

水欠乏がコムギの光合成に及ぼす影響(2)

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	山岸, 徹 玖村, 敦彦 徐, 会連
巻/号	56巻4号
掲載ページ	p. 461-466
発行年月	1987年12月

水欠乏がコムギの光合成に及ぼす影響

第2報 土壌水分欠乏の光合成への影響が器官の
種類・葉位により異なる現象の生理的基礎

徐 会 連・山 岸 徹・玖 村 敦 彦

(東京大学農学部)

昭和61年7月17日受理

前報¹³⁾においては、土壌水分レベルを低下させる方法で稔実期に土壌水分処理を行い、この処理が植物体各部分の光合成・蒸散に及ぼす影響を検討した。この結果、光合成・蒸散の水欠乏処理による低下程度が、葉身では穂、茎、葉鞘に比べ大きく、また葉身の中では下位のものが上位のものに比べ大きいことが明らかとなった。本研究は土壌水分レベルを低下させた場合の光合成の低下程度が器官の種類や葉位により異なる現象の生理的基礎を検討したものである。

土壌水分レベルを低下させた場合に器官の種類や葉位によって光合成の低下程度が異なる理由としてまず考えられるのは、組織内の水分レベルの低下程度が部分により異なるためではないか、ということである。

SAINI and ASPINALL⁹⁾ は、コムギの穂ばらみ期に土壌水分レベルを低下させた場合、葉身の水ポテンシャルは顕著に低下するが、幼穂のそれはほとんど低下しないという結果を得ている。もし同様なことが稔実期においても起こるならば、水欠乏に対する光合成面での感受性が穂で低く葉身で高いという現象が起こりうるであろう。

そこで、本研究では、まず、土壌水分含量を低下させた場合、植物体の部分により水ポテンシャルの低下程度に差があるか否かを検討した。

つぎに、葉位による水ストレス感受性の差をCO₂ 拡散抵抗の面から検討した。

光合成はいうまでもなく数多くの過程から成る複雑な生理過程であるが、この複雑な過程は、(i) 葉の外囲空気から気孔・葉内細胞間隙を経て葉肉細胞の表面に至る気相でのCO₂ 分子の拡散と、(ii) 光化学反応・CO₂ 固定反応などの葉肉細胞内部で行われる諸過程に大別することができる。両者はそれぞれ複雑な内容を含んでいるが、これらの2つの過

程に関する葉の機能あるいは活性はそれぞれ“葉抵抗”(r₁) および“葉肉抵抗”(r_m) を総合的な指標として表すことができる。そこで、本研究では、水ポテンシャルの検討とともに、各葉位の葉身のr₁ およびr_m が土壌水分欠乏処理によりどのように変化するかを調べた。そして、このことにより光合成面での感受性の葉位間差の生理的基礎について手掛りをえようとした。なお、上記(i)の経路の抵抗の大部分は気孔部分の抵抗でこの値の大きさは気孔の開度を反映(気孔開度が大きいほどr₁は小さくなる)すると考えられる。

水ポテンシャル、CO₂ 拡散抵抗の面からの検討は、すべての器官について行いたかったのであるが、測定技術上の制約から、前者は穂と葉身、後者は葉身についてのみ実施した。

材料および方法

本研究に供した材料は第1報¹³⁾のものと同じである。また、以下において、実験I、II等の呼称は第1報と同じ意味に用いる。

水ポテンシャルの測定法

測定は実験Iの一部の材料についてのみ実施した。光合成・蒸散の測定に用いた材料について、これらの測定終了後、プレッシャー・チェンバー法により水ポテンシャルを測定した。また、処理開始後11日目に1日5回測定した。葉身は基部から頂部に向かって1cmのところ、また穂はその基部から下に向かって2cmの茎の部分で切り取りチェンバーにとりつけた。加圧速度は0.1 bar/sec.とした。1区1時刻における測定の反復は3回であった。

葉抵抗(r₁)および葉肉抵抗(r_m)の測定法

これらは、光合成速度、蒸散速度、葉の外囲空気中のCO₂濃度と水蒸気濃度、葉肉内の光合成反応部位のCO₂濃度および葉肉細胞間隙の水蒸気濃度を

基礎として GAASTRA³⁾ の方法に準拠して求めた。なお、本論文での葉抵抗は GAASTRA の stomatal resistance と air resistance の和に相当する。

光合成速度と蒸散速度は第1報に記した方法により測定した。葉の外圍空気の CO₂ 濃度と水蒸気濃度はいずれも同化箱の入口と出口の平均値に等いとみなした。葉肉内の光合成反応部位の CO₂ 濃度はゼロとみなした。また、葉内の細胞間隙の水蒸気濃度は、葉温の下での飽和水蒸気濃度に等しいとみなした。葉温は直径 0.1 mm の銅-コンスタン熱電対を葉の裏面に接触させて測定した。

結果および考察

1. 組織の水ポテンシャルの日変化

実験 I の処理開始後 11 日目における水ポテンシャルの日変化を第1図に示す。穂および各葉位の葉身の水ポテンシャルがいずれも土壤水分欠乏によりかなり低下している。第2図は同日行った5つの時刻の測定値の平均である。この図を見ると、土壤水分欠乏処理により水ポテンシャルが低下する程度について、穂、第1-3葉身間の差は小さい。対照区の水ポテンシャルに差があるから、土壤水分欠乏処理の影響の程度を示すため、(土壤水分欠乏区)/(対照区)の比を算出した。第3図に示す通りこのような表示法で、処理の影響を検討した場合、水ポテンシャルの低下程度が部分によって異なるとはいえない。処理開始後 11 日目は、典型的な曇天で日中の全日射量は 5.2 MJ/m² であったが、傾向は天気の良い処理開始後 20 日目 (20.6 MJ/m²) においても同様であった。

土壤水分レベルが低下した場合、植物体各部の水

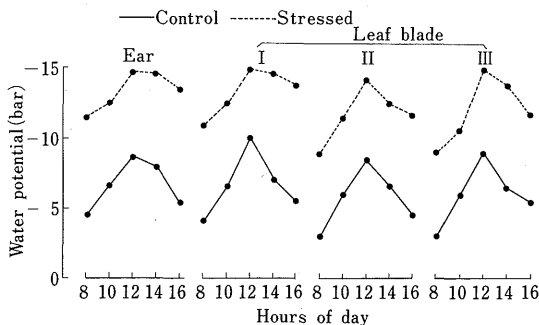


Fig. 1. Diurnal change in water potential (Exp. I, 11 days after the start of treatment).

Roman numbers for leaves denote leaf positions counted downward from the top.

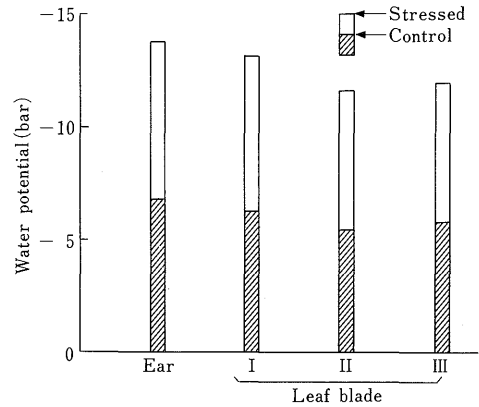


Fig. 2. Mean water potential in the daytime (Exp. I, 11 days after the start of treatment, derived from Fig. 1).

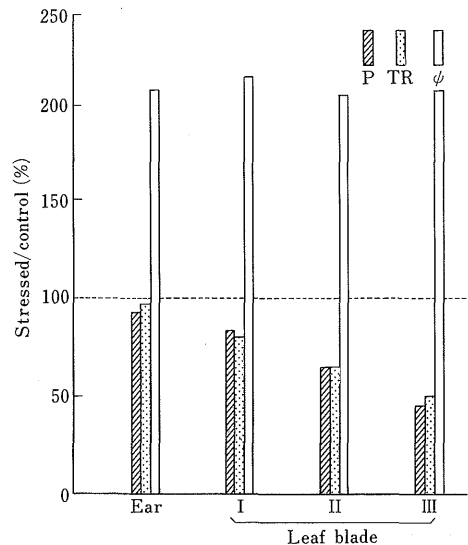


Fig. 3. Depression in water potential (ψ), photosynthesis (P) and transpiration (TR) by the water deficit treatments expressed in (stressed)/(control) (Exp. I, 11 days after the start of treatment).

" ψ " was derived from Fig. 2. "P" and "TR" were derived from the means of five measurements which were conducted prior to measurements of water potential at various times of day.

ポテンシャルが均等に低下するか否かについて、過去の結果はかなりまちまちである。SAINI and ASPINALL⁹⁾ は穂ばらみ期のコムギで水欠乏により葉身の水ポテンシャルは低下するが、穂のそれはほとんど変わらないという結果をえている。同じ穂ば

らみ期のコムギであっても, MORGAN and KING⁶⁾の結果によれば, 水欠乏処理により, 幼穂と葉身とが, ともに水ポテンシャルの低下を示している。

コムギ以外の植物については, 水欠乏により下位葉ほど水ポテンシャルの低下が大きいという結果(オオムギ, MILLAR ら⁵⁾)と水ポテンシャルの低下において葉位による差が認めがたいとする結果(Kale, POSPISILOVO⁸⁾; *Panicum maximum*, WILSON¹²⁾)とが報告されている。

第3図には, 水ポテンシャルの測定に供した材料の光合成速度と蒸散速度の(土壤水分欠乏区)/(対照区)比も示されている。光合成と蒸散に対する水欠乏処理の影響は第1報で述べたように, 穂よりも葉身で, また, 葉身の中では上位葉よりも下位葉で大きいという傾向があらわれている。

2. 葉抵抗 (r_l) および葉肉抵抗 (r_m)

第4図に, 第1—3図と同じ日における日中の葉抵抗および葉肉抵抗の平均値(水ポテンシャルの測定に先立って行われた5回の測定の平均値)を示した。また, 第5図に土壤水分欠乏処理によるこれらの増加

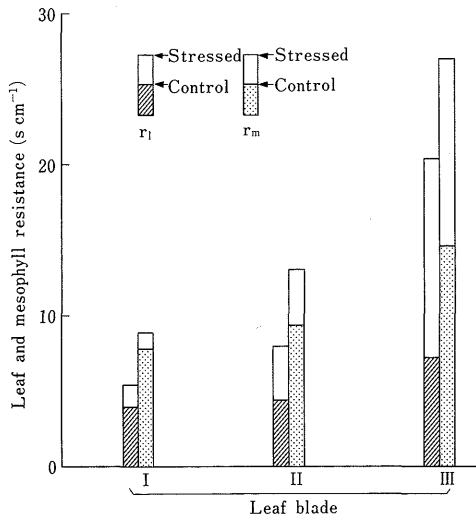


Fig. 4. Leaf (r_l) and mesophyll (r_m) resistance of leaf blade (Exp. I, 11 days after the start of treatment, Exp. I).

Both are mean values derived from five measurements conducted at various times of day.

r_l , leaf resistance (resistance for the gas phase from the surrounding air to the mesophyll surfaces via stomata). r_m , mesophyll resistance.

As for Roman numbers, see the note of Fig. 1.

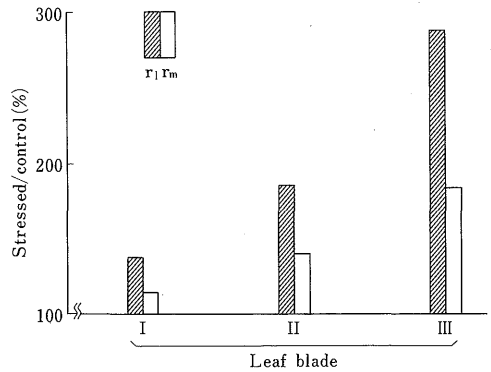


Fig. 5. Increase in leaf (r_l) and mesophyll (r_m) resistance by the water deficit treatment expressed in (stressed)/(control) (derived from Fig. 4).

As for Roman numbers, see the note of Fig. 1.

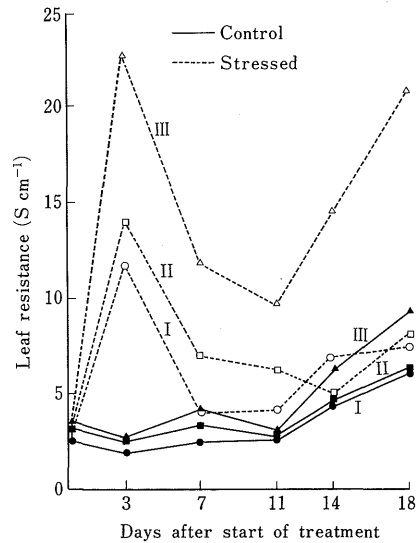


Fig. 6. Time trends of leaf resistance of levaves at various positions (Exp. II).

Each point denotes the mean of six measurements conducted at various times of day.

As for Roman numbers, see the notes of Fig. 1. Full line, control; broken line, stressed.

率を, (土壤水分欠乏区)/(対照区)の比のかたちで掲げた。これらの図を見ると, r_l , r_m とも明らかに下位の葉ほど大きな増加率を示している。それぞれの葉位について r_l と r_m の増加率を比較すると, r_l のほうが著しい増加を示している。処理開始20日後の結果も基本的な傾向は同じであった。

実験IIにおける r_1 , r_m およびそれらの(土壤水分欠乏区)/(対照区)比の測定日毎の日平均値の時間的推移をそれぞれ第6, 7, 8, 9図に掲げる。この実験においては、処理開始後22日目まで測定を行ったが、22日目には土壤水分欠乏区で葉の枯れ上がりに伴い抵抗値が著しく大きくなったため、この日の結果は掲げなかった。

第6, 7図によると、 r_1 , r_m とも土壤水分欠乏区では処理開始後いったん急増するが、その後低下して第3葉を除いて対照区の値に接近する傾向がみられる。 r_1 は処理期間の末期に、両処理区とも上昇を示す。

このように、 r_1 , r_m は処理開始後に、日数あるいは葉の齢のすすみに伴いかなり大きな変動を示す。しかし、(土壤水分欠乏区)/(対照区)比でみると、ごく一部に例外はあるが、 r_1 , r_m とも下位葉ほど処理による増加が大ききという傾向は、一貫して保たれている。

3. 土壤水分欠乏処理の影響が器官・葉位により異なる現象の生理学的基礎

さきに述べたように、土壤水分欠乏処理による水

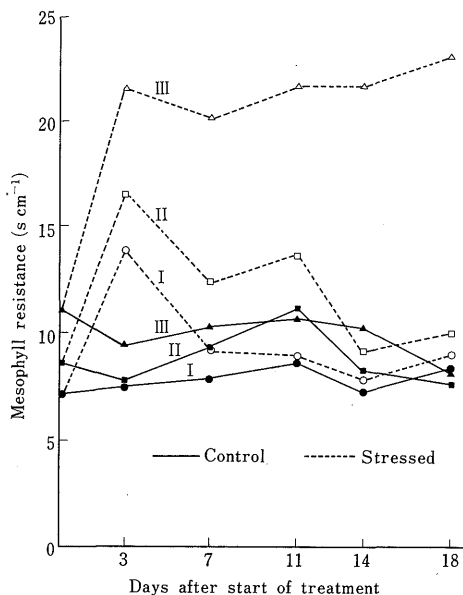


Fig. 7. Time trends of mesophyll resistance of leaves at various positions (Exp. II)

Each point denotes the mean of six measurements conducted at various times of day.

As for Roman numbers, see the note of Fig. 1. Full line, control; broken line, stressed.

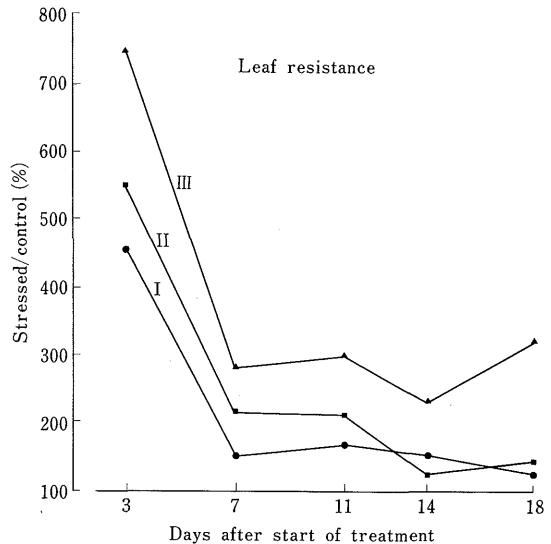


Fig. 8. Time trends of % increase in leaf resistance by the water deficit treatment (Exp. II, derived from Fig. 6).

As for Roman numbers, see the note of Fig. 1.

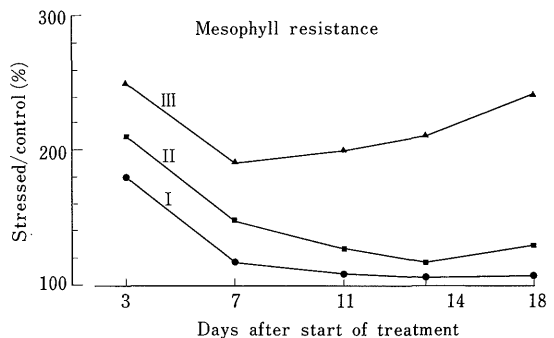


Fig. 9. Time trends of % increase in mesophyll resistance by the water deficit treatment (Exp. II, derived from Fig. 7).

As for Roman numbers, see the note of Fig. 1.

ポテンシャルの低下は各部分においてほぼ均等に起こった。このことから、穂よりも葉身が、また葉身の中でも上位葉より下位葉が光合成の面で土壤水分欠乏の影響を受けやすいという第1報¹³⁾で見いだされた傾向は、組織の水分レベルの低下によるものではないと考えられる。

いっぽう、 r_1 と r_m は、下位葉におけるほど土壤水分欠乏処理により大きく増加することが認められた。

上に述べた諸事実を総合すると、下位葉の気孔と葉肉内光合成機構は、水ポテンシャルの低下に対しより敏感に影響を受けるように思われる。

TURNER and BEGG¹⁰⁾は、トウモロコシ、ソルガム、タバコにおいて、気孔の閉鎖を引き起す水ポテンシャルの臨界値が上位葉よりも下位葉で高いことを見いだしている。本研究では水ポテンシャルと気孔抵抗の関係は見えていないが、上記の結果がこのような葉位による臨界値の差異による可能性も考えられる。

葉身以外の部分については、測定技術上の問題から組織の温度を正確に測定しえなかったため、 r_1 、 r_m を求めることができなかった。しかし、前報¹³⁾で述べたように、土壤水分欠乏処理による光合成の低下は、蒸散の低下と密接な平行関係を示す。このことから考えると、葉身以外の部分で水欠乏処理による光合成の低下が少ないのは、ひとつには、これらの部分の気孔が水欠乏によって閉じにくいのではないかと思われる。土壤水分欠乏処理による水ポテンシャルの低下程度において穂と葉身との間に差がないことから、少なくとも穂の気孔は、葉身のそれに比べ、水ポテンシャルの低下に対する反応が鈍感なのかも知れない。

葉肉細胞内光合成機構の活性が下位葉ほど水ポテンシャルの低下に対し敏感に反応することを指摘した論文は見あたらない。ただ、水ストレスが下位葉の老化を促進するとの報告^{1,2,4,7)}はある。葉の老化が進むと r_m の増加がおこることは既に明らかにされている^{2,7)}。このことから考えると土壤水分欠乏処理によりとくに下位葉で r_m が増加するのは、このような老化の促進も関係しているかも知れない。本研究においても、処理期間が長くなると、土壤水分欠乏処理区で下位葉の黄化が進むことが観察された。しかし、土壤水分欠乏処理による r_m の増加程度の葉位差異は、処理開始直後の、まだ葉色に変化がみられない時期においても明瞭であった (第7, 9 図; 処理開始後3日目)。この事実から考えると、土壤水分欠乏処理により下位葉ほど r_m が大きく増加する傾向には、老化の促進以外のメカニズムも関係していると考えられる。

摘 要

第1報で土壤水分欠乏処理による光合成の低下程度は植物体の部分により異なることを見いだした。本報ではこのことの生理学的基礎を、各部分の水ポ

テンシャルと CO_2 拡散抵抗の面から検討した。主要な結果は次の通りである。

1. 植物体各部分の水ポテンシャルは、土壤水分欠乏処理によりほぼ均等に低下した。このことから、水欠乏による光合成の低下程度が植物体の部分によって異なるのは、水ポテンシャルの低下程度が異なるためではないことがわかった。

2. 土壤水分欠乏処理により葉抵抗 (r_1)、葉肉抵抗 (r_m) がともに増加した。この増加程度は処理開始直後に大きく、土壤水分を低いレベルで長く一定に保つと、 r_1 、 r_m の値は次第に無処理区の値に接近した。

3. r_1 、 r_m が、土壤水分欠乏処理によりどの程度増加するかを部位別に検討したところ、増加程度は下位葉におけるほど大きいことがわかった。土壤水分欠乏処理による水ポテンシャルの低下程度には葉位間に差がないことから、下位葉では、上位葉に比べ、気孔、葉肉内光合成機構の両者が水ポテンシャルの低下に対し、より敏感に反応すると考えられた。

引用文献

1. BOYER, J.S. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* **46**: 236—239.
2. ———, 1976. Water deficits and photosynthesis. In *Water Deficits and Plant Growth. IV.* (Ed) T.T. Kozlowski, Academic Press, New York, San Francisco, London. 153—190.
3. GAASTRA, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen* **59**: 1—68.
4. JORDAN, W.R., K.W. BROWN, and J.C. THOMAS 1975. Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. *Plant Physiol.* **56**: 595—599.
5. MILLER, A.A., M.E. DUYSSEN and G.E. WILKISON 1968. Internal water balance of barley under soil moisture stress. *Plant Physiol.* **43**: 968—972.
6. MORGAN, J.M. and R.W. KING 1984. Association between loss of leaf turgor, abscisic acid levels and seed set in two wheat cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* **11**: 143—150.
7. O'NEILL, S.D. 1983. Role of osmotic potential gradients during water stress and leaf senescence in *Fragaria virginiana*. *Plant Physiol.* **72**: 931—937.
8. POSPISILOVA, J. 1975. Development of water stress in kale leaves of different insertion levels.

- Biol. Plant. **17**: 392—399.
9. SAINI, H.S. and D. ASPINALL 1981. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum*). Ann. Bot. **48**: 623—633.
 10. TURNER, N.C. and J.E. BEGG 1973. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. I. At high soil water potential. Plant Physiol. **51**: 31—36.
 11. ——— and ——— 1973. ———. II. At low soil water potential. Plant Physiol. **53**: 360—365.
 12. WILSON J.R. 1977. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. III. Tissue water relations. Aust. J. Plant Physiol. **4**: 733—743.
 13. 徐 会連・山岸 徹・玖村敦彦 1987. 水欠乏がコムギの光合成に及ぼす影響. 第1報 稔実期における土壤水分欠乏処理が植物体各部分の光合成と蒸散に及ぼす影響. 日作紀 **56**: 455—460.

Effects of Water Deficit on Photosynthesis in Wheat Plants

II. The physiological basis for the difference in photosynthetic sensitivity to water stress among plant parts

Hui-lian XU, Tohru YAMAGISHI and Atsuhiko KUMURA

(Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113)

Summary

In the previous paper, it was pointed out that the extent of depression in photosynthesis by soil water deficit treatment was different from part to part of the wheat plant. The objective of the present study was to find out the physiological basis for this phenomenon from the viewpoint of water potential and CO₂ diffusion resistances, *i.e.* leaf resistance (r_1) and mesophyll resistance (r_m) using the same materials as those for the previous paper. The results are summarized as follows:

1. Water potential of each plant part was decreased by water deficit treatment. The extent of decrease in water potential was the same in every plant part. It was concluded from this finding that the difference in photosynthetic sensitivity among plant parts is not attributable to the difference in the extent of decrease in water potential of plant parts (Figs. 1, 2).

2. Both r_1 and r_m were increased by the water deficit treatment. The extent of increase in r_1 and r_m was largest just after the start of the water deficit treatment. However, when the water deficit condition was prolonged, r_1 and r_m tended to decrease and come close to those of unstressed plants (Figs. 6—9).

3. Both r_1 and r_m increased to a larger extent in lower leaves than in upper ones by the water deficit treatment (Figs. 3—4).

The extent of increase in r_1 and r_m resulted from water deficit was always larger in lower leaves than in upper ones (Figs. 5—9).

Since there was no difference in the extent of decrease in water potential by the water deficit treatment between lower and upper leaves, both stomata and the photosynthetic mechanism of lower leaves seemed to have greater sensitivity to decrease of water potential than those of upper leaves.