

携帯用光合成・蒸散測定装置によるオオムギとコムギの 個葉の環境反応の測定

米谷俊彦・柏木良明*

Measurements of Response of Barley and Wheat to Enviromental Factors with an Open System Porometer

Toshihiko MAITANI and Yoshiaki KASHIWAGI

The rates of photosynthesis and transpiration were measured in barley and wheat under various environmental conditions, with an open system porometer.

The rates of photosynthesis and transpiration in the horizontal leaf and vertical leaf had different diurnal variations. The rate of photosynthesis in the vertical leaf was highest in the morning and in the afternoon, while that in the horizontal leaf was highest before noon.

The rates of photosynthesis and transpiration and chlorophyll contents were measured for two species(c.v. SARI and Akanmugi) of barley grown in submerged soil conditions. At the end of April, chlorophyll contents had decreased and the maintenance respiration acquired in spite of continuous transpiration. The rapid change of photosynthetically active radiation did not affect the rates of photosynthesis or stomatal conductance of SARI grown in submerged soil.

The rates of photosynthesis and transpiration and chlorophyll contents were measured for two species(c.v. Hongmangmai and Haruhikari) of wheat grown under different soil water conditions. Chlorophyll content tended to increase in dry soil conditions. Hongmangmai had a higher chlorophyll content than Haruhikari, even at the beginning of May. Hongmangmai had large photosynthetic rate and small transpiration rates under dry soil conditions. These confirm that Hongmangmai has a prominent drought stress tolerance.

The open system porometer and the chlorophyll meter may be very

useful for comparing physiological characteristics of the plant's response to environmental factors and clarifying differences between plant species.

Key words : Barley, Hongmangmai, Photosynthesis rate, Chlorophyll content, Submerged soil, Dry soil

緒 言

植物の光合成や蒸散が種々の環境要因や生物の機能によって支配されていることは良く知られている。光合成、蒸散は植物が成長するために最も重要な生物の働きであるため、古くから数多くの研究が行われ、多数の研究成果が蓄積されている（たとえば、戸蒔 1971, 矢吹 1990）。しかし、光や気温その他の気象環境要因に対する植物の反応は必ずしも単純ではなく、定量化された解析がなお必要であるように思われる。

ここでは、今回使用した携帯用光合成・蒸散測定装置の概要と測定法について簡単に記述する。また、研究所の圃場や温室で栽培されている幾つかの作物について、この装置を用いて行った測定例について報告する。今回は、オオムギ葉の直立葉と水平葉の光合成、蒸散速度の日変化特性の相違、乾燥または過湿ストレス状態にあるオオムギやコムギの光合成、蒸散速度、クロロフィル含量などについての若干の測定例について報告する。

本研究に際し、有益なご助言を頂いた木村和義教授、実験材料を提供して戴いたり、圃場を使用することを快く許可下さった本研究所の武田和義教授、佐藤和広助教授、高見正夫氏に感謝致します。

装置の概要と測定方法

植物の葉の光合成や蒸散速度の測定に小糸工業株式会社製の携帯用光合成・蒸散測定装置（KIP-8510型）を用いた。この装置では野外の空気を直接吸い込み、チャンバーの出入り口の炭酸ガスや水蒸気の濃度差を測定する方式のために、自然状態に近い状態で光合成速度、蒸散速度を同時に測定できる。さらに、植物の葉の両面測定用のヘッド（5 cm²）には、光量子センサー、気温センサー、葉温センサーが付けられており、光合成有効放射量（P.A.R.）、チャンバー内気温、葉面温度を測定できる。これらの計測を基にして、光合成速度（P.r.）、蒸散速度（t.r.）、気孔拡散伝導度（s.c.）、細胞間隙炭酸ガス濃度（i.c.）を演算して、メモリーに記憶する。測定後、記憶されたデータをプリンターまたは、パーソナルコンピューターに転送して、解析に使用した。なお、この装置は本体や測定ヘッドが小型軽量化されているために、野外測定を容易に行うことが可能である。

測定に当たっては、個葉の傾きや向きを変えてチャンバーを設置して、オオムギやイネの環境反応の日変化の測定を試みた。また、過湿、乾燥などの土壤水分条件下にある数種の作物の光合成速度、蒸散速度の測定を行うと共に、植物葉のクロロフィル含量の測定も併せて行った。クロロフィル含量の測定には葉緑素計（ミノルタ SPAD-502型）を用いた。

測定結果と考察

(1) オオムギの水平葉と鉛直葉の光合成、蒸散速度の日変化

1990年5月9日から10日にかけて、オオムギ（キカイハダカ）の水平葉について測定された光合成有効放射量（P.A.R.）、光合成速度（P.r.）、蒸散速度（t.r.）の経時変化を Fig. 1に示す。植物葉は夜間に呼吸によって炭酸ガスを放出しており、葉上には結露が起こっていた

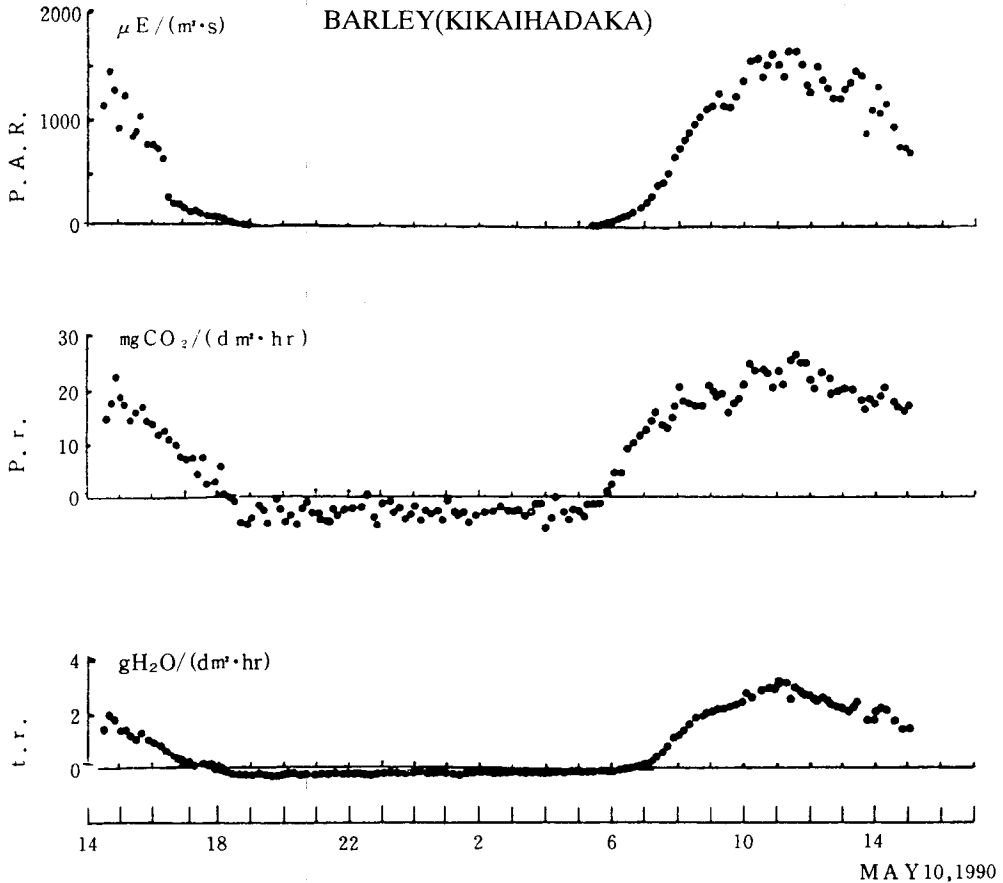


Fig. 1. Changes in the photosynthetically active radiation (P.A.R.), rate of photosynthesis(P.r.) and rate of transpiration(t.r.), stomatal conductivity(s.c.) in a horizontal leaf of barley(c.v.KIKAIHADAKA)

ことが分かる。日の出と共に、光合成有効放射量が増加し、それに伴って光合成速度、蒸散速度が増加し、正午前に光合成速度が最大になり、午後に減少していた。このような日変化のパターンは、植物群落上でしばしば観測されている、炭酸ガスや水蒸気の乱流輸送量の日変化の特性とも良く対応している（Maitani and Kashiwagi 1992）。

Fig. 2には、1990年4月30日の日中に、オオムギの直立葉（鉛直東向き葉）で測定された光合成有効放射量、光合成速度、蒸散速度、気孔拡散伝導度（s.c.）の日変化を示す。光合成有

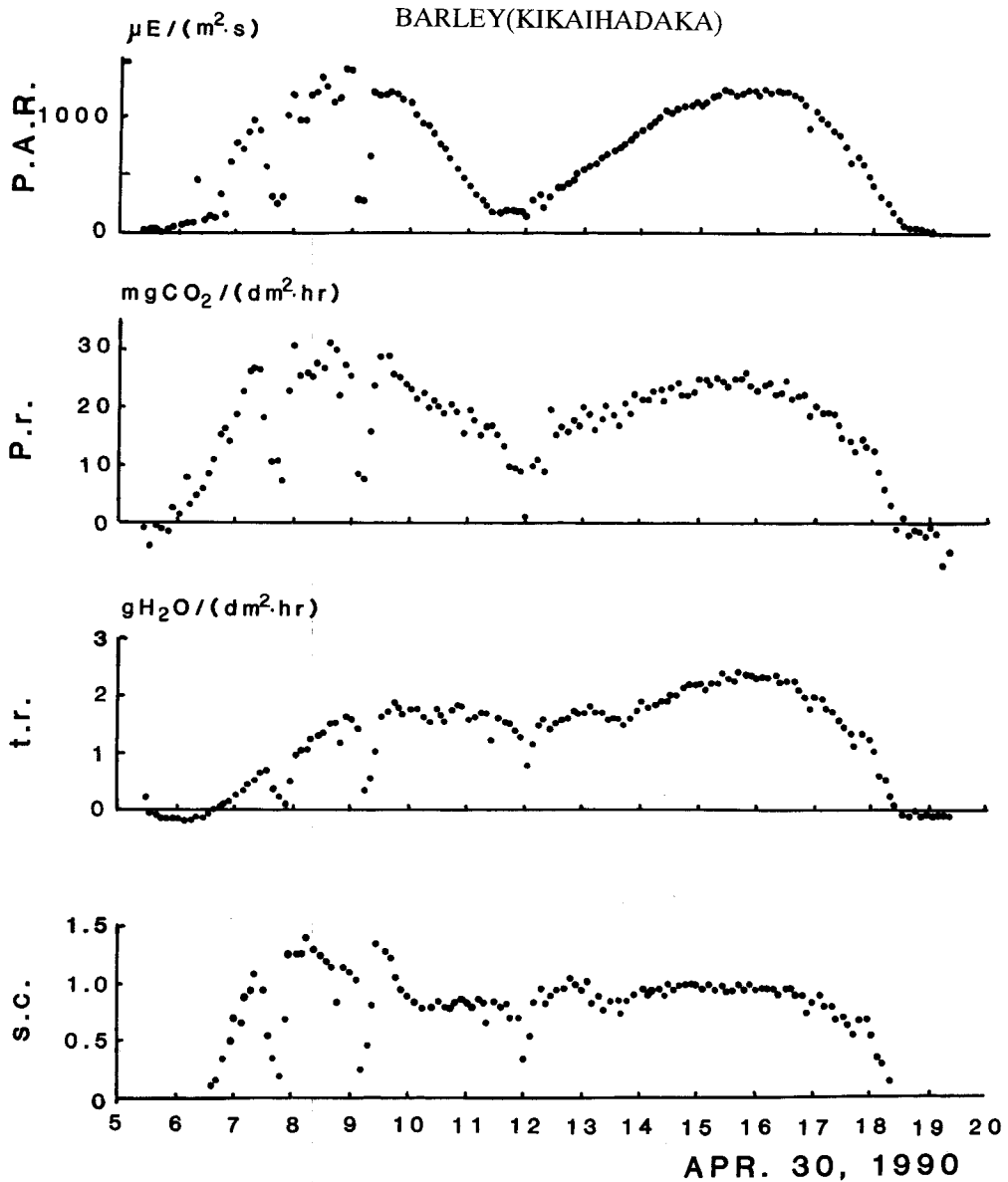


Fig. 2. Changes in the photosynthetically active radiation (P.A.R.), rate of photosynthesis(P.r.) and rate of transpiration(t.r.), stomatal conductivity(s.c.) in a vertical leaf of barley(c.v. KIKAIHADAKA)

効放射量は、午前中には雲の出現によってばらつきが見られるものの、午前と午後にそれぞれ一個ずつの極大値をもっている。光合成速度は、このような有効放射量の変化に対応して、午前と午後にそれぞれ極大値を持っている。Fig. 1の場合と同様に、午前の極大値が午後の極大値より若干大きい。一方、蒸散速度の経時変化には、午後に極大が見られるものの、午前

の極大、正午の極小値は顕著でなく、数時間に亘ってほぼ一定の値が継続していた。気孔拡散伝導度は、午前中早くに大きい値を持って、その後は一定値が長時間続き、夕方に急激に減少した。このような経時変化には、気象要素ばかりでなく、土壌水分量、植物の生理特性の変化が複雑に影響していると思われる。

1990年8月にイネの水平葉について行った測定例においても、オオムギの場合と同様に、日の出後、光合成速度、蒸散速度が共に急速に増加し、10時頃に最大に近づき、午後から夕方にかけて減少した。特に午後の減少がオオムギの場合に比較して顕著であり、その原因の一部は気孔拡散伝導度の減少が関係していたと思われる。また、イネの蒸散速度がオオムギの蒸散速度に比較して2-3倍大きいことは注目に値する。このことは、イネとオオムギの水分要求量の大きな相違を明瞭に示している。

(2) 浸水状態で栽培されているオオムギの光合成、蒸散速度

2. 1 クロロフィル含量、光合成、蒸散速度の比較

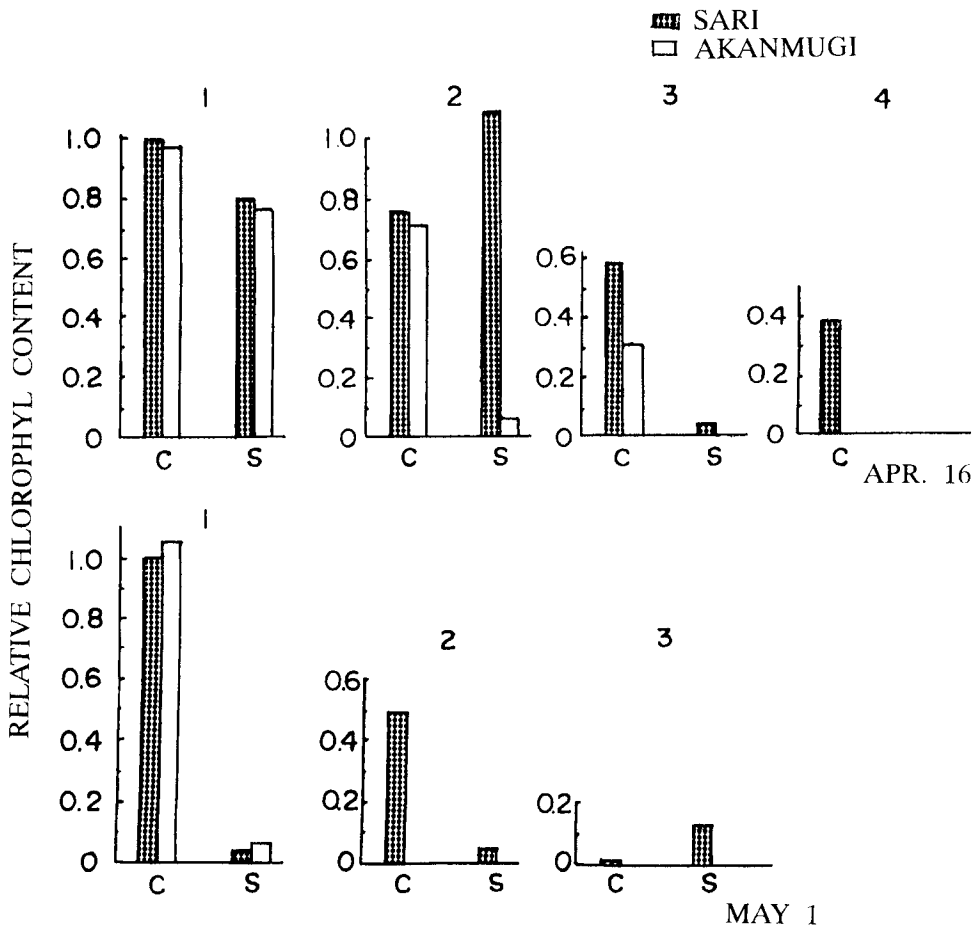


Fig. 3. Comparison of chlorophyll content of two species of barley (c.v. SARI and AKANMUGI) grown in normal soil and submerged soil. The measurement were made on Apr. 16 and May 1. The numerals 1, 2, 3, 4 represent leaf positions from the top.

資源生物科学研究所のオオムギ系統保存施設で、実験用に土壌を長時間浸水状態に保ちながら栽培されているオオムギ (s: submerged) と、正常な土壌水分環境下で栽培されているオオムギ (c: control) の個葉を対象に、それぞれの個葉のクロロフィル含量、光合成速度、蒸散速度、気孔拡散伝導度測定を行った。測定対象としたオオムギの品種は、インド原産の SARI と北海道産のアカムギであり、これらの品種は共に耐浸水性に勝れており、浸水条件下でも長時間の栽培が可能な品種である。測定を実施した1990年4月中旬には、いずれの条件のオオムギの葉も緑色を保っていたが、4月下旬には、浸水栽培されているオオムギのクロロフィル含量は著しく減少していた。4月16日と5月1日に上位3ないし4葉を対象に行った、クロロフィル含量の測定結果を Fig. 3に示す。2日に1回の間隔で灌水が行われていた SARI の第1葉のクロロフィル含量の測定値を基準にして測定結果が示されている。4月16日には、浸水条件で栽培されていた SARI の第1葉、第2葉のクロロフィル含量は正常な土壌で栽培されていたものと同程度であった。しかし、第3葉では殆ど0に近かった。また、アカムギの第2葉のクロロフィル含量は極めて小さかった。また、5月1日には浸水状態で栽培されている両品種のクロロフィル含量は全て小さくなっていた。

SARI とアカムギの第1葉を対象に、4月27日に測定されたクロロフィル含量、光合成速度 (P.r.)、蒸散速度 (t.r.)、気孔拡散伝導度 (s.c.) の比較結果を Fig. 4に示す。浸水栽培されていたアカムギの第1葉のクロロフィル含量は、この日には既に極めて小さくなっていた。正常な水分環境で栽培されていた両品種の光合成速度は大差ないが、浸水栽培されていた葉の光合成速度は共に負になっており、維持呼吸になっていたことが分かる。蒸散速度は

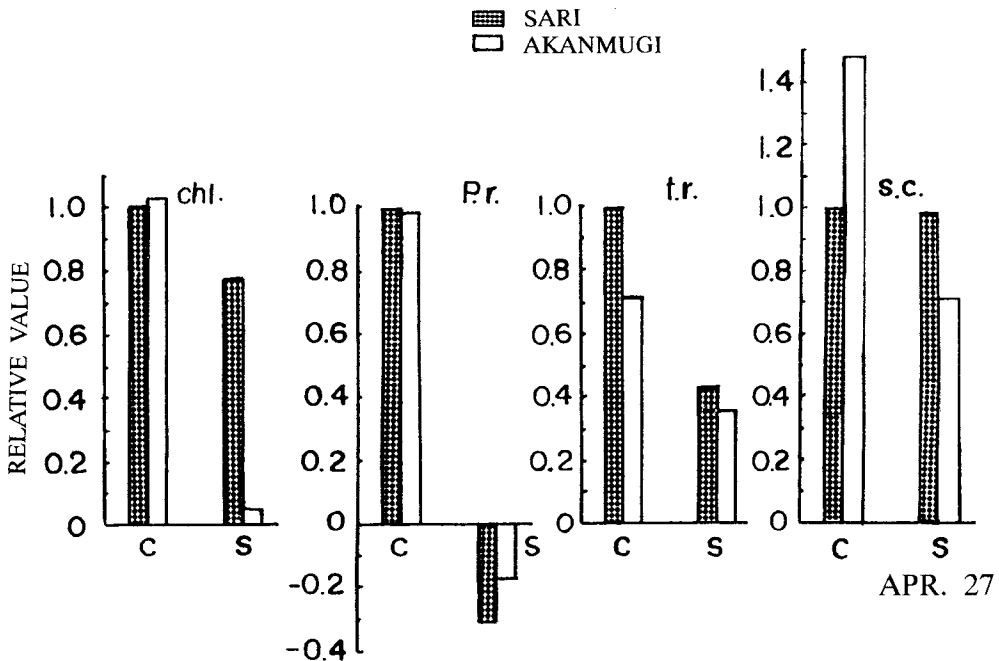


Fig. 4. Comparison of chlorophyll contents, rate of photosynthesis (P.r.), rate of transpiration (t.r.) and stomatal conductivity (s.c.) in two species of barley (c.v. SARI and AKANMUGI) grown in a normal soil and a submerged soil.

浸水栽培されている両品種とも正の有意な値になっていた。また、気孔拡散伝導度は、正常な水分環境で栽培されている場合と、浸水状態で栽培されている場合で大きな差異は見られなかった。

2.2 光合成有効放射量の短時間の変化に対する応答反応の比較

オオムギ系統保存施設で実験用に長時間浸水条件下で栽培されていたオオムギ (submerg.) と、正常な土壌水分環境下で栽培されていたオオムギ (cont.) の個葉を対象に、放射量を短時間変化させて、それぞれの個葉の光合成速度、蒸散速度、気孔拡散伝導度の時間変化を測定し、比較を行った。オオムギの品種は SARI であり、この品種は耐浸水性に勝れており、浸水状態でも長時間の栽培が可能な品種である。測定を実施した 4 月下旬には既にいずれの条件のオオムギも出穂を終えていたが、葉は緑色を保っていた。測定結果の一例を Fig. 5 に示す。図の左側に正常土壌水分環境下で栽培されていたオオムギの測定結果、右側に長時間浸水条件下で栽培されていたオオムギの測定結果が示されている。正常土壌水分環境下では突然個葉が 10 分間暗黒条件に置かれると、光合成速度が急激に低下し、負の値を示すようになった。その後、再び放射量が増加すると、光合成速度も徐々に増加し、10 分後には初期の値に近づいてきた。一方、蒸散速度は暗黒条件下で少し減少するものの、光合成速度のような急激な変化を示さない。今回の実験では、放射量が再び大きくなると、蒸散速度も増加し始め、最初の蒸散速度よりも大きい値を示した。気孔拡散伝導度は暗黒条件下でかなり急激

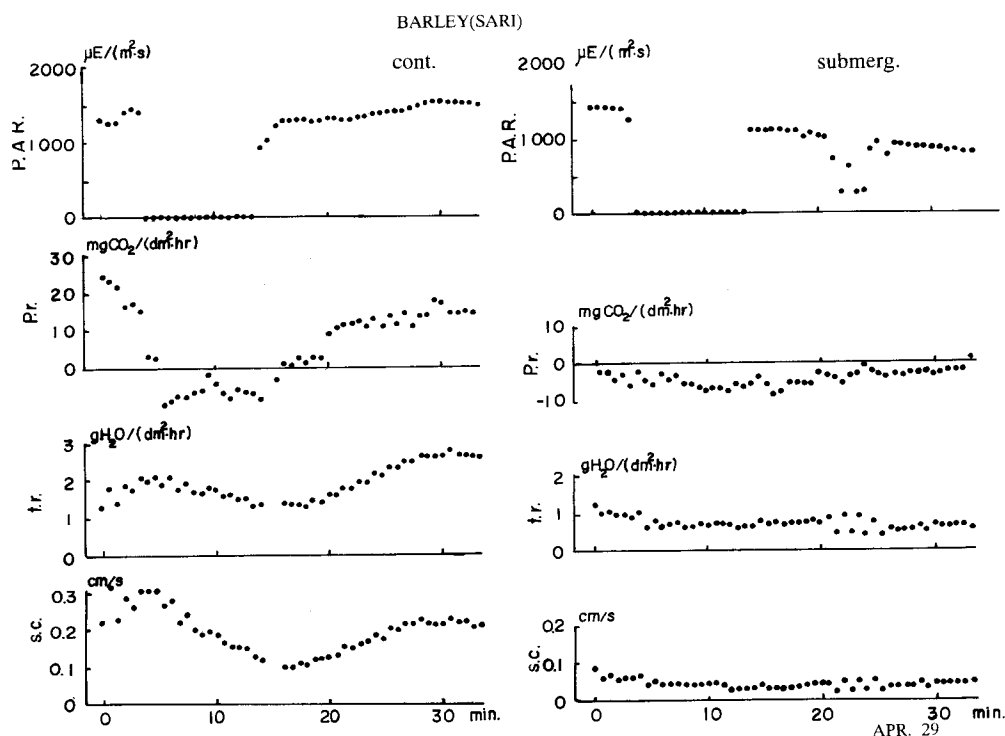


Fig. 5. Comparison of time variations in the rate of photosynthesis (P.r.), rate of transpiration (t.r.) and stomatal conductivity in barley (c.v. SARI) grown in normal soil and submerged soil under rapid change of radiation.

に低下し、10分間に初期の値の3分の1程度になった。しかし、再び放射量が増加すると、気孔拡散伝導度も徐々に増加した。これらの結果は、この個葉では気孔の開閉機能や光合成の機能が正常に働いて、放射の変化に応答していることを示している。

長時間浸水状態にあった個体の個葉の測定結果が図の右側に示されている。光合成速度は測定開始時に既に負になっており、10分間暗黒条件に置かれた場合に、僅かに減少傾向が見られるものの、殆ど変化せず、放射量が大きくなっても負の値を保ったままであった。また、蒸散速度も正常な土壤水分状態で生育しているものと比較して、半分以下であり、放射量の急変とは殆ど無関係に、ほぼ一定の値を継続した。気孔拡散伝導度も、蒸散速度の経時変化とほぼ同様の経過を示し、正常な土壤水分で栽培された個体の個葉に比して、5分の1程度の小さい正值であった。このように、浸水状態で栽培された個体では、葉が緑色を保っている4月下旬にも、かなり老化が進行しているためか、放射量の急変に対して、光合成反応、蒸散作用共に、明確な応答反応が見られなかった。以上に示したように、このような実験を行うことにより、個葉の機能の活性度を比較的短時間の内に評価できると考えられる。しかし、このような差異が生育段階のどの時点から生じたのかは、今回の測定結果では明らかに出来なかった。将来は生育ステージ毎にこのような測定を繰り返して更に検討することが必要である。

(3) 土壤乾燥ストレス下で栽培されている二種のコムギ（紅芒麦とハルヒカリ）の環境反応の比較

オオムギ系統保存施設で4種の異なる土壤水分環境下で栽培されていた二種のコムギについて、光合成速度、蒸散速度、クロロフィル含量などの測定を行い、比較を行った。

測定対象としたのは紅芒麦（HONGMANGMAI）とハルヒカリ（HARUHIKARI）である。紅芒麦は「黄土高原の緑化に関する基礎研究」において得られた成果の中で、作物育種分野での最大の収穫とされる耐乾燥性抜群の在来品種である（武田 1992）。乾燥した土壤からなる黄土高原で栽培されているコムギの半分以上がこの紅芒麦と言われている。ハルヒカリは我が国の東北地方で栽培されている代表的なコムギである。これらの2種のコムギは、研究所のガラス温室内で、ポット植えされており、4種の異なる時間間隔で灌水することによって、異なる土壤水分環境下で栽培されていた。灌水時には2日、3日、4日、5日に1回、ほぼ等量の水が与えられていた。以下では、これらの灌水間隔を1/2、1/3、1/4、1/5で示す。測定は1990年4月中旬から5月上旬にかけて行われた。また、今回は各測定日に得られた、1/2の灌水間隔で栽培されていた紅芒麦の測定値を基準にして、その値との相対値として図示されている。

Fig. 6には、4種の灌水間隔で栽培されていた紅芒麦とハルヒカリのクロロフィル含量の比較を示す。図中には4月16日、5月1日の観測値が示されている。4月16日と5月1日の両日とも、上位4葉（上から数えて1、2、3、4葉を1、2、3、4で示している）について測定を行った。各々の葉の葉身に沿って10点以上の位置でクロロフィル含量の測定を行い、その平均値を用いた。4月16日には、紅芒麦とハルヒカリのクロロフィル含量は上位2葉についてはそれ程顕著な違いが見られなかった。第3葉では1/2の灌水間隔で、両種のクロロフィル含量が共に小さく、特に紅芒麦で減少が著しい。また、1/4の灌水間隔では、ハルヒカリのクロロフィル含量が減少している。第4葉については、紅芒麦のクロロフィル含量が、

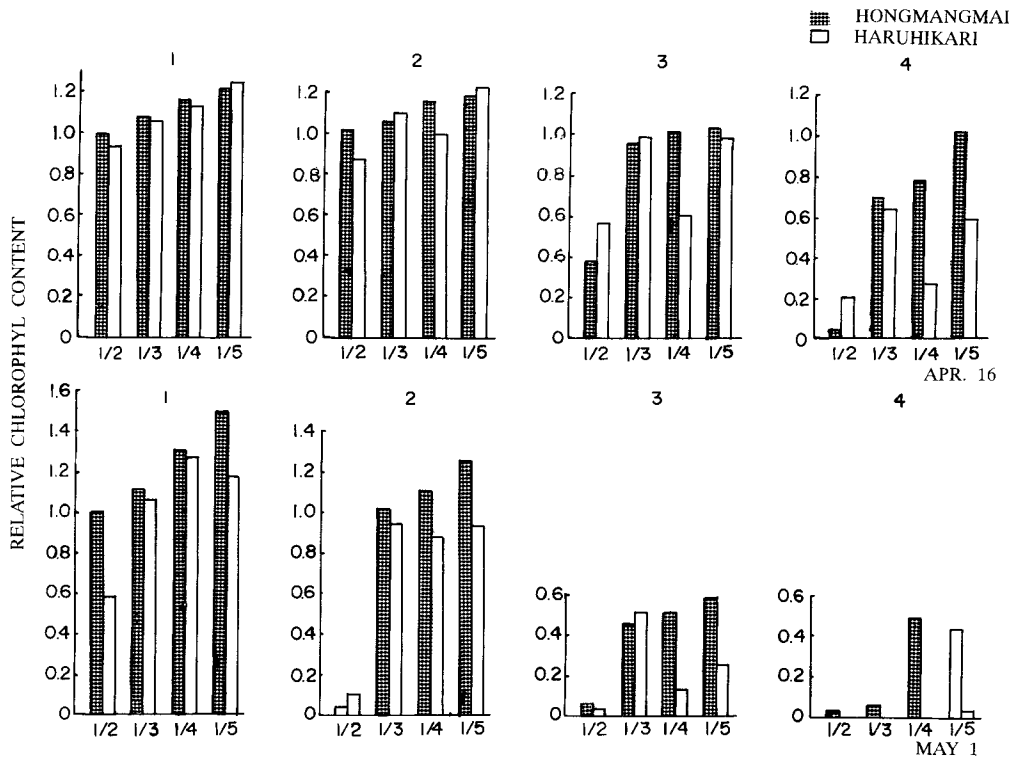


Fig. 6. Comparison of chlorophyll content of two species of wheat(c.v. HONGMANGMAI and HARUHIKARI) grown in different soil moisture conditions. The measurement were made on Apr. 16 and May 1. The figures 1/2, 1/3, 1/4, 1/5 represent one water supply every 2, 3, 4 and 5 days, respectively. The numerals 1, 2, 3, 4 represent leaf positions from the top.

土壤水分の最も低い1/5で最大になり、最も土壤水分の多い1/2では0に近い値であった。ハルヒカリのクロロフィル含量は1/4, 1/5の灌水間隔の場合にかなり小さくなっている。

5月1日には、1, 2の例外を除いて、第4葉までの紅芒麦のクロロフィル含量がハルヒカリよりも大きくなっていた。特に、第3葉, 4葉において紅芒麦のクロロフィル含量が多くなっている点が大きな相違点である。紅芒麦が土壤の乾燥にも関わらず、多量のクロロフィルを保持していることは注目される。また、いずれの葉位においても、土壤乾燥ストレスが大きくなるにつれて、クロロフィル含量が大きくなる傾向が見られた。作物の成熟後期には、第4葉の方が第1葉よりも多量のクロロフィルを含んでいることから、クロロフィル含量は葉齢と密接に関係していると考えられる。つまり、植物の耐乾性の特性と共に土壤が乾燥した状態では、葉齢の進行が遅れているために、クロロフィル含量がなお多量に蓄積されていると思われる。この関係は浸水土壤で老化が進行するという先に述べた結果とも矛盾していない。

4月27日に携帯用光合成・蒸散測定装置を用いて、紅芒麦とハルヒカリの第1葉の光合成速度 (P.r.), 蒸散速度 (t.r.), 気孔拡散伝導度 (s.c.) が測定された。同時にクロロフィル含量の測定もなされた。これらの結果を Fig. 7に示す。先にも記したように、個々の値は、1/2の灌水間隔の土壤で栽培されている紅芒麦の値を基準に表示されている。前図と同様に両品

種のクロロフィル含量は乾燥した土壌ほど大きくなっており、紅芒麦のクロロフィル含量がハルヒカリよりも若干大きい。紅芒麦の光合成速度は土壌水分量が多いほど大きく、1/4で0.2, 1/5では0に近い正の値であった。一方、ハルヒカリの光合成速度は1/2, 1/3の灌水間隔ではそれぞれ0.7, 0.5の正の値であるが、1/4, 1/5の灌水間隔の土壌では、負の値になり、維持呼吸の方が大きくなっていった。

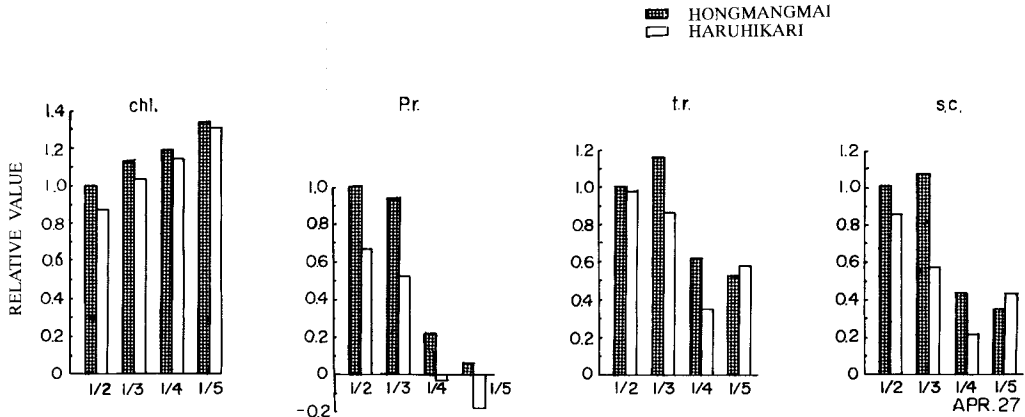


Fig. 7. Comparison of chlorophyll content, rate of photosynthesis(P.r.), rate of transpiration(t.r.) and stomatal conductivity in two species of wheat(c.v. HONGMANGMAI and HARUHIKARI) grown in different soil moisture conditions.

紅芒麦の蒸散速度は1/3で1以上であり、1/4, 1/5でも0.5程度の値であった。1/5を除いて、ハルヒカリの蒸散速度は紅芒麦よりも幾分小さくなっていったが、光合成速度の相対比の差よりもその差が小さい。このことは、紅芒麦の方がハルヒカリに比べて同じ光合成速度を維持した場合に、水損失がずっと少ないことを示している。また、1/4, 1/5の灌水間隔のような土壌が乾燥している場合に、ハルヒカリの光合成は負であるにも関わらず、かなりの蒸散が生じている。気孔拡散伝導度の諸特性は、蒸散速度と極めて類似の傾向を示している。これらの結果はいずれも、紅芒麦が抜群の乾燥耐性を持つことを示すものである。

摘 要

携帯用光合成・蒸散測定装置を用いて、幾つかの環境条件にあるオオムギとコムギの個葉の光合成速度、蒸散速度の測定を行った。結果は以下のように要約される。

オオムギの水平葉と直立葉の光合成、蒸散速度は放射環境の相違によって、異なる日変化特性を示した。東西向きの直立葉の光合成速度は午前と午後に極大値を持ち、水平葉は正午前に最大値を持っていた。

浸水条件で栽培されている耐浸水性のある2種のオオムギ(SARIとアカムギ)の光合成速度、蒸散速度やクロロフィル含量を測定した。4月下旬には、老化が進んだためかクロロフィル含量が減少し、日中には蒸散は継続しているものの、維持呼吸を行っていた。SARIの葉の放射量が短時間変化させても、光合成速度も、気孔拡散伝導度も殆ど変化しなかった。

乾燥条件の異なる土壌中で栽培されていたコムギ(黄土高原で栽培されている紅芒麦と北

海道で栽培されているハルヒカリ)の光合成速度、蒸散速度、クロロフィル含量などを測定した。

乾燥土壤中で栽培されているコムギのクロロフィル含量が多くなる傾向がみられた。また、紅芒麦のクロロフィル含量はハルヒカリよりも多く、5月初めにもかなりの量の蓄積が見られた。乾燥土壤状態でも蒸散が少なく光合成速度が大きいなど、紅芒麦が抜群の乾燥耐性を持つことを示す結果が得られた。

限られた測定結果ではあるが、オオムギとコムギの幾つかの特性を明かにすることが出来た。このことは、携帯用光合成・蒸散測定装置やクロロフィルの測定が、環境の変化に対する植物の応答反応を調べるために極めて有効であることを示している。今後は、さらに生育段階に応じて種々の環境下で測定を行い、解析する事が必要であると思われる。

キーワード：オオムギ、紅芒麦、光合成速度、クロロフィル含量、浸水土壤、乾燥土壤

引用文献

- Maitani, T. and Kashiwagi, Y. 1992. Turbulent transports and turbulence characteristics of sensible heat, water vapor and carbon dioxide above and within rice plant canopies. J. Meteor. Soc. Japan 70 : 749-756.
- 武田和義. 1993. 中国黄土高原におけるムギ類のストレス耐性と育種. 育種学雑誌 43 (別2) : 368-371.
- 戸莉義次監修. 1971. 作物の光合成と物質生産 養賢堂, 420頁.
- 矢吹萬壽. 1990. 風と光合成-葉面境界層と植物の環境反応. 農文協, 211頁.