygrometer
- : main air flow
- : recycling air flow

* 大要は、日本作物学会第171回講演会(昭和56年4月)および日本生物環境調節学会第19回(昭和56年10月)、第20回(昭和57年10月)講演会において発表。本研究費の一部は文部省科学研究費によった。

型のものである(第1図)^{8,10,22}。この装置の概略は次のとおりである。ソーダライムを通してCO₂を除去した空気に一定量の1% CO₂を混入してCO₂濃度約350 ppmの空気をつくり主経路へと送る。この空気を加湿した後除湿器で大気露点とほぼ等しい露点に除湿し、同化箱入口の手前でこの空気の露点を露点計Eで測定する。同化箱にはファンが内蔵されていて、同化箱内の空気の流れは層流に近く、風速は1.8 m/secで一定であった。同化箱を出た空気の露点をその出口にある露点計Aで測定した後、この空気とバイパスを通ってきた比較空気とのCO₂濃度差を差動型赤外線CO₂ガス分析計(LEIBOLD-HERAEUS社製、BINOS I)によって測定する。その後この空気のCO₂濃度を絶対型赤外線CO₂ガス分析計(富士電機K.K.製、ZAP型)によって測定する。

蒸散量を測定するために、同化箱には主経路の他に一定流量で空気を循環させている循環経路が接続してある(第1図)。循環経路にも除湿器があり、こ

の除湿器によって循環経路の空気を、同化箱入口と出口の露点が等しくなるように、すなわち露点計EとAで測定した空気の露点が等しくなるように除湿する。除湿した空気の露点は露点計Nによって測定した後再び同化箱に入る。蒸散速度(T)は、循環経路の流量(F)と露点計E, N, A(HEINZ WALTZ社製、TS3C)によって測定した露点をそれぞれ絶対湿度に換算したEH, NH, AH、および葉面積(LA)から次式によって算出する⁹。

$$T = (AH - NH) \times F \times 1/LA, (AH = EH)$$

この循環経路によって同化箱内の空気の露点が所定の露点に維持されると同時に、蒸散速度が測定できる。晴れたり曇ったりして日射量が急激に変わった直後以外は、同化箱入口と出口の空気の露点差は±0.1°C以下であった。なお、同化箱内の気温は外気温センサーで検知した外気温と等しくなるように調節され、その精度は±0.1°Cであった。また、光強度を測定するため、同化箱内の葉身のすぐ近くに光合成有効波長域に感度を有する光量子センサー

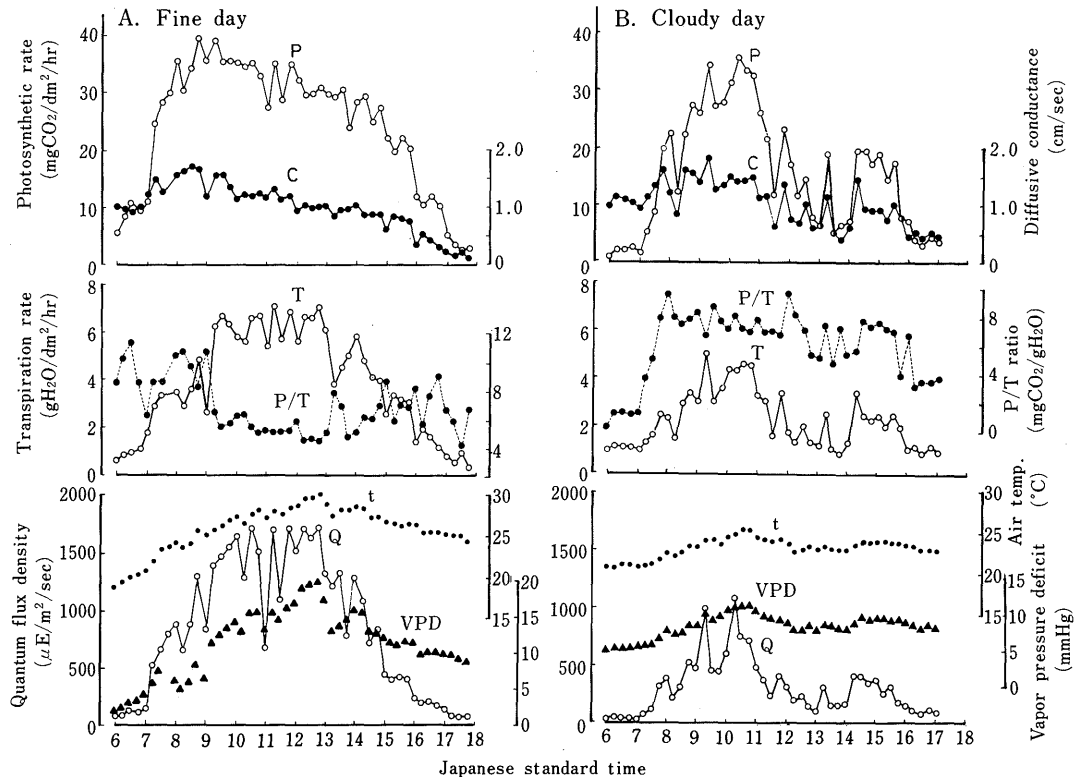


Fig. 2. Diurnal courses of net photosynthetic rate (P), diffusive conductance (C), transpiration rate (T), P/T ratio (P/T), light intensity (Q), air temperature (t), and leaf-air vapor pressure deficit (VPD) in the fully expanded terminal leaf of rice plants grown under submerged paddy field on a fine (Aug. 24) and a cloudy (Aug. 8) days.

(LI-COR 社製) をおいた。測定に用いた空気の流量は、通常主経路 2 l/min, 循環経路 5 l/min であった。

さらに、葉のガス交換の難易を表わす水蒸気の拡散伝導度を測定するため、葉身の裏面に熱電対 (C. C., $\phi 0.1$ mm) をはりつけて葉温を測定した。水蒸気の拡散伝導度 (C) は水蒸気の拡散抵抗 (R) の逆数 (以下単にそれぞれ拡散伝導度, 拡散抵抗という) として、葉温における飽和絶対湿度 (LH), AH および T とから次式によって算出した⁹⁾。

$$C=1/R=T/(LH-AH), (AH=EH)$$

光合成速度の測定には、主稈に着生したままの展開完了した最上位葉を用い、測定前日の夕方、1 日中光が当たるように周囲の株を広げて同化箱を水田に設置した。同化箱内には先端を切除し、葉面積が約 20 cm² になるようにした葉身をいれた。なお、先端を切除した切口からの蒸発を防ぐために、切口にエポキシ樹脂系の接着剤をぬった。測定終了後、同化箱内にあった葉身の葉面積を自動葉面積計 (林電工 K.K. 製) で測定した。通常大気露点はその日の最低気温で決まりほとんど日中変化しないので、同化箱内の空気の露点は、測定当日の早朝にアースマン通風乾湿計で測定した大気露点に設定した。また、光合成速度の日変化に影響する要因を解析する実験では、葉温の上昇に伴って露点を上昇させた。本論文では、湿度を蒸散速度に影響する要因として考えたので、湿度の高低は葉温における飽和

水蒸気圧と同化箱内の空気の水蒸気圧の差 (以下飽差という) の大小で表わした。

実験結果

光合成速度、蒸散速度、拡散伝導度の測定は、最高分げつ期から出穂開花期まで十数回行ったが、それらの日変化の様相には生育時期による質的な相違は認められなかった。したがって、以下気象条件の異なる日の測定例を用いて、光合成速度、蒸散速度、拡散伝導度の日変化の実態を示すと同時に、それらの日変化に影響する要因の解析を行うこととした。

I. 晴天日と曇天日の光合成速度、蒸散速度、拡散伝導度の日変化

晴天日: 晴天日の日変化の例を第 2 図 A に示した。この日は午前 11 時頃多少曇ったのを除けば 1 日中ほぼ晴れで、最低気温は 18.5°C と低かったが、最高気温は 30.4°C と高く、最大飽差は 19.9 mmHg と著しく大きかった。蒸散速度は、光強度が増加し気温、葉温が上昇し飽差が大きくなるのに伴って大きくなり、12 時 45 分に 7.0 gH₂O/dm²/hr と非常に大きな値となった。その後蒸散速度は光強度、飽差の低下に伴って小さくなった。光合成速度は、早朝から光強度の増加とともに大きくなり、8 時 45 分に 1 日の最大値 39.4 mg CO₂/dm²/hr となった。その後光強度は増加しつづけたが、

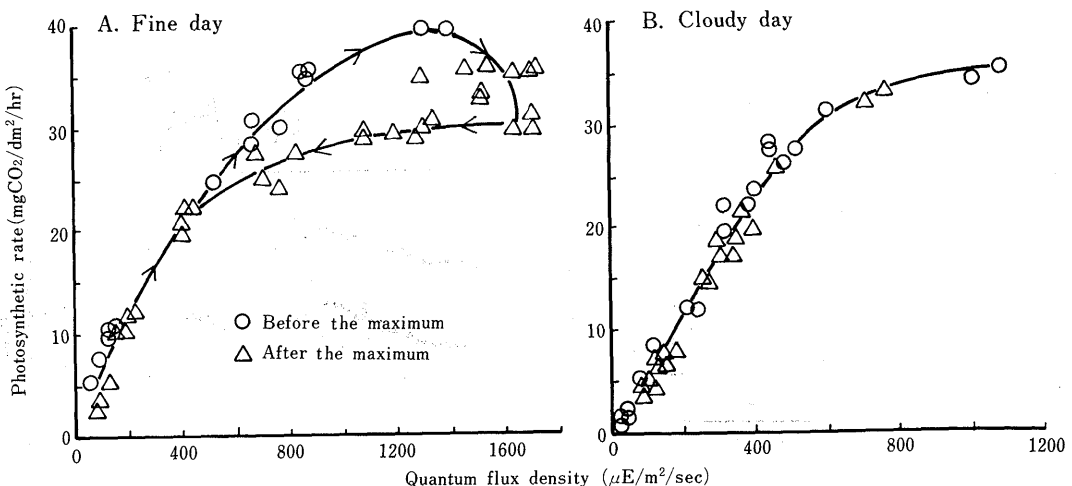


Fig. 3. The relationship between diffusive conductance and net photosynthetic rate on a fine (A) and a cloudy (B) days. Circles and triangles indicate the photosynthetic rate measured before and after the time when photosynthesis reached the maximum in a day, respectively. Arrows represent the time trend.

光合成速度は次第に減少し、13時30分には29.3 mg CO₂/dm²/hr となり、夕刻光強度が低下するにしたがって小さくなるという日変化であった。光強度と光合成速度の日変化のデータを、光強度と光合成速度との関係に整理すると(第3図A)、光強度が低い場合は光合成速度が最大となる時刻の前と後で光—光合成関係はほぼ等しかった。しかし、光強度が大きくなると光合成速度が最大となる時刻の前と後で光—光合成関係が異なり、いわゆる履歴現象が認められた。すなわち、光合成速度は同じ光強度でも午前に比べて午後の方が低く、最大で10.1 mgCO₂/dm²/hr の相違があった。

このように、蒸散速度と光合成速度との日変化の様相は異なるので、光合成速度と蒸散速度の比で表わされる水利用効率を求めた。水利用効率は早朝約10 mg CO₂/gH₂O であったが、その後徐々に低下して12時30分には4.2 mg CO₂/gH₂O で早朝の1/2以下となった。夕方蒸散速度が減少し始めると水利用効率は再び大きくなり、水利用効率は蒸散の盛んな日中小さくなることがわかった。

拡散伝導度は、早朝光強度が増すにしたがって急速に大きくなり、光合成速度が最大となる以前に1.71 cm/sec で最大となった。その後光強度、飽差が大きくなり、蒸散が増加するにしたがって徐々に小さくなり、12時には0.95 cm/sec と最大値の約

50% になった。拡散伝導度はその後も減少しつづけ、夕刻光強度が減少するのに伴って急速に小さくなった。このように拡散伝導度の日変化の様相は光合成速度のそれと極めて類似していた。1日を通しての拡散伝導度と光合成速度との関係をみると、両者の間には密接な正の相関関係が認められ(第4図)、気孔の開閉と光合成速度との日変化は密接に関連していることがわかった。さらに、光合成が光飽和していると考えられる光強度1300 μE/m²/sec 以上の光条件下における拡散伝導度と光合成速度との間にも直線関係が認められ、日中拡散伝導度の減少に伴って光合成速度が減少したことが推定された。なお、この回帰直線の傾きは、1日を通しての拡散伝導度と光合成速度との関係を示す回帰直線の傾きに比べ小さかった。

曇天日：曇りの日の日変化の例を第2図Bに示した。この日は午前中の一時期を除き1日を通して光強度は小さく推移し、最低気温20.5°C、最高気温25.6°C、最大飽差9 mmHg と気温はやや低く、湿度は高い日であった。光合成速度の日変化は光強度の日変化とよく一致し、この日は光強度が光合成速度のおもな支配的要因であって、晴天の日にみられたような光合成速度が最大値をとる前と後で光—光合成関係に違いは認められなかった(第3図B)。また、拡散伝導度も光強度の変化と並行して変化し、拡散伝導度と光合成速度の間には密接な正の相関関係($r=0.85^{**}$)が認められ、回帰直線($P=22.7C-5.2$)の傾きは晴天の1日を通しての回帰直線の傾き(第4図)とほぼ等しかった。蒸散速度も光合成速度と同様ほぼ光強度の変化に伴って変化し、最大でも4.9 gH₂O/dm²/hr であった。したがって、水利用効率は晴天の日とは異なり、早朝と夕刻に小さく、日中は約8 mgCO₂/gH₂O と大きかった。すなわち、曇りの日は蒸散速度が小さく、晴天の日に比べて日中の水利用効率が高いことが認められた。

II. 晴天日において光合成速度を制限している要因の解析

1日の最大値に影響する要因：晴天日における光合成速度は拡散伝導度と密接な関係をもって変化することが認められたが、第5図Aに示すように光合成速度と拡散伝導度が最大となる時刻が異なった。すなわち、拡散伝導度は光合成速度が最大となった午前9時30分以前の8時30分に最大となっており、9時30分はすでに減少していた。このよう

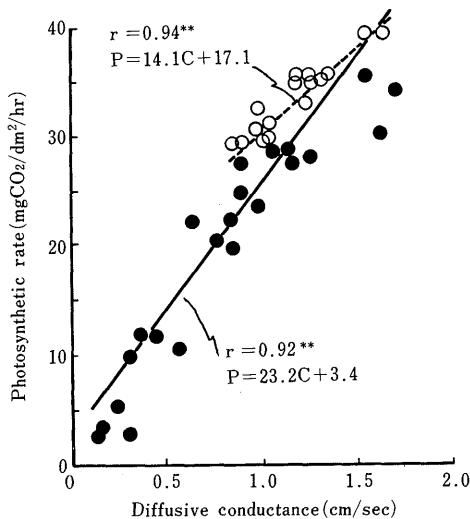


Fig. 4. The relations between diffusive conductance and net photosynthetic rate on the fine day (Fig. 2B). Open and solid circles indicate the photosynthetic rate above and below 1300 μE/m²/sec light intensity, respectively.

な現象は他の測定日でも認められた (たとえば第2図 A)。このように光合成速度と拡散伝導度の最大となる時刻が異なるのは、光合成が光飽和する光強度に達する時刻には飽差が大きくなっていて、拡散伝導度が減少しはじめるからであると考えられる。したがって、拡散伝導度が最大となる時刻に光が充分強ければ、光合成速度の最大値はさらに大きくなることが推察される。そこで、早朝拡散伝導度が最大となる時刻に、鏡で日射を反射して葉面に照射する補光処理を行った (第5図 B)。その結果、拡散伝導度と光合成速度とが同時に最大となり、その時の光合成速度は $42.2 \text{ mg/dm}^2/\text{hr}$ で、このような処理を行なわなかった日の最大値 $37\sim 39 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ に比べて大きくなった。その後補光処理をやめると、光合成速度は通常の晴天日の日変化を示し、光合成速度は約 $38 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ で推移した。この結果は、晴天日の日変化においてみられる光合成速度の最大値は、気孔が閉じ拡散伝導度が低下した時刻にあらわれるので、その葉身の最大光合成速度^{#2)}よりも低くなることを示している。なお、13時から16時まで再び補光処理を行ったが、光合成速度、拡散伝導度に大きな変化は認められなかった。

日中の光合成速度に影響する要因：晴天日における光合成速度は8時から9時の間に最大となり、その後減少する。前述した結果 (第3図, 第4図, 第5図 B) から、この要因には光強度は関与していないことは明らかである。すでに述べたように、光合成速度は飽差の増大, 蒸散速度の増加, 拡散伝導度の減少に伴って減少するので、光合成速度の減少には水要因が関与していると考えられる。

この点を検討するため、同化箱内の空気の露点を調節して、飽差をできるだけ早朝に近い小さい値とし、この条件下で光合成速度, 蒸散速度などを測定した。すなわち、同一の葉身を用いて8月31日に通常の大気と同じ条件で、そして翌日の9月1日には早朝から葉温が上昇するのに伴って同化箱内の露点を漸次上昇させ飽差を小さく保ちつつ測定した (第6図)^{#3)}。その結果、飽差を小さく保った9月1日は8月31日に比べて蒸散速度が小さく、拡散伝導度が大きく、光合成速度も大きく9時から11時30分までの間 $41 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ 以上であった。このことから、晴天日における日中の光合成速度の減少には、時刻がすすむにつれて飽差が大きくなり蒸散速度が増加することが関与していると推察された。

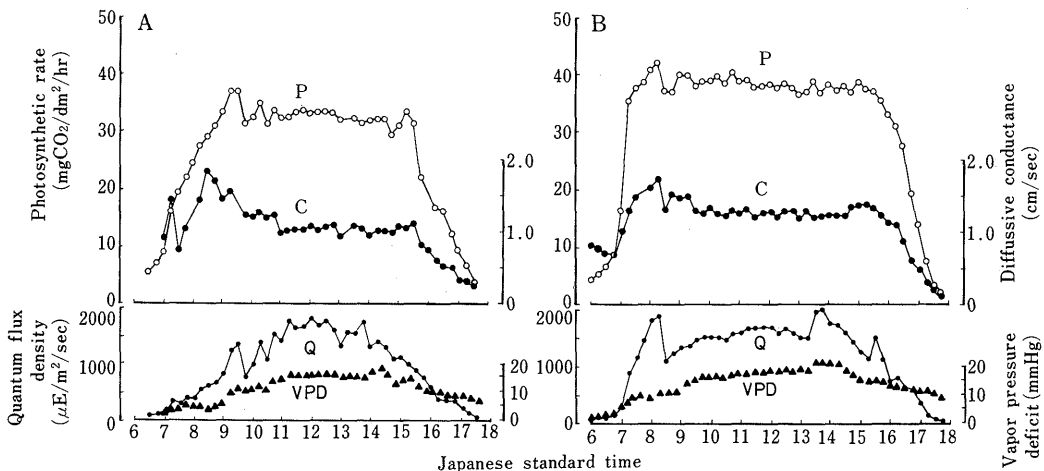


Fig. 5. Diurnal courses of net photosynthetic rate (P), diffusive conductance (C), light intensity (Q), and leaf-air vapor pressure deficit (VPD) on the fine days without (A) and with (B) supplemental irradiance by the reflection of direct sunlight using a mirror. Supplements of irradiance were given twice a day (7~8 AM and 13~16 PM), shown in the increase of quantum flux density.

注2) 本論文では、葉身の最大光合成速度とは大気中の O_2 濃度, CO_2 濃度下において気温, 空気湿度などの環境を光合成の最適条件下において測定した光合成速度をいい、この値をその葉身の光合成能力 (photosynthetic capacity)¹³⁾ とする。

注3) 8月31日は快晴であったが9月1日は午前中晴れたり曇ったり、午後は曇った。したがって、9月1日には前述したと同様の補光処理を行い、 $1200 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 以上の光強度で測定できた午前中の値を用いて前日の午前中と比較した。

さらに、この両日の光強度と光合成速度の午前中の日変化の結果を用いて求めた光—光合成関係をみると(第7図), 日中の飽差の大きい8月31日の光合成速度は光強度約 $1200 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ で光飽和した。これに対して, 日中の飽差の小さい9月1日では光強度が $1800 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ で光飽和し, その時の光合成速度は $43.9 \text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ で, 飽差が小さく蒸散速度の小さい条件では, 光飽和点も高く光飽和した時の光合成速度も大きくなった。

考 察

光合成蒸散同時測定装置を用いて, 湛水状態の水田に生育する水稻の個葉の光合成速度, 蒸散速度, 拡散伝導度を測定した結果, 晴天日の個葉光合成速度の日変化は, 早朝光強度が増すのに伴って大きくなり, 午前中最大となる。その後光合成速度は光飽和するのに十分な光強度があっても次第に減少し夕刻光強度が減少するのに伴って急速に減少するという経過をたどった(第2図A, 第5図)。一方, 曇天日の光合成速度はほぼ光強度の日変化に伴って変化し, 光強度が光合成速度のおもな支配的要因であることを認めた(第2図B)。この結果は, 従来著者らが気孔開度などの測定^{5,6,7}を通じて推定した光合成

速度の日変化の様相とほぼ等しく, 本研究によって緒言で述べた従来の推定^{5,7,9}をほぼ実証しえたと考ええる。

晴天日の日中, 光合成速度の減少をもたらす要因としては, すでに述べた水要因の他に, 葉内の光合成産物の蓄積²⁶, あるいは長時間強光にさらされるのに伴う強光阻害^{3,10}などが考えられる。同化箱内の飽差を小さくして光合成速度を測定したところ, 11時30分までであったが, $41 \text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ 以上という高い値が得られた(第6図)。このことから, 他の要因は無視できないとしても, 湛水状態の水田に生育する水稻の葉身における日中の光合成速度の減少は, 主として水要因によって生じると考えられる。光合成速度に対する水要因の影響は, 飽差の増加すなわち湿度の直接的影響¹⁴と蒸散速度の増大に伴う葉内水分, 葉の水ポテンシャルの低下の影響¹とに分けられる。それぞれの影響は拡散伝導度を通じて光合成速度に作用することは確かであるが, 葉肉組織における光合成系の活性を通じて作用することも考えられる¹¹。このことについてはさらに研究をすすめる所存である。

これまでいろいろな作物について, 異なる土壤水分条件における晴天日の光合成速度の日変化が調査されている。これらの結果のうち, 土壤水分が充分にある条件下で測定された結果をみると, 本研究の結果と同様に日中光合成速度が減少するという報告^{11,12,15,16,18,22,25}と, 光合成速度は光強度にほぼ伴って変化し, 日中は光飽和して最大値でほぼ一定となっているという報告^{19,21,24}とがある。本研究の結果は, 光合成速度を測定する際には同化箱内の湿度

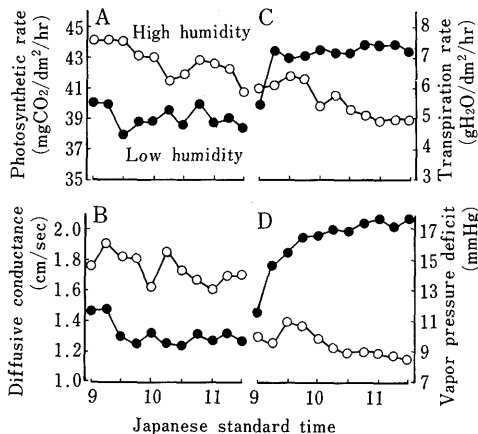


Fig. 6. Comparisons of net photosynthetic rate (A), diffusive conductance (B), and transpiration rate (C) under different leaf-air vapor pressure deficit (D) under sufficient light. Diurnal courses of these parameters for the same leaf was measured under the same humidity as outside on Aug. 31 (solid circles) and under higher humidity than outside on the following Sept. 1 (open circles). The figure showed the data in the morning because it was cloudy in the afternoon on Sept. 1.

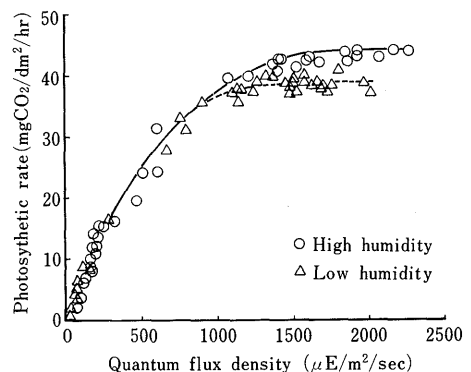


Fig. 7. The relationship between light intensity and photosynthetic rate under low (triangles) and high (circles) humidity conditions, explained in Fig. 6.

を同化箱外と等しくなるよう制御することが極めて重要であることを示している。この制御が充分に行われていないと、日中蒸散速度の増加に伴って同化箱内の湿度が高くなり、飽差の小さい条件で光合成速度を測定していることになる。上述した光合成速度の日変化を測定した報告のうち、同化箱内の湿度を制御して測定した報告²²⁾ および葉身に同化箱をかぶせた直後に測定した報告^{12,20,25)} では本研究と同様に光合成速度は日中減少するという結果を得ているものが多い。

しかし、このような測定方法を用いた報告の中にも、光合成速度は日中光飽和してその最大値でほぼ一定となる日変化を示すというものもある^{19,24)}。このような日変化を示す要因として、作物あるいは生育条件の相違が考えられるが、本研究の結果から次の点を指摘しておきたい。すでに述べたように光合成速度の最大値がみられる時刻と拡散伝導度が最大値を示す時刻とは一致せず、光合成速度の最大値は拡散伝導度が減少し始めた後に得られた (第2図A, 第5図A)。すなわち、日変化でみられた光合成速度の最大値はその葉身の最大光合成速度ではなく、飽差の増加に伴う拡散伝導度の低下によって、ある程度引き下げられている値である。いいかえると、光強度が充分な晴天日の光合成の日変化においても、葉身はその最大光合成速度をあらわさないことがある。このことは、環境条件によっては日変化における光合成速度の最大値がその葉身の最大光合成速度よりかなり低く引き下げられた値となっていて、1日中この値を維持していることがあり得ることを示唆する。このような場合には、光合成速度は日中光飽和して、その日の最大値で一定となっているように測定されることになる。なお、本研究において11時から14時まで飽差が大きくなり、蒸散速度が増加するにもかかわらず、その間光合成速度がその日の最大値よりも10~15%低い値でほぼ一定となり変化しない日があった (第5図)。実験室内の測定では、飽差が大きくなると光合成速度が減少することから^{9,21)}、野外における日変化においては葉身の日中の適応、たとえば浸透調節 (osmotic adjustment) などの可能性が考えられる⁴⁾。今後研究しなければならない問題である。

さらに、本研究において得られた結果から、光合成の測定における湿度制御の重要性にふれておきたい。日中湿度をあげ、飽差を小さくして測定した結果から求めた光-光合成関係は、光飽和点が約

1800 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ (約9万 lx) と従来の測定結果^{18,21)} よりも著しく高くなった (第7図)。同化箱内の湿度が充分に制御されていない時には、高い光強度、高温で測定するほど飽差が大きくなり、光合成速度は水要因によって制限された条件で測定されている可能性がある。光合成に対する光強度、温度、風速などの影響を検討する際には、湿度あるいは飽差の影響を充分注意する必要がある。

晴天日、曇天日のいずれにおいても、葉身の拡散伝導度と光合成速度の日変化とは密接に関連している (第2図)、両者の間には1日をとおして高い正の相関関係が認められた (第4図)。ここで、1300 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 以上の光飽和条件下における拡散伝導度と光合成速度との関係を示す回帰直線の傾きは、1日を通じての関係を示す回帰直線の傾きに比べて小さかった。光飽和条件下では、光合成速度に対して水要因が影響しており、一方、1日を通じて拡散伝導度と光合成速度との関係は光強度が光合成速度に影響をおよぼしている条件下の関係を含んでいる。このことから、拡散伝導度と光合成速度との関係は水要因と光強度とが光合成速度に影響をおよぼしている時では異なる可能性がある。拡散伝導度と光合成速度との関係は、条件が変わるとさまざまに変化するという報告^{2,6)} もあるので、両者の関係については実験室内で、飽差、 CO_2 濃度、光強度を変化させつつ検討していきたいと考えている。

最後に、水稻の個葉光合成速度の日変化と日変化に影響をおよぼす要因の検討を行った結果を参考にして、物質生産上の問題にふれておきたい。灌水状態に生育する水稻葉身の光合成速度は日中減少し、晴天日の強い光エネルギーを充分利用していないことが認められた (第2図A, 第3図A, 第5図)。このことは、水稻の物質生産にとっては受光態勢、個葉の光合成能力 (最大光合成速度) に加えて、個葉が日中その最大光合成速度に近い光合成速度を維持することが極めて重要であることを示している。個葉の光合成速度を日中高く維持するため備えるべき水稻の生理生態的特性について、さらに研究をすすめる必要がある。

摘 要

光合成蒸散同時測定装置を用いて、灌水状態の水田に生育する水稻の個葉の光合成速度、蒸散速度、拡散伝導度を測定し、これらの日変化に影響する要因の解析を行った結果は以下のとおりである。

1. 晴天日の光合成速度は早朝から光強度の増加とともに大きくなり、最大値をとり、その後は光強度がさらに増加しても拡散伝導度が小さくなるのに伴って減少し、夕刻小さくなるという日変化であった。したがって、高い光強度下での光合成速度は年前中より午後で小さいという履歴現象が認められた。一方、蒸散速度は飽差の大きい午後に最大で、光合成の水利用効率を示す光合成速度/蒸散速度比は早朝と夕刻に大きく日中は小さかった。

2. 曇天日の光合成速度、蒸散速度、拡散伝導度については光強度とほぼ同様な日変化が認められ、ほとんど1日中光強度が光合成速度の支配的要因であった。

3. 晴天日において、光合成速度が最大値を示す時刻にはすでに拡散伝導度が低下しているという現象を認めた。そこで、早朝に鏡を用いて補光処理を行ったところ、光合成速度と拡散伝導度が最大となる時刻が一致し、光合成速度の1日の最大値は大きくなった。このことは、晴天日においても、光合成速度の最大値はその葉身の最大光合成速度よりも低くなっていることがあることを示唆する。

4. 日中光合成速度、拡散伝導度が減少することには、飽差を含む水要因が影響することを推定し、飽差を小さく保ちつつ光合成速度を測定した。その結果、野外と等しい飽差の条件で測定を行った前日に比べて日中光合成速度は大きく推移した。この結果、葉身における光合成産物の蓄積、強光障害などの要因を無視することはできないとしても、日中の光合成速度の減少には前述した水要因が大きく影響していると推察された。

5. 以上の結果、湛水状態で生育する水稻の個葉光合成速度は日中減少し、晴天の日の強い光エネルギーを充分利用していないことが明らかとなった。このことから、水稻の物質生産にとって、受光態勢、個葉の光合成能力（最大光合成速度）に加えて、個葉がその最大光合成速度に近い光合成速度を維持することが極めて重要であることを指摘した。

謝辞 光合成蒸散同時測定装置の購入および測定方法の検討に際して、御協力と有益な御助言を賜った本学農学部教授故牛島忠廣氏に本論文を捧げるとともに御冥福をお祈り申し上げる。また、測定方法の検討および測定に際してそれぞれ協力を得た小田切陽一君と玉井 浩君に御礼申し上げます。

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. FARQUHAR, G.G., D.R. DUBBE and K. RASCHKE 1978. Gain of feedback loop involving carbon dioxide and stomata. *Plant Physiol.* **62**: 406—412.
3. HIRATA, M., R. ISHII, A. KUMURA and Y. MURATA 1983. Photoinhibition of photosynthesis in soybean leaves. I. Effects of different intensity and durations of light irradiation on light response curve of photosynthesis. *Japan. Jour. Crop Sci.* **52**: 314—318.
4. HSIAO, T.C., E. ACEVEDO, E. FERERES and D.W. HENDERSON 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B* **273**: 479—500.
5. 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.
6. ———・飯田 修・平沢 正・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・気孔伝導度に着目して—. *日作紀* **48**: 543—550.
7. ———・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.
8. ———. 1985. 蒸散と吸水の測定. 北條良夫 他編, 最新作物生理実験法. 農業技術協会, 東京. 369—373.
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. KOCH, W., O.L. LANGE and E.D. SCHULZE 1971. Ecophysiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev desert. I. Methods: A mobil laboratory for measuring carbon dioxide and water vapour exchange. *Oecologia (Berl.)* **8**: 286—309.
11. 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CO₂交換の日変化の特徴. *日作紀* **42**: 227—235.
12. 黒田栄喜・玖村敦彦・村田吉男 1980. 圃場条件下における葉層個葉の光合成活動の実態とその解析. I 水稻個葉の光合成活動とその支配要因について. *日作紀* **49** (別2): 211—212.
13. LARCHER, W. 1980. Photosynthetic capacity and specific respiratory activity. In *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin. 94—96.
14. LANGE, O.L., R. LÖSCH, E.D. SCHULZE and L. KAPPEN 1971. Response of stomata to change in humidity. *Planta (Berl.)* **100**: 76—86.
15. LARNON, E.M., J.D. HESKETH, J.J. WOOLLY and D.B. PETERS 1981. Seasonal variations in apparent photosynthesis among plant stands of

- different soybean cultivars. *Photosynthesis Res.* 2: 3—20.
16. MIYASAKA, A., S. AKITA, K. MUNAKATA and Y. MURATA 1978. Estimation of dry matter increase of rice stands by continuous measurement of CO₂ exchange using chamber methods and analysis of causal factor for the diurnal change in the CO₂ exchange. *JIBP. Synthesis* 19: 227—235.
 17. POWLES, S.B. and C. CRITCHLEY 1980. Effect of light intensity during growth on photosynthesis of intact attached bean leaflets. *Plant Physiol.* 65: 1181—1187.
 18. 村田吉男 1971. 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. RAWSON, H.M., N.C. TURNER and J.E. BEGG 1978. Agronomic and physiological response of soy bean and sorghum crops to water deficits. IV, Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 195—209.
 20. 齊藤邦行・玉井 浩・石原 邦 1981. 日本品種日本晴と日印交雑品種密陽 23 号の光合成速度・気孔開度の日変化の比較. 日作紀 50(別 2): 123—124.
 21. 佐藤 庚・鐘 萬 1980. 水稻個体群における環境と個葉の生産・消費活動との関係. 第 1 報 圃場における個葉の光合成と暗呼吸. 日作紀 49: 243—250.
 22. SCHULZE, E.D., A.E. HALL, O.L. LANGE, M. EVENARI, L. KAPPEN and U. BUSCHBOM 1980. Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negev desert. I. Maximal rates of net photosynthesis. *Oecologia* 45: 11—18.
 23. ———, M. KÜPPERS 1979. Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L.. *Planta* 146: 319—326.
 24. SINCLAR, T.R., M.N. JOHNSON, G.M. DRAKE and R.C. VAN HOUTTE 1979. Mobile laboratory for continuous, long-term gas exchange measurements of 39 leaves. *Photosynthetica* 13: 446—453.
 25. TAZAKI, T., K. ISHIHARA and T. USHIJIMA 1980. Influence of water stress on the photosynthesis and productivity of plants in humid areas. In *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress* (Eds.) N.C. Turner and P.J. Kramer, A Willy-Interscience Publication, New York. 309—322.
 26. THORNE, J.H. and H.R. KOLLER 1974. Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol.* 54: 201—207.

Diurnal Courses of Photosynthesis, Transpiration, and Diffusive Conductance in the Single-leaf of the Rice Plants Grown in the Paddy Field under Submerged Condition

Kuni ISHIHARA and Kuniyuki SAITOH

(Faculty of Agriculture, Tokyo University of
Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183)

Summary

It had been reported by the authors that leaf stomatal aperture in the rice plant under submerged condition decreased in fine midday with high evaporative demand and that close relation was found between diffusive conductance and photosynthetic rate in rice leaves. From these results it had been predicted that photosynthesis would reach the maximum early in the morning and then decrease gradually toward the afternoon with increase in light intensity and vapour pressure deficit. This study was conducted to ascertain this prediction by measuring the diurnal courses of photosynthetic rate (P), transpiration rate (T), P/T ratio (water use efficiency) and diffusive conductance in the single-leaf of the rice plant in paddy field under submerged condition on fine and cloudy days and to clarify the factors determining the diurnal courses of photosynthesis in a fine day using the simultaneous measurement system of photosynthesis and transpiration developed by KOCH, SCHULTZ and LANGE (Siemens Co. Ltd.).

The photosynthetic rate on a fine day increased with increase in light intensity, reached the

maximum early in the morning and then gradually decreased down to 75% of the maximum rate toward afternoon even under sufficient light intensity and this was accompanied by a decrease of diffusive conductance (Figs. 2A and 4). The photosynthetic rate in the morning was higher than that in the afternoon under the same light intensity more than $600 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ (Fig. 3A). Transpiration rate increased toward the midday with the increase of light intensity and vapor pressure deficit, and reached the maximum at about 13 : 00 PM. Water use efficiency was higher early in the morning and late in the evening and lower in the midday (Fig. 2A).

The photosynthetic rate, transpiration rate and diffusive conductance on a cloudy day changed according to the change in light intensity (Figs. 2B and 3B). Therefore, light intensity was the dominant factor determining diurnal courses of photosynthetic rate and transpiration rate on a cloudy day.

It was found that the time of the daily maximum of diffusive conductance was different from the time of that of photosynthetic rate in their diurnal changes, that is, diffusive conductance had already started to decrease even before the photosynthetic rate reached the maximum early in the morning. Under sufficient light intensity with artificially reflected sunlight by the mirror when diffusive conductance reached the maximum early in the morning, the time when both photosynthetic rate and diffusive conductance reached the maximum coincided. The maximum rate of the photosynthesis was higher than that of the day without the reflected light (Fig. 5). This result suggested that leaf photosynthetic capacity was not always fully realized in diurnal courses of photosynthesis on a fine day.

To examine the factor reducing the photosynthetic rate on a fine day, diurnal courses of photosynthetic rate was measured under lower vapor pressure deficit by humidifying air in the chamber. The photosynthetic rate was much higher under lower vapor pressure deficit at least up to noon compared with that under the same vapor pressure deficit as outside (Fig. 6). This fact showed that water stress related to high vapor pressure deficit was the main factor for the decrease of photosynthesis in the midday even though the effects of photosynthate accumulation in the leaf blade and photoinhibition could not be neglected.

From these results it was clarified that leaf photosynthetic rate in the rice plants under submerged condition decreased to some extent in the midday on fine days and they could not utilize high solar energy fully for dry matter production. Furthermore, it was pointed out that the maintenance of the photosynthetic rate equal to the photosynthetic capacity of the leaf during the fine midday was very important for increasing dry matter production in addition to improving canopy structure and increasing leaf photosynthetic capacity.