

浸潤試薬法で示される気孔開度と 光合成速度との関係

津野幸人*・杉本秀樹**

昭和55年7月31日受付

The Relation between Stomatal Aperture with the Aid of the Infiltration Method and Photosynthetic Rate in Some Crops

Yukindo TSUNO* and Hideki SUGIMOTO**

From experiments, which were carried out in Iran, it appeared that by the measuring of the stomatal aperture with the aid of the infiltration method (Dale, 1961), the water status in a crop could be judged, and also irrigation-time could be determined. In this paper, the relationships between the stomatal aperture and the photosynthetic rate were examined in local varieties of Iranian crops; cucumber, maize, sugar beets and sunflower, which were grown in a greenhouse at Tottori University. The photosynthetic rate was measured in an assimilation chamber, and at the same time, the stomatal aperture was measured by means of the infiltration method. The results obtained were as follows;

The photosynthetic rate and water vapour transfer coefficient were positively correlated with the stomatal aperture. The photosynthetic rate decreased by 30 ~ 40 % when the degree of stomatal opening decreased from score No.6 to score No.4 (Table 3). Therefore, irrigation should be put into operation without delay in a field when the degree of stomatal opening decreases below score No.4.

緒 言

乾燥地においては、かんがい水の経済的な利用が作物栽培での重要な課題であることは多言を要しない。筆者らはイランにおいて、かんがい時期の判定法に関する実験をおこない、浸潤試薬を利用した気孔開度の判定^{2,6,9)}が簡便かつ、実用的にすぐれていることを見出した。

気孔開度は光、炭酸ガスなどの影響をうけるが、日中の自然条件では葉内水分の多少によって強く影響をうけ、

さらに、葉内水分は根域における有効水分と根の吸水力とに支配される。有効水分に恵まれても、根の吸水機能が衰えた場合、蒸散が盛んとなる環境のもとでは気孔は閉ざされたままか、あるいは、地下部よりの水分供給量と均衡した小さな開度を示すことも、水分生理に関する知見により容易に推測できる。気孔開度の減少が、土壤水分の不足によるものかあるいは、根の吸水機能の不良によるものかの判定は、かんがいの前後に気孔開度を測定すれば、いづれの原因によるものかの判別はたやす

* 鳥取大学農学部附属砂丘利用研究施設乾地生態部門
Sand Dune Research Institute, Faculty of Agriculture, Tottori University

** 愛媛大学農学部園芸学科作物学研究室
Department of Horticulture, Faculty of Agriculture, Ehime University

くでき、相応した処置がとれるわけである。

気孔開度によってかんがい時期を決定するとき、基本的な問題として検討しておかなければならぬのは、気孔開度と光合成速度との関係である。すなわち、気孔が閉じれば気孔抵抗が増大して炭酸ガスの葉内へのとりこみが阻害される。理想的には葉内水分の不足によって、気孔が正常な開度よりも小さくなった瞬間に、水分を補なう措置が望ましいのであるが、実際栽培においては実行が困難である。とくに、筆者らが採用したイソ・ブタノールとエチレングリコールの10段階の混液の浸潤試薬を利用する場合には、測定精度からみて正常な開度を示す段階から2段階下がった状態で、水分不足を判定せざるを得ない。そこで、浸潤試薬で示される気孔開度と光合成速度との関係を調べるために以下の実験をおこなった。

実験材料および方法

供試した作物は、イラン国立土壌研究所カラジ支所において栽培された作物品種の種子を当研究施設に持ち帰り、アリドロン施設の降雨遮断ガラス室内で栽培したものである。品種はいずれも現地採種の local variety で、個葉を対象として測定した作物 (Table 1) は播種後2ヶ月のものであり、個体を対象とした作物は播種後1ヶ月のもので、すべてポット栽培である。測定時 (10月6~9日) における個体の葉面積は播種後1ヶ月のもので、テンサイ: 3.96 dm²、ヒマワリ: 2.84 dm²、キュウリ: 6.48 dm²であった。

光合成速度と蒸散速度の測定は、Fig. 1 に示した装置を使用した。すなわち、送風機で送られた空気は流量計で流量 (Q) が測定され、除湿機で水分がある程度除去される。そして、同化箱を通した後に箱外に排外される。このとき、同化箱入口と出口の炭酸ガス濃度 (C₁, C₂)、および空中湿度 (H₁, H₂) が測定され記録されている。

光合成量 (P) は、 $P = Q (C_1 - C_2)$ として、蒸散量 (T) は、 $T = Q (H_2 - H_1)$ として求めた。

本実験では測定期間中の流量と、同化箱内の攪拌速度は一定に保ったので、葉身から空気層への水蒸気の交換係数はほぼ一定とみなすことができ、蒸散速度は主として気孔抵抗に支配されると考えられる。そこで、水蒸気の交換係数 (D) を次式によって算出^{1,5,9,11)}した。

$$D = T / (W_s - W_a),$$

ただし、W_s: 葉温に等しい空気の飽和水蒸気濃度、
W_a: 同化箱内の水蒸気濃度。

以上の実験と並行して、同化箱内の供試作物の気孔開度を浸潤試薬で調査した。浸潤試薬の段階は、イソブタノール (A) とエチレングリコール (B) の混合比を10% きざみで変化させたものであって、その段階は次のとおりである。

No. 1 (A, 100% : B, 0%), No. 2 (A, 90% : B, 10%) No. 10 (A, 10% : B, 90%)。

これら各段階の試薬を注射器につめ、葉の裏面に滴下して、葉肉組織への浸入状態を観察し、浸入した段階の

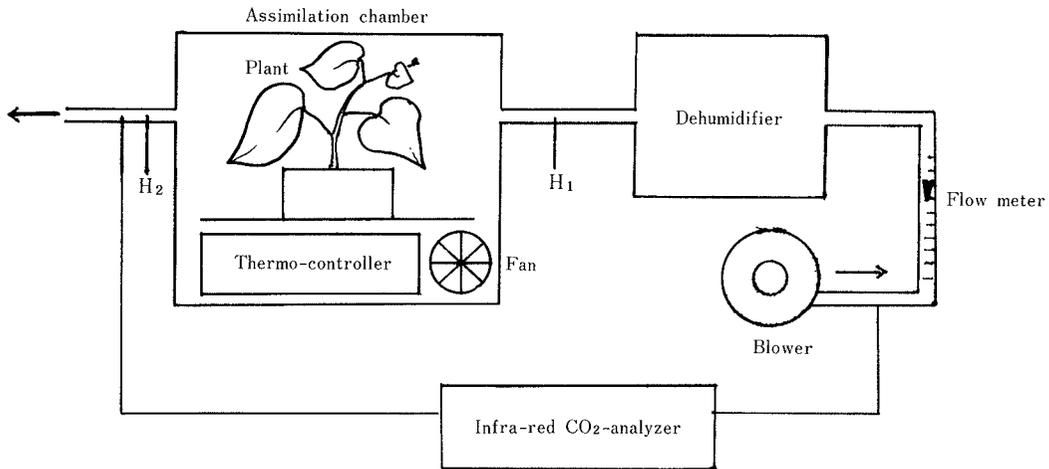


Fig. 1 Measuring system for photosynthesis and transpiration.
Note. H₁, H₂: Hygrometer.

Table 1 Photosynthesis, transpiration and stomatal aperture in three crops.

Crop	Run	Light intensity, Klux	Temperature, °C		R. H. %	Pnet, mgCO ₂ /dm ² /hr	Transpiration gH ₂ O/dm ² /hr	D cm/sec	Score No.
			Air	Leaf					
Egg plant	1	33	29.8	28.5	52.3	18.2	3.3	0.76	4
	2	31	30.0	27.3	70.2	20.4	3.7	0.86	4
	3	30	30.0	29.0	46.9	15.8	3.5	0.68	3
Maize	1	33	30.3	30.0	43.7	25.9	4.3	0.71	1
	2	31	30.0	30.0	48.7	28.1	3.5	0.62	1
Cucumber	1	30	30.3	30.0	44.1	9.8	2.3	0.38	4
	2	31	30.0	30.0	57.4	9.8	2.2	0.47	4

Note : R. H.Relative Humidity.
Pnet.....Net photosynthetic rate of leaf
at 30Klux.

D.....Water vapour transfer coefficient.
Score No.....Number of infiltration score.

最も高い値を、気孔開度として表示した。

実験結果および考察

まず、播種後2ヶ月のナス、トウモロコシ、キュウリの個葉の光合成速度、蒸散速度および浸潤試葉の段階 (Score No.) を Table 1 に示した。表にみられるとおり、ナスとキュウリは No. 4 を示したが、トウモロコシは No. 1 であって、トウモロコシの気孔開度は他作物よりも小さい状態にあった。しかし、光合成速度は他作物よりも高く、蒸散速度もナスと変わらない。浸潤試葉の段階と気孔開度との関係は、同一作物において比例的であることが他の研究者^{2,4,6,9)}によって確かめられている。Table 1 によれば、トウモロコシは他の2作物よりも気孔開度が小さいことが予測されるのであるが、光合成速度は高い値を示している。トウモロコシにおける著者らの他の実験結果 (未発表) では、本実験の値よりも高い Score No. を示した。本実験の場合は気孔開度の小さいことが気孔抵抗を増大して、この作物のもつ本来の正常な光合成の値 (60mg CO₂/dm²/hr) より、約5割程度引き下げられているようにみうけられる。しかし、蒸散速度は他の2作物よりも劣ってはいない。そこで、水蒸気交換係数 (D) を算出して、他作物と比較すれば、その値は気孔開度 No. 1 であってもナスの No. 3 の場合とほぼ等しい。Score No. で示される気孔開度と蒸散量との関係は作物間で異なるものと考えられる。

なお、葉身からの水蒸気の放出は、葉面とその周辺の空気層の抵抗 (r_a) と気孔抵抗 (r_s) の和に支配されると考えられる。しかし、本実験では測定期間中は同化箱への通気量と、箱内の攪拌速度は一定であるので r_a は

一定と考えられ、水蒸気の放出はもっぱら r_s に支配されるので、 r_s が大きくなれば当然、光合成における CO₂ の交換は強く制限をうけることになる。トウモロコシは Score No. が低く (気孔開度小) ても他作物よりも相対的に高い D 値をもっている。気孔開度が大きくなれば D 値はさらに高まり、蒸散速度も当然、高まるものと推測される。

ただ問題としなければならぬのは、イランにおいてはこれらの作物葉の気孔開度は最高 No. 5~6 を示していたが、わが国で栽培した場合には、それよりも低い値で

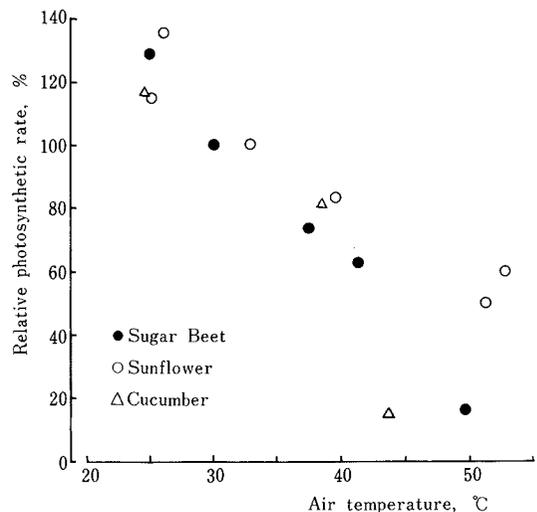


Fig. 2 The relationship between the air temperature and relative photosynthetic rate, based on the value of 30°C as 100%.

ある。この原因として考えられるのは、実験前にわが国特有の曇天日が多く、根中の糖濃度が低下し、吸水機能が衰弱していたことである。

すでに温度を変えると植物は気孔抵抗ならびに光合成があい伴って変化することが明らかにされている^{1,3,10)}ので、播種後1ヶ月の個体を供試して、温度-光合成関係を求めてみた。Fig. 2 は同化箱の気温と純光合成速度との関係である。この場合は、作物間の比較を目的としたので、30℃付近の値を100として、この値に対する相対光合成速度で示した。なお、テンサイとキュウリは、ポットを含めて個体全体を測定したが、ヒマワリは地上部だけを同化箱に收容して測定したものである。図に示すとおり、各作物とも気温25℃から昇温とともに純光合成速度は急速に低下している。とくに、テンサイとキュウリの高温域における低下程度はヒマワリに比して大である。これは、前2作物は全作物体を測定したので、地下部の呼吸が加わったことによるものであろう。高温域においては気温と葉温との差が大きいため、葉温-光合成関係を Fig. 3 にかかげた。

Fig. 3 では作物間の差は少なくなり、各作物ともほぼ類似した傾向を示すが、ヒマワリだけが40℃で他の2作

物よりも高い。これらの作物の温度-光合成関係は、通常30℃付近にピークを持つ単頂曲線で表示できると考えられるが、本実験の場合は30℃よりも25℃付近の値がかなり高く、高温による光合成の抑制が顕著である。これは、やはり根の吸水機能が衰え、高温域では葉内水分の不足がおきているものと考えられる。しかし、水分不足の程度に応じて、作物は気孔を閉ざし、葉内水分の保持をはかっているため、変温にともなう気孔開度の変化をしらべて、それより光合成と気孔開度との関係を検討することにした。

Fig. 4 はキュウリを用いて、ゆるやかに時間をかけて温度を変化させた場合の、光合成速度と水蒸気交換係数の変化の状態である。図のとおり高温によって両者ともに低下するが、温度を下げることににより、再び回復している。Fig. 5 はヒマワリを材料として、Fig. 4 と同様に温度変化にともなう光合成速度と水蒸気交換係数の変化の状態を示している。これらの二つの実験とも同様な結果であって、温度上昇によって両者は平行的に低下している。これらはいずれも光合成と水蒸気交換係数が平行的な行動をとるといえる結果である。

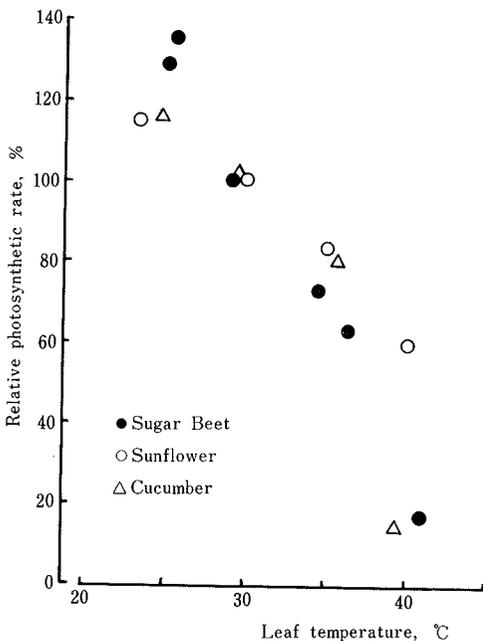


Fig. 3 The relationship between the leaf temperature and relative photosynthetic rate.

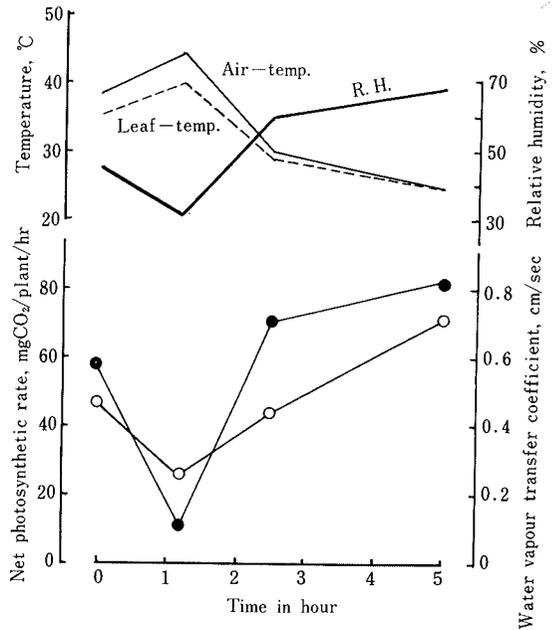


Fig. 4 Changes of net photosynthetic rate (closed circles) and water vapour transfer coefficient (open circles) accompanied with the changes of temperature and relative humidity in the air for cucumber plants.

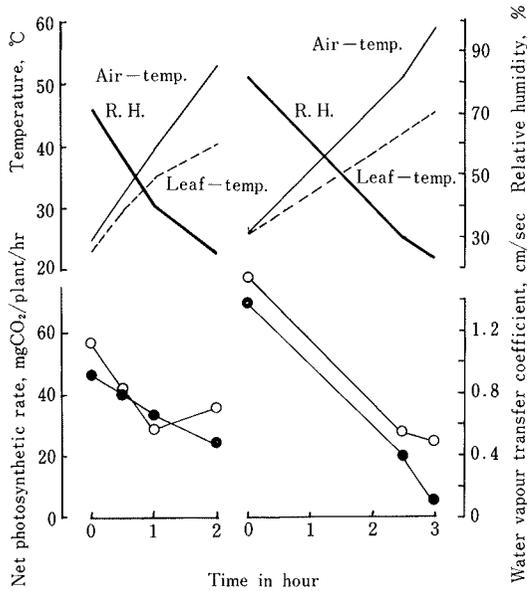


Fig. 5 Changes of net photosynthetic rate (closed circles) and water vapour transfer coefficient (open circles) accompanied with the changes of temperature and relative humidity in the air for sunflower plants.

すでに、津野⁹⁾は甘藷、水稻、落花生について、高温条件下(35°C)で光合成と水蒸気交換係数が高い正の相関を持ち、それが根の吸水能力によって支持されていることを示唆する結果を得ている。本実験では、根の吸水能力に関与する根部の糖濃度などは調査していない。しかし、高温から低温にいたる広い温度範囲において、蒸散能ならびに光合成速度は、水蒸気交換係数の変動からみて、気孔開度の影響を強くうけていると考えられるのである。

さて、ここで浸潤試葉の段階で示される気孔開度と光合成速度ならびに水蒸気交換係数の関係を検討しよう。播種後1ヶ月における各作物の個体光合成速度および水蒸気交換係数は、Fig. 5, 6, 7に示したとおり、いずれの作物においても気孔開度と高い正の相関を示した。気孔開度と光合成速度との回帰式および相関係数はTable 2にまとめてかけた。いずれも係数0.93以上の正の相関がある。また、水蒸気交換係数と光合成速度との間にもTable 2でみられるごとく、係数0.92以上の正の相関がある。さらに、作物ごとに気孔開度と光合成速度との関係を比較すると、キュウリとヒマワリは浸潤試葉 No. 2で示す気孔開度において、純光合成はほとんど零に近づ

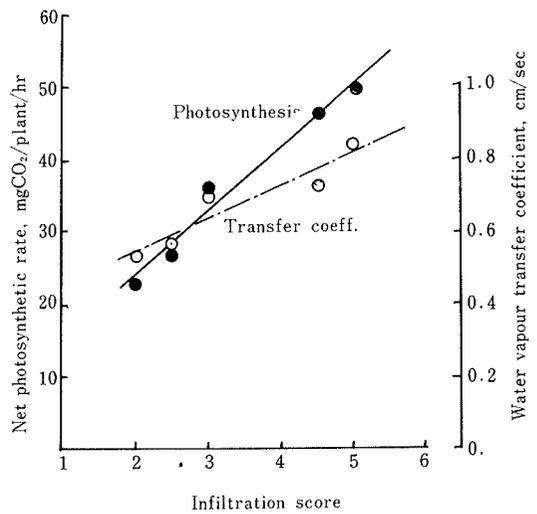


Fig. 6 The relationship between the infiltration score and net photosynthetic rate (closed circles), and water vapour transfer coefficient (open circles) in sugar beet plants.

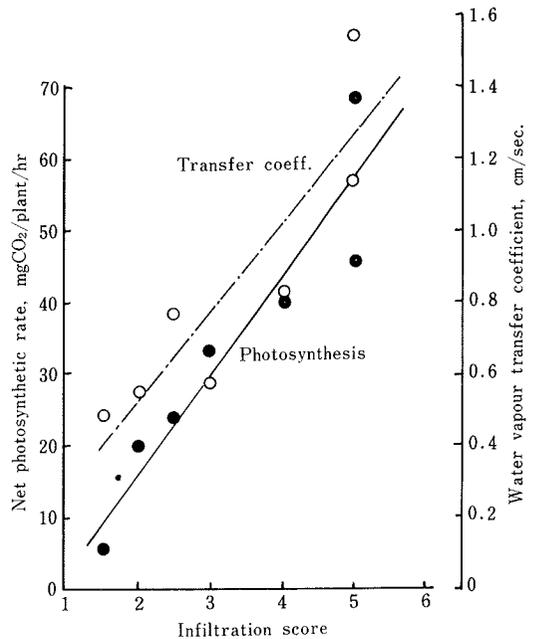


Fig. 7 The relationship between the infiltration score and net photosynthetic rate (closed circles), and water vapour transfer coefficient (open circles) in sunflower plants.

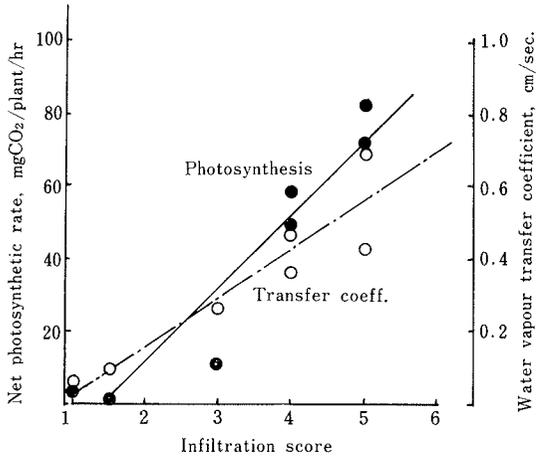


Fig. 8 The relationship between the infiltration score and net photosynthetic rate (closed circles), and the water vapour transfer coefficient (open circles) in cucumber plants.

くが、テンサイはその回帰式よりみて、他の2作物よりも No. 2 で高い光合成速度をもつようである。

次に気孔開度と水蒸気交換係数 (D) との関係をも3作物で比較するために Fig. 8 を作成した。Score No. 4~6 において、ヒマワリが最も高いD値を持ち、キュウリが最低である。Score No. 1 では、テンサイが最も高いD値であって、ついでヒマワリ、キュウリの順である。このように同じ Score No. であっても作物によってD値に差が認められる。これは作物間で蒸散能に差があることを物語っている。

最後に、Table 2 の Score No. と光合成速度との間

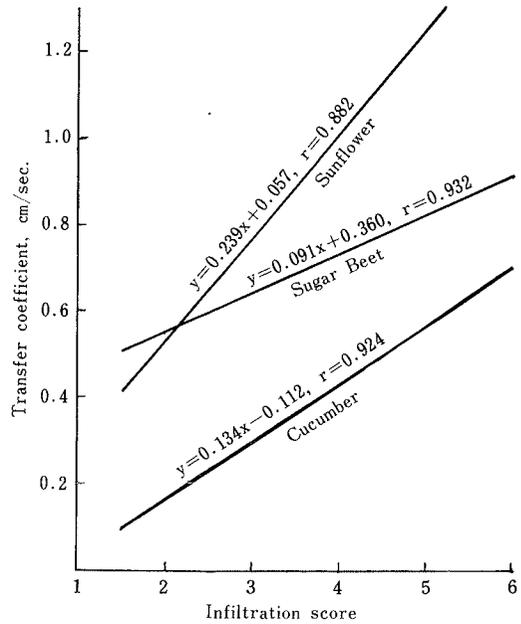


Fig. 9 Regression lines and correlation coefficients between the infiltration score and water vapour transfer coefficient in three crops.

の回帰式を用いて、試薬 No. 4 と No. 6 との光合成速度を計算し、結果を Table 3 に示した。No. 4 での光合成速度は No. 6 に比べてヒマワリとキュウリで約40%、テンサイでは30%低下している。津野⁹⁾が甘藷の塊根肥大後期に得た結果もほぼ同様の低下率であり、これらの作物は Age の老若を問わず、浸潤試薬 No. 4 は最高値からみて約30~40%、あるいは50%の光合成速度の低下があるとみて差支えなからう。

Table 2 Regression equation and correlation coefficient between infiltration score and photosynthesis, and between water vapour transfer coefficient and photosynthesis in three crops.

Crop's Name (No. of Samples)	Score No. (x) ~ Photosynthesis (y)	Transfer coeff. (x) ~ Photosynthesis (y)
Sunflower (n = 7)	r = 0.933 y = 4.72 x - 3.58	r = 0.919 y = 17.20 x - 2.54
Sugar Beet (n = 5)	r = 0.934 y = 2.26 x + 1.56	r = 0.955 y = 22.40 x - 5.64
Cucumber (n = 7)	r = 0.945 y = 3.08 x - 4.27	r = 0.937 y = 19.09 x - 1.04

Note : Photosynthesis ; Net photosynthetic rate, mgCO₂/dm²/h
Transfer coeff. ; Water vapour transfer coefficient, cm/sec.

Table 3 Comparison of net photosynthetic rate (mgCO₂/dm²/h) at infiltration score 4 and 6.

Crop	Score No.		Ratio (4/6), %
	4	6	
Sunflower	13.95	27.74	56.4
Sugar Beet	10.57	15.09	70.0
Cucumber	8.05	14.21	56.7

実際の圃場において、浸潤試薬でもって水分不足を判定する場合、土壤水分が不足すると、前日までNo.6を示していた作物が一日でNo.4以下に低下することが、イランでの調査で明らかにされている。実用面からいえばNo.4に気孔開度が低下したとき、水分不足と判定するのが、測定の精度からいっても最も確実であるので、このときかんがいをおこなうのが望ましい。また、気孔開度が午前よりも午後の値が小さい場合^{7,8)}があるので、土壤水分の不足を判定するには、午前の値を採用する、などの配慮が必要である。

摘 要

かんがい時期を決定する簡便な方法として浸潤試薬によって気孔開度を判定し、土壤水分の不足によってある程度気孔が閉ざされたときにかんがいをおこなう、という方法をイランにおいて検討した。その方法の裏付けを得るため、イランで栽培されていたキュウリ、トウモロコシ、テンサイ、ヒマワリの種子を日本に持ち帰り、砂丘利用研究施設内の降雨遮断ガラス室で育て、同化箱内で光合成速度と蒸散速度を同時に測定し、さらに気孔開度をも浸潤試薬でもって調査した。

その結果、光合成速度ならびに水蒸気交換係数は、ともに気孔開度と高い正の相関のあることを確認した。

イソ・ブタノールとエチレングリコールの混合液によるScore No.4の気孔開度では、No.6の場合に比べて光合成速度で30~40%低下していることがわかった。従って、圃場においては、上記浸潤試薬No.4以下の気孔開度になったならば、すみやかにかんがいをおこなうべきであるとの結論が得られた。

文 献

1. BIERHUIZEN, J. F. and R. O. SLATYER, : An apparatus for the continuous and simultaneous measurement of photosynthesis and transpiration under controlled environmental conditions. *CSIRO Aust. Div. Land Res. Reg. Surv. Tech. Paper*, No. 24 1~16. (1964)
2. DALE, J. E. : Investigations into the stomatal physiology of upland cotton. 2. Calibration of the infiltration method against leaf and stomatal resistance. *Ann. Bot. N. S.* 25 94~103. (1961)
3. DRAKE, B. G. and SALISBURY, F. B. : After effects of low and high temperature pretreatment on leaf resistance, transpiration, and leaf temperature in *Xanthium*. *Plant Physiol.*, 50 572~575. (1972)
4. 長谷場徹也：植物の蒸散に関する農業気象学的研究。愛媛大学農学部紀要。18 (1) 1~141. (1973)
5. HOLMGREN, P., P. G. JARVIS and M. S. JARVIS. : Resistance to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.*, 18 557~573. (1965)
6. 石原 邦・西原武彦・小倉忠治：水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係。第1報。気孔開度の測定法について。日作紀, 40 491~496. (1971)
7. 石原 邦・石田康幸・小倉忠治：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 (1971)
8. 石原 邦・石田康幸・小倉忠治：水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係。第3報。異なった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, 40 505~512 (1971)
9. 津野幸人：数種作物における光合成作用と蒸散作用の関連について。日作紀, 44 44~53 (1975)
10. RASCHKE, K. : Temperature dependence of CO₂ assimilation and stomatal aperture in leaf resistance of *Zea mays* L. *Planta* 91 336~363 (1970)
11. VAN BAVEL, C. H. M., F. S. NAKAYAMA and W. L. EHRLER : Measuring transpiration resistances of leaves. *Plant Physiol.* 40 535~540 (1965)

投 稿 規 定
(昭和54年11月19日改正)

1. 原稿は未発表のもので、和文又は欧文とし、本規定に定める執筆要領による。
2. 投稿者は鳥取大学農学部在籍の職員に限る。ただし、共同執筆の場合には、その他の者を含むことができる。
3. 原稿の採否は、刊行委員会が決定する。
4. 原稿は表題に掲げた研究に関して価値のある結論を含んでいなければならない。
5. 原稿の形式は、緒言・本文・考察・総括(又は結論)・謝辞・文献の順に記載する。ただし、これに従えないものはこの限りでない。
6. 原稿は、特殊な場合を除き、現代かなづかい、当用漢字を用いる。
7. 原稿は、できるだけ簡明とし、図・表なども少なくして、刷り上がり8ページ以内とする。ただし、長編の学位論文は別途に取扱う。
8. 本規定に添わない原稿については、刊行委員会が執筆者に対し原稿の訂正を求める。
9. 和文原稿は所定の用紙を用い、欧文原稿は、A4判のタイプ用紙にダブルスペースで打つ。
10. 表題(とくに副題)は研究内容をなるべく具体的に表わす。なお、表題には英文表題を併記し、著者名には、著者が慣用しているローマ字つづりを入れる。また、和文の場合の副題番号はローマ数字とし、次の英文例題に準じて記載する(〓は小型の大文字)。

例) Studies on the Forms of Humus Accumulated in Volcanic Ash Soils

III. Relation between Form of Humus and Soil Acidity

著者名 Takeo NAGAI
11. 著者の所属は脚注にし、次の表現を原則とする。

例) 鳥取大学農学部林学科林業工学研究室
Department of Forestry, Faculty of
Agriculture, Tottori University
12. 論文の初めには、必ずシノプシスを付ける。
 - (1) シノプシスは、それによってその論文の主要な成果が具体的にわかるように書かれたもので、本文と引き離して意味の通じるものでなければならない。
 - (2) シノプシスは、200語以内の英文とする。
13. イタリック体となる欧文文字の下には_____を付ける。
14. 句読点、括弧には一画を与え、ハイフンは区画内に明確に書く。
15. 図(写真を含む)表の表題、内容の説明は、本文を参照しなくとも実験条件がわかる程度に簡潔に記載する。図表の番号は第1図, Fig. 1, 第1表, Table 1のように書き、図の表題は図の下に、表の場合は表の上に示す。また、図は白紙又は淡青線方眼紙に墨書し、図中の文字は鉛筆書きとする。なお、図表のそう入箇所は本文の左余白部に赤字で示す。
16. 量記号、符号は国際的に慣用されているものを用い、単位は、原則として、C.G.S.単位系による。
17. 引用文献の書き方は、次の例に準じて記載する(〓はイタリック体、〰はゴシック体となる)。ただし、論文名は省略することができる。
 - (1) 雑誌の場合は、著者名、論文名、雑誌名、巻、ページ、年の順とする。

例1) 河野洋: 農業における有機質土の意義と役割. 農業土木学会誌; 46 863-868 (1978)

例2) Nishimura, S., Scheffer, R.P. and Nelson, R.R.: Victoxinine production by *Helminthosporium* species. *Phytopathology*, 56 53-57 (1966)
 - (2) 単行本の場合は、著者名、書名、版数、編者名、出版社、発行地、年、引用ページの順とする。

例1) 林真二: 梨. 朝倉書店, 東京(1960) pp.4-20

例2) Hillel, D.: Soil and Water. Academic Press, New York and London (1971) pp.225-239
 - (3) 翻訳書の場合は、原著者名、書名、翻訳者名、出版社、発行地、年、引用ページの順とする。

例1) ガルピッツ, K.・ゲーリッヒ, H.: 農業機械学演習. 石原昂訳, 明文書房, 東京(1968) pp.100-112
18. 本文中の引用文献番号は、片括弧を付けて肩に小さく書く。
 - 例1) 山本ら^{3,5)}は
 - 例2) ~はじめ多くの報告がある^{1~5,7,10~13)}。
19. 文献は著者名のアルファベット順に列記する。
20. 欄外見出しは、著者に一任する。ただし、刷り上がり1行以内とする。

付 記

1. 投稿に際しては、所定の和文・欧文誌原稿チェック表を参照すること。
2. 原稿(図表などを含む)は正副2部を提出し、投稿カードを1部添付する。
3. 校正は単に誤植を訂正するにとどめ、文章の訂正、内容の添削変更は認めない。
4. カラー写真を掲載する場合は、原則として著者負担とする。
5. 出版経費が予算を超過した場合は、その処理について刊行委員会が決定する。

