

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

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	平沢, 正 飯田, 幸彦 石原, 邦
巻/号	58巻3号
掲載ページ	p. 383-389
発行年月	1989年9月

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*

平 沢 正・飯 田 幸 彦**・石 原 邦

(東京農工大学農学部)

平成元年1月31日受理

要 旨 : 前報で明らかにした空気湿度、葉の水ポテンシャル (Ψ_l) の低下に伴う水稻葉身の光合成速度の減少が、気孔を通じての葉内への CO_2 の供給と葉肉細胞の光合成系の活性のどちらの低下によって主として引き起こされるかを葉内の CO_2 濃度 (C_i) の変化を通じて検討した。

①飽差が増加し光合成速度が減少すると、 C_i は減少し、空気湿度の低下は主として葉内への CO_2 の供給速度の減少を通じて光合成速度に影響することがわかった。② Ψ_l が低下して光合成速度が減少する時には、 Ψ_l が $-5\sim-6$ bar に低下するまで C_i は減少したのに対して、 Ψ_l が $-5\sim-6$ bar 以下に低下すると C_i は増加し、 Ψ_l の低下に伴う光合成速度の減少の主たる要因は Ψ_l が $-5\sim-6$ bar 以上では葉内への CO_2 の供給速度の減少であり、 Ψ_l が $-5\sim-6$ bar 以下では葉肉細胞の光合成系の活性の低下にあることがわかった。また、葉位、age、チッ素濃度が異なっても、光合成速度の減少の主たる要因が替わる Ψ_l には相違が認められなかった。③土耕栽培し Ψ_l を徐々に低下させた水稻は、水耕栽培し Ψ_l を急激に低下させた水稻に比べて Ψ_l の低下に対する光合成速度、拡散伝導度の減少割合が小さく、光合成速度の減少の主たる要因が葉肉細胞の光合成系の活性に替わる Ψ_l も低く、浸透調整が関係していることが推察された。

キーワード : 気孔, 空気湿度, 光合成, 浸透調整, 水稻, 葉の水ポテンシャル, 葉内 CO_2 濃度。

Dominant Factors in Reduction of Photosynthetic Rate Affected by Air Humidity and Leaf Water Potential in Rice Plants : Tadashi HIRASAWA, Yukihiko IIDA** and Kuni ISHIHARA (*Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183, Japan*)

Abstract : In order to clarify the dominant factor responsible for the reduction in photosynthetic rate caused by 1) an increase in leaf-air vapor pressure difference and 2) a decrease in leaf water potential in rice plants, changes of intercellular CO_2 concentration were investigated as the leaf-air vapor pressure difference increased and leaf water potential decreased.

As the leaf-air vapor pressure difference increased, intercellular CO_2 concentration decreased (Fig. 1 and 2). As leaf water potential decreased, intercellular CO_2 concentration decreased in the leaves with water potential higher than $-5\sim-6$ bars, and conversely, increased when the water potential declined to lower than $-5\sim-6$ bars (Fig. 2, 3 and 5). It was concluded that when leaf water potential was higher than $-5\sim-6$ bars, the dominant factor responsible for the reduction in photosynthetic rate caused either by increasing the leaf-air vapor pressure difference or by decreasing leaf water potential was the decrease of CO_2 supply through stomata to the mesophyll; whereas at leaf water potential lower than $-5\sim-6$ bars, the dominant factor was the decrease in mesophyll photosynthetic activity. There was a change in the dominant factor responsible for the reduction of photosynthetic rate as leaf water potential altered. The critical values of leaf water potential changing the dominant factor were the same irrespective of the leaf position on the stem, leaf age, or nitrogen content in the leaf (Table 1). However, a comparison of plants grown in soil and those cultured in solution shows that the critical values of leaf water potential were lower in the soil-grown plants (Fig. 5). The leaf water potential of the soil-grown plants declined slowly by withholding water from the soil, whereas the potential quickly dropped in mannitol-added culture solution. The fact suggested that the decrease in the mesophyll photosynthetic activity caused by a decrease in leaf water potential might be reduced owing to osmotic adjustment.

Key words : Air-humidity, Intercellular CO_2 concentration, Leaf water potential, Osmotic adjustment, Photosynthesis, Rice plant, Stomata

前報⁷⁾では、水稻葉身の拡散伝導度、光合成速度に及ぼす空気湿度、葉の水ポテンシャルの影響を定

量的に検討した。さらに、この検討を通じて得られた拡散伝導度と光合成速度の関係と、拡散伝導度のみが光合成速度に影響を及ぼすと仮定した時の拡散伝導度と光合成速度の関係¹⁷⁾とを比較した。その結果、葉の水ポテンシャルが高い時には、光合成速度は主として拡散伝導度、いいかえると葉内への CO_2 供給速度の低下によって減少し、葉の水ポテ

* 本研究の一部は第182回講演会(昭和61年10月)において発表。本研究の一部は文部省科学研究費によった。

** 現在、茨城県農業試験場。

Present address; Ibaragi Agricultural Experimental Station, Kuniti, Mito 311 Japan

ンシヤルが低下すると、葉内への CO_2 の供給速度だけでなく光合成系の活性の低下が光合成速度の減少に大きな役割を果していることを推察した。

空気湿度、葉の水ポテンシヤルの低下によって光合成速度が減少する要因については多くの研究があるが^{11,19)}、葉内への CO_2 供給速度と葉肉細胞における光合成系の活性のどちらが光合成速度減少の律速要因になっているかについては必ずしも明らかではない¹¹⁾。

葉内の CO_2 濃度は気孔を通じての CO_2 の供給速度と葉肉細胞の CO_2 固定速度、いいかえると葉肉細胞の光合成系の活性とのバランスによって決まり、光合成速度、拡散伝導度と外気の CO_2 濃度を用いて計算によって求めることができる。したがって、葉内の CO_2 濃度の変化を通じて、どちらが光合成速度の減少の主たる要因であるかを検討することが可能である。すなわち、空気湿度あるいは葉の水ポテンシヤルが低下し光合成速度が減少するに伴って、葉内の CO_2 濃度が減少する場合は、光合成速度の減少の主たる要因は気孔を通じての CO_2 の供給速度の減少であり、葉内の CO_2 濃度が増加する場合は、葉肉細胞の光合成系の活性の低下であると考えることができる。

本報告はこの考えを基礎に葉内の CO_2 濃度の変化に着目し、葉内への CO_2 の供給と葉肉細胞の光合成系の活性のどちらの低下が葉の水ポテンシヤル、空気湿度の低下による光合成速度の減少の主たる要因であるかを検討したものである。

実験材料および方法

水稻品種マンリョウを用い、1/2,000 a ワグネルポットに土耕および水耕で前報⁷⁾ に準じて栽培した。

蒸散速度と光合成速度は、主茎に着生したままの個葉を用いて同化箱法で前報⁷⁾ に準じて測定した。同化箱内の条件は照度 60 klx、気温 $30.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ 、風速 2 m/sec で、空気湿度は同化箱へ送り込む空気の露点を変えることによって調節した。なお、本報告では空気湿度の高低は葉温における飽和水蒸気圧と同化箱内の水蒸気圧との差を飽差とし、この飽差の大小で表わすこととした。 CO_2 濃度はあらかじめ気象観測用気球に屋外の空気をためておき一定になるよう努めた。

葉内の CO_2 濃度 (以下 C_i とする) は次式より求めた。

$$C_i = C_a - 1.60 r \cdot P$$

ここで、 C_a は同化箱内の CO_2 濃度、 r は蒸散速度と飽差から Gaastra⁴⁾ の方法によって算出した水蒸気の拡散抵抗、 r の係数 1.60 は H_2O と CO_2 のガス拡散係数の比、 P は光合成速度である。

葉の水ポテンシヤル (以下 Ψ_l とする) は光合成速度および蒸散速度の測定完了後、Thermocouple Psychrometer (C-51 および C-52 sample chamber および HR-33T Dew Point Microvoltmeter, Wescor 社製) を用い、前報⁷⁾ に準じて測定した。

Ψ_l はつぎのようにして変化させた。すなわち、土耕栽培した水稻の Ψ_l は、測定の 1~5 日前から土壤への給水を停止し、土壤水分を徐々に減少させることによって変え、水耕栽培した水稻の Ψ_l は測定の約 1 時間前に水耕液にマンニトールを加え、水耕液の水ポテンシヤルを低くすることによって変えた。また、葉身のチッ素濃度は測定の約 10 日前から水耕液のチッ素成分を減らすことによって変えた。なお、葉身のチッ素濃度の定量にはセミマイクロケルダール法を用い、全チッ素を乾物重 (90°C で乾燥) 当り百分率で表わした。

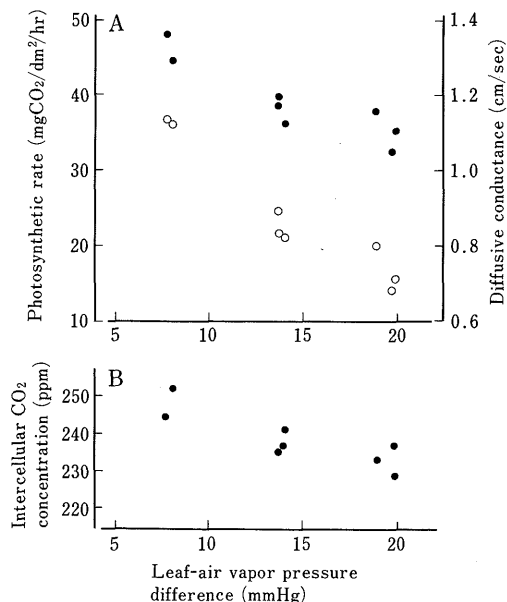


Fig. 1. Effects of leaf-air vapor pressure difference on diffusive conductance (open circles), photosynthetic rate (solid circles) and intercellular CO_2 concentration of 14th leaves (solution culture).

CO_2 concentration outside the leaf was 349.2 ± 3.2 ppm.

実験結果

まず、通常の水耕液に生育している水稻を用いて、飽差を変えて葉身の光合成速度と拡散伝導度を測定した。その結果、飽差が約 8 mmHg から約 20 mmHg に増加すると、光合成速度、拡散伝導度はそれぞれ 46.3 mg CO₂/dm²/hr から 35.4 mg CO₂/dm²/hr, 1.13 cm/sec から 0.73 cm/sec へと前報⁷⁾の結果と同様にほぼ直線的に減少した(第1図 A)。この測定結果から C_i を求めたところ、C_i は光合成速度が減少するに伴って約 248 ppm から約 233 ppm に直線的に減少した(第1図 B)。このことから、飽差の増加に伴って光合成速度が減少する主たる要因は葉内への CO₂ の供給速度の減少であると考えることができた。

この結果を基礎にして、 Ψ_l の低下に伴って光合成速度が減少する主たる要因を検討するため、水耕栽培した水稻の第 15 (止) 葉を用いて種々の飽差条件下で Ψ_l を変えて光合成速度、拡散伝導度を測定した結果(前報⁷⁾第 3 図 A, B) から Ψ_l と C_i との関係求めた(第 2 図)。その結果、 Ψ_l が低下し、光合成速度、拡散伝導度が減少すると、 Ψ_l と C_i との間には Ψ_l が -4.5 ~ -5.5 bar で C_i が最小値をとる下に凸の曲線で表わされる関係のあることが認められた。すなわち、測定したすべての飽差条

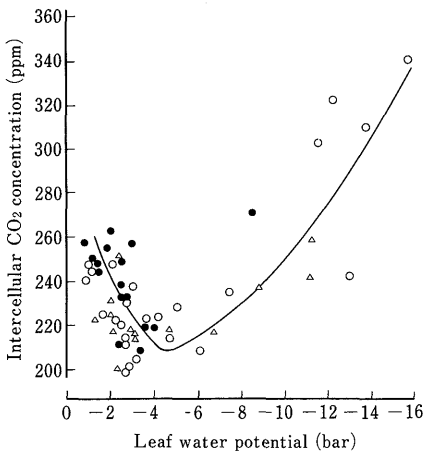


Fig. 2. Relation between leaf water potential and intercellular CO₂ concentration of 15th (flag) leaves (solution culture).

Solid circles, open circles and open triangles indicate 6.6–11.3, 12.7–17.5 and 18.7–23.9 mmHg of leaf-air vapor pressure difference, respectively. CO₂ concentration outside the leaf was 348.2 ± 11.4 ppm.

件を通じて Ψ_l が約 -5 bar 以上の Ψ_l の高い葉身では、C_i は Ψ_l の低下に伴って約 260 ppm から約 210 ppm に減少した。なお、これらの葉身では Ψ_l が等しくても飽差が大きいほど C_i は低い傾向があった。 Ψ_l が約 -5 bar より低い葉身では C_i は Ψ_l の低下とともに増加し、 Ψ_l が -14 ~ -16 bar では C_i は約 330 ppm となった(第 2 図)。このことから、 Ψ_l の低下によって光合成速度が減少する主たる要因は、 Ψ_l が約 -5 bar より高い葉身においては拡散伝導度の減少、すなわち、葉内への CO₂ の供給速度の減少であり、 Ψ_l が約 -5 bar より低い葉身においては葉肉細胞の光合成系の活性の低下にあった。

このように、光合成速度が減少する主たる要因は、 Ψ_l の低下に伴って葉内への CO₂ の供給速度から葉肉細胞の光合成系の活性へと替わることがわかった。そこで、この主たる要因が替わる Ψ_l の値が葉位、葉身の age あるいは生育条件によって異なるかどうかを検討した。

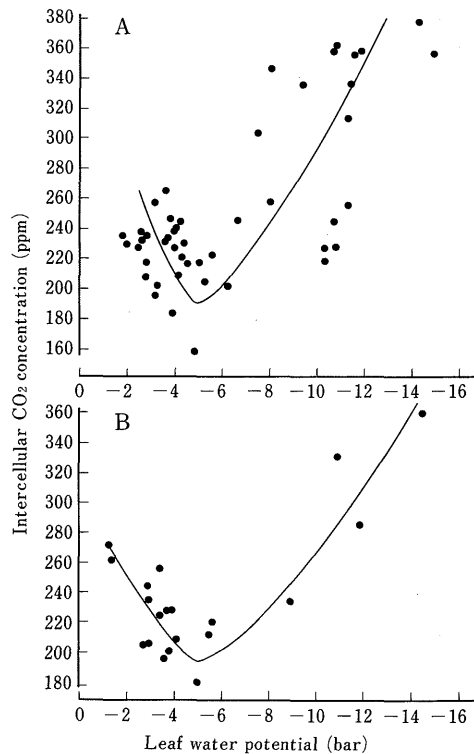


Fig. 3. Relations between leaf water potential and intercellular CO₂ concentration of 12th (A) and 14th (B) leaves (solution culture).

CO₂ concentration outside the leaf in Fig. A and B was 364.3 ± 9.5 ppm and 364.8 ± 8.5 ppm, respectively.

まず、展開完了後の日数がほぼ等しい、いいかえると、age のほぼ等しい第12葉と第14葉を用いて Ψ_l を変えて光合成速度、拡散伝導度を測定した結果から求めた Ψ_l と C_i との関係を示した(第3図)。 C_i はいずれの葉身においても前述した第15(止)葉と同様に Ψ_l の低下に伴って減少し、 Ψ_l が $-4.5 \sim -5.5$ bar で最小値となり、さらに Ψ_l が低下すると増加した。このことから、葉位が異なっても光合成速度が減少する主たる要因が葉内への CO_2 の供給速度の減少から葉肉細胞の光合成系の活性の低下に替わる Ψ_l に相違がないことがわかった。

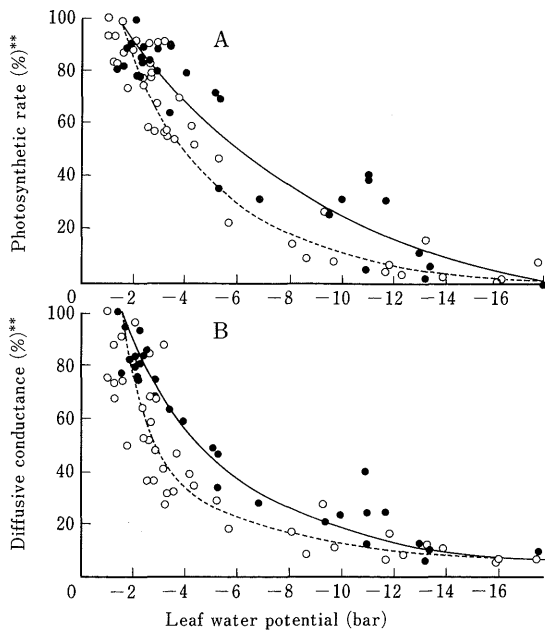


Fig. 4. Effects of leaf water potential on photosynthetic rate and diffusive conductance in soil (solid circles) and solution (open circles) cultured rice plants*.

*Leaf water potential was decreased by withholding water for 1–5 days before measurements in soil cultured rice plants and by adding certain amount of mannitol into culture solution about one hour before measurements in solution cultured rice plants.

**Relative values to the maximum. The maximum of photosynthetic rate was $47.7 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ and $47.2 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ in soil and solution cultured rice plants, respectively. The maximum of diffusive conductance was 1.28 cm/sec and 1.45 cm/sec in soil and solution cultured rice plants, respectively.

同様な方法で展開完了後の日数が異なり age の異なる第15(止)葉と第13葉、および葉身のチッ素濃度の異なる葉身について Ψ_l と C_i の関係を求めて比較したが、光合成速度が減少する主たる要因が替わる Ψ_l はいずれも -5 bar 前後で相違は認められなかった。

最後に Ψ_l の低下過程の異なる水稻を用いて測定した結果について述べる。すなわち、測定の1~5日前から土壌への給水を停止し Ψ_l を徐々に低下させた土壌乾燥処理した水稻と測定の約1時間前にマンニトールを水耕液に加え Ψ_l を短時間に低下させたマンニトール処理した水稻との Ψ_l の低下に伴う光合成速度、拡散伝導度の減少割合を比較した。 Ψ_l が $-12 \sim -13$ bar に低下するまで土壌乾燥処理した水稻の光合成速度、拡散伝導度の減少割合はマンニトール処理した水稻に比べて小さく、それ以下の Ψ_l では両水稻で等しかった(第4図)。すなわち、 Ψ_l が $-12 \sim -13$ bar まではマンニトール処理した水稻に比べて、土壌乾燥処理した水稻は光合成速度、拡散伝導度は高く維持されていた。この測定結果を用いて、両水稻の Ψ_l と C_i の関係を比較した(第5図)。土壌乾燥処理した水稻、マンニトール処理した水稻のいずれも Ψ_l が低下するに伴って C_i はほぼ直線的に低下したが、 C_i が最小値をとる Ψ_l が異なり、マンニトール処理した水稻では $-4.5 \sim -5.5$ bar であるのに対して、土壌乾燥処理した水稻では $-5.5 \sim -6.5$ bar であった。さらに、土壌乾燥処理した水稻ではマンニトール処理した水稻に比べて C_i が最小値に達して以後、 Ψ_l の低下に

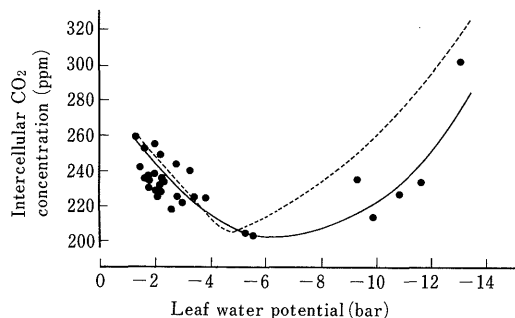


Fig. 5. Relation between leaf water potential and intercellular CO_2 concentration of 16th (flag) leaves (soil culture).

CO_2 concentration outside the leaf was 334.0 ± 7.5 ppm and the dotted line represents the relation in solution cultured rice plants in Fig. 2.

Table 1. Leaf water potential where the dominant factor reducing photosynthetic rate changed from the decrease of CO₂ supply through stomata to mesophyll to the decrease of mesophyll photosynthetic activity.

Conditions	Leaf position used for measurements	Leaf water potential (bar)	
Solution culture*	12 th	-4.5~-5.5	
	1~2 weeks after fully expanded	14 th	-4.5~-5.5
		15 th (flag)	-4.5~-5.5
	1~2 weeks after fully expanded	15 th (flag)	-4.5~-5.5
		4~5 weeks after fully expanded	13 th
	4.04% of nitrogen content***	15 th (flag)	-4.5~-5.5
2.96% of nitrogen content		15 th (flag)	-4.5~-5.5
Soil culture**	16 th (flag)	-5.5~-6.5	

*Leaf water potential was decreased by adding certain amount of mannitol into culture solution about one hour before measurements.

**Leaf water potential was decreased by withholding water for 1~5 days before measurements.

***On a dry weight basis of leaf blade.

伴う C_i の増加程度が著しく小さかった。

今まで述べた結果を整理したのが第1表で、この表から徐々に Ψ_l を低下させた水稻では短時間に Ψ_l を低下させた水稻に比べて、光合成速度が減少する主な要因が葉内への CO₂ の供給速度の減少から葉肉細胞の光合成系の活性の低下に替わる Ψ_l が低くなることがわかった。

考 察

これまでに C_i と光合成速度の関係から空気湿度あるいは Ψ_l の低下によって光合成速度が減少する要因を気孔と気孔以外の要因に分けて定量的に検討する試みがなされた。1例をあげると、Ögren and Öquist¹⁶⁾ は Ψ_l が低下するとまず光合成系の活性が低下し、ついで気孔が閉じるという前提でヤナギにおける葉の水ポテンシャルの低下に伴う光合成速度の減少の要因を解析したところ、 Ψ_l が約-10 bar以上の葉身では葉内への CO₂ の供給速度の減少と葉肉細胞の光合成系の活性の低下とが光合成速度に同程度に影響すると推定した。しかし、 C_i と光合成速度および気孔抵抗との関係に関する Jones の理論的な検討¹¹⁾ によれば、上述の結果の解析には反対の前提を考えることも可能であり、これを用いれば上述の結果は-10 bar以上の葉身では気孔を通じての CO₂ 供給速度の減少が光合成速度により大きく影響していることになった。このように、現在のところ光合成速度の減少に対する気孔と気孔以外の要因の影響の量的関係を算出する方法が確立さ

れているとはいえない。

本研究では、一つの方法として、空気湿度あるいは Ψ_l が低下し光合成速度が減少する過程における C_i の変化に着目して検討した。その結果、飽差の増加によって光合成速度が減少する時の主たる要因は葉内への CO₂ の供給速度の減少であった(第1, 2図)。一方 Ψ_l の低下によって光合成速度が減少する時には、 Ψ_l が比較的高い葉身では葉内への CO₂ の供給速度の減少が、さらに Ψ_l が低下すると葉肉細胞の光合成系の活性の低下が主たる要因となることがわかり(第2, 3, 5図)、前報⁷⁾ の推察が確かめられた。水稻の気孔は Ψ_l が約-5 barまでは Ψ_l の低下とともに急激に閉じるが、 Ψ_l が約-5 barに低下すると気孔はかなり閉じてしまうので、それ以下では Ψ_l の低下に伴う気孔の閉じる程度は著しく小さくなった⁷⁾。 Ψ_l がどの程度低下すると葉肉細胞の光合成系の活性の低下がはじまるかは明らかでないが、本研究の結果から少なくとも Ψ_l が約-5 barに達すればその低下がはじまると考えられる。これらのことからつぎのように考えることができる。すなわち、光合成速度の減少に対して CO₂ の供給速度の減少が主たる要因となるのは、約-5 barまで Ψ_l の低下に伴って気孔が著しく閉じるからであり、葉肉細胞の光合成系の活性の低下が主たる要因となるのは、 Ψ_l が約-5 bar以下では Ψ_l の低下に伴う気孔の閉鎖の程度が小さく、葉肉細胞への CO₂ の供給速度の減少に比べて相対的に葉肉細胞の光合成系の活性の低下程度が大きくなるからである。

Ψ_l が低下し光合成速度が減少する過程の C_i の変化を比較的詳しく測定したこれまでの報告をみると、ヒマワリ¹⁸⁾、コムギ¹⁰⁾、キマメ^{13,14)}、ササゲ^{13,14)}、ユーカリ¹²⁾、*Digitalis lanata*²⁰⁾、*Encelia farinosa*³⁾、*Encelia frutescens*²⁾、*Pseudotsuga menziesii*⁵⁾、*Pseudotsuga marcocarpa*⁵⁾、*Cedrus atlantica*⁵⁾ では、 Ψ_l が低下し光合成速度が減少するに伴って C_i は減少した。したがって、これらの植物では Ψ_l が低下して光合成速度が減少する主たる要因は葉内への CO_2 供給速度の減少であった。しかし、本研究で得られた水稻の結果と同様、 Ψ_l がかなり低下すると、すなわち、ヒマワリでは -17.5 bar¹⁸⁾、コムギでは -19 bar¹⁰⁾、ユーカリでは -17.1 bar¹²⁾、*Pseudotsuga menziesii* では -15 bar⁵⁾、*Pseudotsuga marcocarpa* では -19 bar⁵⁾、*Cedrus atlantica* では -17 bar⁵⁾ 以下ではそれぞれ C_i は増加しはじめ、それぞれの Ψ_l で光合成速度が減少する主たる要因は葉肉細胞の光合成系の活性の低下となった。以上のことから、イネ以外の植物においても Ψ_l が低下して光合成速度が減少する過程で最初は気孔が閉じ葉内への CO_2 の供給速度の減少が、さらに Ψ_l が低下すると葉肉細胞における光合成系の活性の低下が、それぞれ光合成速度の主たる律速要因となることがわかった。

空気湿度が低下し、光合成速度が減少する過程では、イネ^{15,17)} と同様、ダイズ²¹⁾、トウモロコシ¹⁵⁾、*Welwitschia mirabilis*²³⁾、*Phalaris aquatica*¹⁵⁾、*Paspalum plicatulum*¹⁵⁾ のいずれも C_i が減少した。このことから、これらの植物は空気湿度の低下によって光合成速度が減少する主たる要因は葉内への CO_2 の供給速度の減少であることがわかった。なお、*Pseudotsuga macrocarpa*⁵⁾ では C_i が増加しており、機構は明らかではないが、空気湿度の低下によって光合成速度が減少する主たる要因が葉肉細胞の光合成系の活性の低下にあることになった。

光合成速度が減少する主たる要因が葉内への CO_2 の供給速度の減少から葉肉細胞の光合成系の活性の低下に替わる Ψ_l は水耕栽培した水稻では -4.5 ~ -5.5 bar であったが (第2, 3図, 第1表)、土壌への給水を停止することによって Ψ_l を徐々に低下させた土耕栽培した水稻では、 -5.5 ~ -6.5 bar と約 1 ~ 2 bar 低かった (第5図, 第1表)。第4図 A と B の比較からわかるように、土壌乾燥処理した水稻では Ψ_l が等しくても水耕栽培した水稻に比べて気孔が閉じる程度が小さく、光合成速度を

高く維持していた。さらに、土壌乾燥処理した水稻では、 Ψ_l が -10 ~ -12 bar に低下するまでは拡散伝導度が大きく、葉肉細胞への CO_2 供給速度が大きいにもかかわらず (第4図 B)、 Ψ_l の低下に伴う C_i の増加程度が著しく小さかった (第5図)。このことは、光合成速度が減少する主たる要因が替わる Ψ_l が 1 ~ 2 bar 低いだけでなく、 Ψ_l がかなり低下しても土壌乾燥した水稻の葉肉細胞の光合成系の活性が高く保たれていることを示している。これらの要因の一つとして浸透調整 (osmotic adjustment) が関係していることが考えられる。すなわち、徐々に Ψ_l が低下した水稻では、細胞に溶質が蓄積して細胞の浸透ポテンシャルが低くなり、その結果、水ポテンシャルが低下しても圧ポテンシャルは高く維持されるのではないかということである。このような浸透調整が Ψ_l の低下に対する気孔の反応に影響する²²⁾ ことはよく知られているが、本研究の結果は葉肉細胞の光合成系に対しても影響していることを推察させる。今後さらに検討をすすめるべき問題と考える。

最後に、本研究の結果から晴天日の日中に水稻の光合成速度の低下⁹⁾ を引き起こす要因を考えてみたい。大気飽差は晴天日の日中では最大 11 ~ 18 mmHg でかなり大きくなること；湛水状態に生育する水稻の Ψ_l はこのような条件では -5 ~ -6 bar 以下に低下することは通常ないこと^{6,8)}；から、光合成速度が減少する主たる要因は気孔が閉じ、拡散伝導度が減少し、葉内への CO_2 の供給速度が減少することにあると考えられる。

引用文献

1. Boyer, J.S. 1976. Water deficits and photosynthesis. In *Water Deficits and Plant Growth* (Ed.) T. T. Kozlowski, Academic Press, New York. 153-190.
2. Comstock, J. and J. Ehleringer 1984. Photosynthetic responses to slowly decreasing leaf water potentials in *Encelia frutescens*. *Oecologia* 61: 241-248.
3. Ehleringer, J.R. and C.S. Cook 1984. Photosynthesis in *Encelia farinosa* Gray in response to decreasing leaf water potential. *Plant Physiol.* 75: 688-693.
4. Gastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mededel. Landbouwhogesh, Wageningen* 59: 1-68.
5. Grieu, P., J.M. Guehl and G. Aussenac 1988. The

- effects of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. *Physiol. Plant.* 73: 97—104.
6. 平沢 正・石原 邦 1978. 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第1報 葉身の水ポテンシャル・葉面積当り含水量・水欠差について. 日作紀 47: 655—663.
 7. ———・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.
 8. 石原 邦・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.
 9. ———・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.
 10. Johnson, R.C., D.W. Mornhinweg, D.M. Ferris and J.J. Heitholt 1987. Leaf photosynthesis and conductance of selected *Triticum* species at different water potentials. *Plant Physiol.* 83: 1014—1017.
 11. Jones, H.G. 1985. Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant Cell Environ.* 8: 95—104.
 12. Kirschbaum, M.U.F. 1987. Water stress in *Eucalyptus pauciflora*: Comparison of effects on stomatal conductance with effects on the mesophyll capacity for photosynthesis, and investigation of a possible involvement of photoinhibition. *Planta* 171: 466—473.
 13. Lopez, F.B., T.L. Setter and C.R. McDavid 1987. Carbon dioxide and light responses of photosynthesis in cowpea and pigeonpea during water deficit and recovery. *Plant Physiol.* 85: 990—995.
 14. ———・———・——— 1988. Photosynthesis and water vapor exchange of pigeonpea leaves in response to water deficit and recovery. *Crop Sci.* 28: 141—145.
 15. Morison, J.I.L. and R.M. Gifford 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. Comparison of two C₃ and two C₄ grass species. *Plant Physiol.* 71: 789—796.
 16. Ögren, F. and G. Öquist 1985. Effects of drought on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition susceptibility in intact willow leaves. *Planta* 166: 380—388.
 17. 斉藤邦行・石原 邦 1987. 水稻葉身の光合成速度におよぼす飽差の影響—光利用効率, CO₂ 利用効率に着目して—. 日作紀 56: 163—170.
 18. Sharp, R.E. and J.S. Boyer 1986. Photosynthesis at low water potentials in sunflower: Lack of photoinhibitory effects. *Plant Physiol.* 82: 90—95.
 19. Sheriff, D.W. 1979. Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant Cell Environ.* 2: 15—22.
 20. Stuhlfauth, T., D.F. Sultermeyer, S. Weinz and H. P. Fock 1988. Fluorescence quenching and gas exchange in a Fluoret-water stressed C₃ plant, *Digitalis lanata*. *Plant Physiol.* 86: 246—250.
 21. 高井ともえ・石原 邦 1984. ダイズの光合成系の活性に及ぼす飽差と葉の水ポテンシャルの影響. 日作紀 53 (別2): 116—117.
 22. Turner, N.C. 1986. Crop water deficits: A decade of progress. *Adv. Agron.* 39: 1—51.
 23. Winter, K. and M.J. Schramm 1986. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO₂ exchange in leaves of *Welwitschia mirabilis*. *Plant Physiol.* 82: 173—178.