

琉球大学学術リポジトリ

葉面飽差の違いがサトウキビの光合成特性に及ぼす影響

メタデータ	<p>言語:</p> <p>出版者: 琉球大学農学部</p> <p>公開日: 2008-02-14</p> <p>キーワード (Ja): 気孔伝導度, 光合成速度, サトウキビ, 水ポテンシャル, 部分的気孔閉鎖, 葉面飽差</p> <p>キーワード (En): CO₂ assimilation rate, Patchy, Stomatal conductance, Sugarcane, Vapor pressure difference, Water potential</p> <p>作成者: 比屋根, 真一, 川満, 芳信, 村山, 盛一, Hiyane, Shinichi, Kawamitsu, Yoshinobu, Murayama, Seiichi</p> <p>メールアドレス:</p> <p>所属:</p>
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3678

葉面飽差の違いがサトウキビの光合成特性に及ぼす影響

比屋根真一*・川満芳信*・村山盛一*

Shin-ichi HIYANE, Yoshinobu KAWAMITSU and Seiichi MURAYAMA:
CO₂ Assimilation Rate at Different Vapor Pressure Difference in Sugarcane

キーワード：気孔伝導度，光合成速度，サトウキビ，水ポテンシャル，部分的気孔閉鎖，
葉面飽差

Key word : CO₂ assimilation rate, Patchy, Stomatal conductance, Sugarcane,
Vapor pressure difference, Water potential

Summary

This paper described that the effects of leaf-to-air vapor pressure difference (VPD) on photosynthesis, transpiration, leaf conductance and leaf water potential in *Saccharum* species (*S. spp.* cv. NiF8 and *S. officinarum* cv. Badila), C₄ plants have been well-known a having strong resistance to VPD as compared with C₃ plants. In addition, we determined the carboxylation efficiency, obtained from the initial slope of the A/Ci curve, and apparent quantum yield, acquired from the initial slope of photosynthetic light response curve at different VPD conditions.

The results indicated that there were no changes in photosynthesis and leaf water potential in sugarcane used with increasing VPDs. Transpiration rate was increased linearly with increasing VPD. Leaf conductance and internal CO₂ concentration were decreased with increasing VPD. The carboxylation efficiency and apparent quantum yield were decreased at high VPD, suggesting that photosynthetic activities were damaged at the high evaporation demands. However, there was no statistic significance between VPD treatments. Leaf water potential, osmotic potential and pressure potential were not altered at different VPD. It was suggested that the decreases in leaf conductance at high VPD were attributed to the direct responses of stomata to VPD.

緒言

亜熱帯気候に属する沖縄の夏場は，強光，高温とともに大気飽差の上昇がみられる．このような条件

* 琉球大学農学部生物生産学科

琉球大学農学部学術報告 45 : 1 ~ 7 (1998)

の中で、 C_4 光合成を行うサトウキビ葉身の光合成速度が、葉面飽差の上昇に対しどの様に対処しているのか、明らかにする必要がある。

C_3 植物における葉面飽差の違いが光合成に及ぼす影響についてはこれまでに多くの報告例がある。それらを整理すると、葉面飽差の上昇に伴い光合成速度および気孔伝導度は低下するとの報告^{9, 10, 13)}が多い。石原・黒田⁷⁾は、水稻を用いて葉面飽差が上昇すると光合成速度は低下するが、これは気孔伝導度の低下による葉内への CO_2 の供給量の低下が主要な要因の一つであると述べている。

C_4 植物における葉面飽差の違いが光合成速度および気孔伝導度に及ぼす影響は、光合成が低下する場合と変化しない場合⁹⁾が報告され、種や栽培条件の違いなどが変動の原因と考えられる。サトウキビ葉身に対する葉面飽差の影響についても報告³⁾はあるが、著者ら¹¹⁾は種レベルで葉面飽差の上昇に対し光合成速度が低下するものと、変化しないものを明らかにした。

本報では、環境制御を厳密に行い、葉面飽差の違いが光合成速度及び気孔伝導度に与える影響を再検討した。更に、高葉面飽差下で光合成速度が低下する原因を、炭素固定効率、光利用効率および葉の水ポテンシャルの点から検討した。なお、測定は1994年、1995年の両年に行い、ほぼ同様な結果が得られたので1995年の結果について述べる。

実験材料及び方法

供試材料は *Saccharum officinarum* の Badila と栽培品種の *S. spp.* cv. NiF8 である。測定には、定植後2ヶ月間育成した植物体の最上位展開葉の中央部分を用いた。栽培条件、栽培方法及び測定装置の詳細は前報^{6, 11)}の通りである。

“VPD-光合成反応”は、光強度 $2000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、葉温 $30 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 、 CO_2 濃度 350 ± 10 ppmの条件下において、同化箱内に導入する空気の露点温度を 3°C から 5°C ずつ徐々に上昇させることで葉面飽差を変化させガス交換を測定した。新しく露点を変化させ安定するまでに約20~30分を要し、全測定が終了するまでに約2.5~3時間経過した。

葉面飽差の違いが“ CO_2 -光合成曲線”に与える影響を調べるため、葉面飽差を $15 \pm 1\text{mb}$ (低VPD)及び $25 \pm 1\text{mb}$ (高VPD)の2段階設定し、光強度 $2000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、葉温 $30 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 下で、導入する空気の CO_2 濃度を CO_2 -free(0ppm)から徐々に上昇させガス交換を測定した。 CO_2 濃度を変化させガス交換速度が安定するまでに約20分要し、全測定には約2.5~3時間要した。

葉面飽差が炭素固定効率に与える影響については、様々なVPD条件下で、前述と同様の方法で“ CO_2 -光合成曲線”を測定し算出した。なお、ここで炭素固定効率とは、“ C_i -光合成曲線”の直線で推移する初期勾配の傾を指す。葉面飽差が光利用効率に及ぼす影響については、“光-光合成曲線”を測定し、光強度によって直線で推移する初期勾配の傾から求めた。測定は、葉温 $30 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 、葉面飽差 18mb に固定し、炭素固定効率の場合は光強度 $2000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、光利用効率の場合は CO_2 濃度 350 ± 10 ppmに制御して行った。

葉面飽差の違いが葉の水ポテンシャル及び浸透ポテンシャルに与える影響を調べるため、“VPD-光合成反応”の測定終了後、被測定部分からディスクを打ち抜き、水ポテンシャル及び浸透ポテンシャルをアイソピエスチックサイクロメーター法¹⁾を用いて測定した。浸透ポテンシャルは、被測定部分のディスクを1mlの注射筒内に挿入後、素早く液体窒素中に投げ込んだ。その後、 -40°C に冷凍保存しておき、後日、その注射筒から搾り出てくる液体をサイクロメーターのセンサー部分に約 $10 \mu\text{l}$ 垂らし、浸透ポテンシャルを葉の水ポテンシャルと同様に測定した。

結 果

葉面飽差の違いがサトウキビの葉のガス交換特性に及ぼす影響をFig. 1に示した。種間で絶対値を比較すると、光合成速度、蒸散速度、気孔伝導度ともNiF8が高く、ガス交換特性的には優れた品種と言える。葉面飽差が上昇すると両種の光合成速度は変化せず、蒸散速度については両種共に直線的に上昇した。気孔伝導度においては、葉面飽差が上昇するとNiF8では直線的に、Badilaでは25mb付近までは直線的に低下し、その後、安定した。葉内CO₂濃度については、葉面飽差の上昇にともない直線的に低下し、両種の間に差は認められなかった。以上の結果、葉面飽差の上昇に対しガス交換特性の内、気孔伝導度において僅かに反応が異なった。

次に、葉面飽差が葉の内部要因に与える影響を検討するため、2段階の葉面飽差条件下において“Ci-光合成曲線”及び炭素固定効率 (Fig. 2) と、さらに、“光-光合成曲線”の初期勾配から光利用効率を求めた (Fig. 3)。これら測定した全形質とも高葉面飽差条件下において低下が認められ、それらが関連する酵素の活性が低下したことが窺える。しかし、これら形質において葉面飽差間に統計的な有意差はなかった。葉面飽差が上昇すると葉の周りの蒸散要求量が増大し、蒸散速度は直線的に増加する (Fig. 1)。この、蒸散速度の増大が葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャルおよび圧ポテンシャルに与える影響を検討した (Table 1)。なお、両種共にガス交換特性は葉面飽差に対し同じ反応を示したことから、葉内水分特性に大差ないものと判断し、水ポテンシャルの測定にはBadilaを用いた。そ

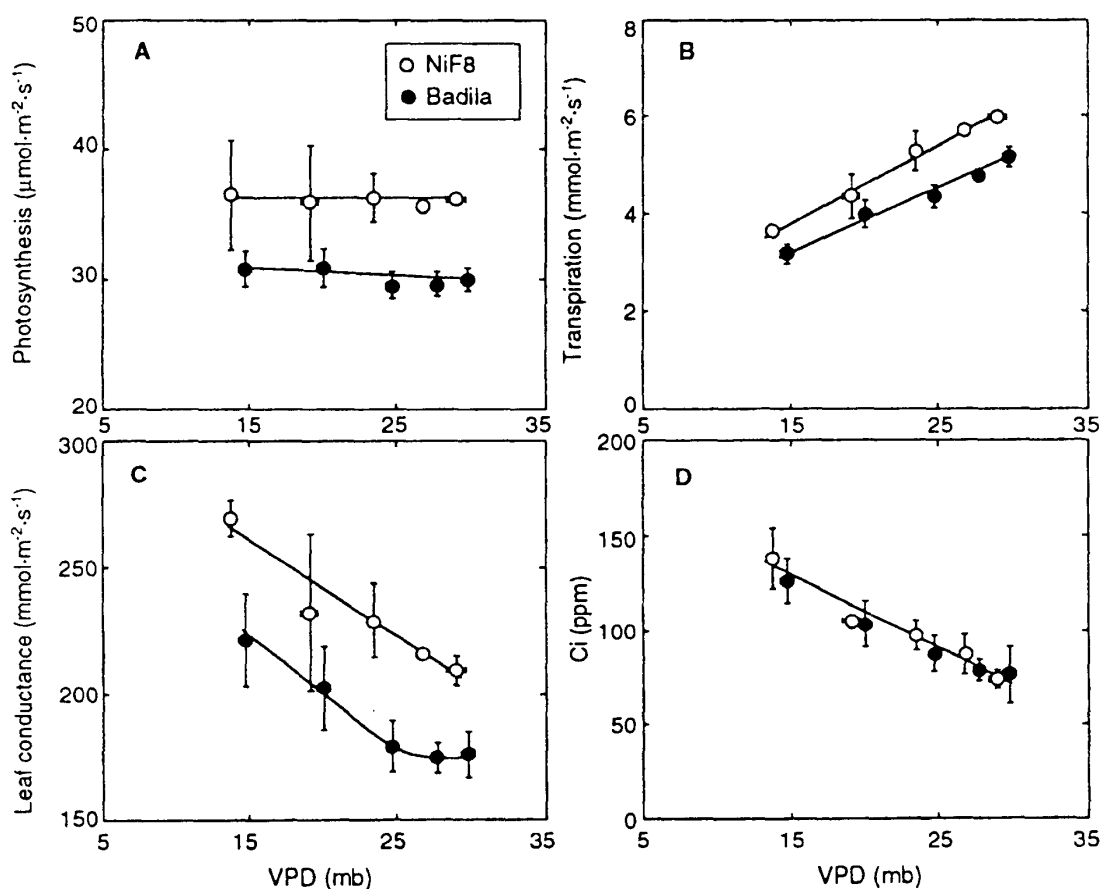


Fig. 1. Effects of vapor pressure difference (VPD) on photosynthesis (A), transpiration (B), leaf conductance (C) and internal CO₂ partial pressure (Ci, D) in Sugarcane leaves.

Measurements were made at $2000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ of photon flux density, 30°C of leaf temperature and 350ppm of ambient CO₂ concentration, respectively. VPDs were altered stepwise from high to low.

の結果、葉面飽差が14.8~29.8mbの間で変化しても、葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル及び圧ポテンシャルは安定していた。なお、水ポテンシャル、浸透ポテンシャル及び圧ポテンシャルの値は約-0.25, -0.9, 0.65 MPaを各々示した。

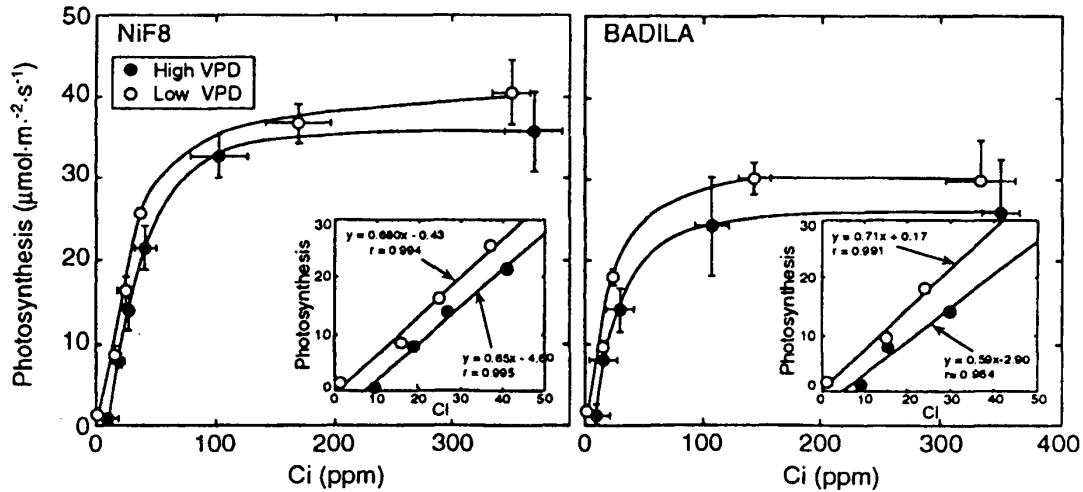


Fig. 2. Effects of high and low vapor pressure difference (VPD) on photosynthetic rate as a function of internal CO_2 concentration (Ci) in *Saccharum* species. The inset indicates the initial slope of A/Ci curve.

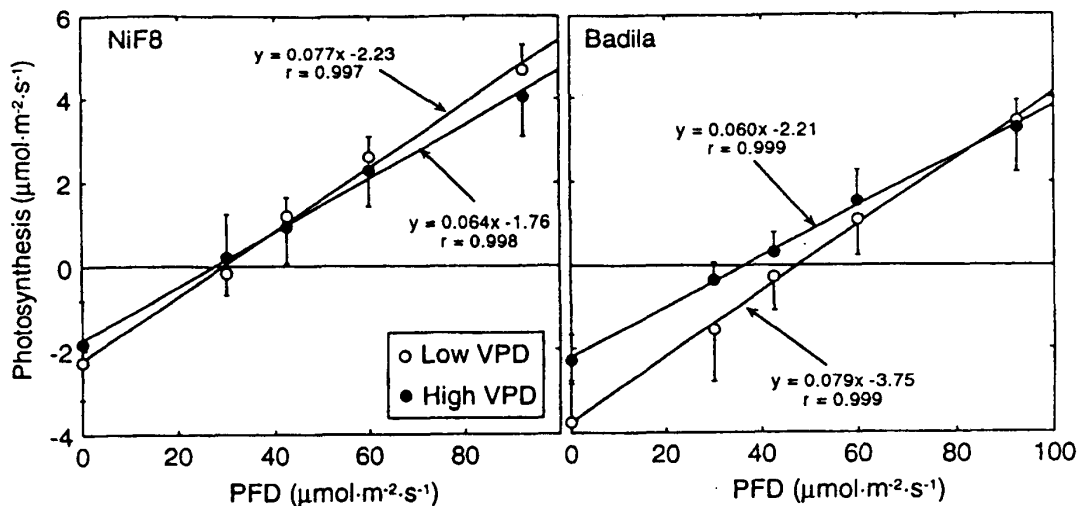


Fig. 3. Effects of high and low vapor pressure difference (VPD) on initial slope of light response curve (apparent quantum yield) in *Saccharum* species.

Table 1. Effects of vapor pressure difference (VPD) on water potential, osmotic potential and pressure potential in sugarcane leaves (Badila).

VPD (mb)	Water potential (MPa)	Osmotic potential (MPa)	Pressure potential (MPa)
29.8±0.4	-0.220±0.035	-0.868±0.066	0.647±0.086
24.7±0.4	-0.228±0.063	-0.869±0.055	0.641±0.070
14.8±0.4	-0.235±0.058	-0.881±0.119	0.647±0.124

考 察

前報¹¹⁾において、葉面飽差の変化に対する光合成速度の反応には種間差異があることを述べた。しかし、それらの測定において、CO₂濃度は制御せず外気を取り込み露点制御後直接同化箱へ導入したため、葉面積の大きい品種ほど同化箱入り口と出口の濃度差が大きく外気CO₂濃度 (Ca) が変動するなどの不備が認められ、葉面飽差の影響を精度良く評価出来なかった。その後、光合成蒸散同時測定装置に改良を加え、Caを350ppmと厳密に制御し、前報¹¹⁾において葉面飽差の上昇に伴い光合成速度の低下が認められたBadilaを用いて再検討した結果、葉面飽差の上昇に対し光合成速度の低下は認められず、あったとしてもほんの僅かな低下であった (Fig. 1)。亜熱帯気候に属する沖縄では、夏場は強日射、高温に加え葉面飽差の上昇が頻繁に見られる。このような蒸散要求量の極めて高い不利な条件にも関わらず、C₄光合成を行うサトウキビは高い光合成速度を維持している³⁾。

葉面飽差の上昇に伴い気孔伝導度が急激に低下する原因としては、葉面飽差の上昇による葉内の水ポテンシャルの低下を介した気孔開度の低下^{12, 14)}、または、葉内の水ポテンシャルの低下を介さず気孔が直接反応し閉鎖した場合^{2, 17)}とが考えられる。しかし、本報においては葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル及び圧ポテンシャルは葉面飽差による影響を受けなかったことから (Table 1)、葉面飽差の上昇が葉内の水分状態を低下させ気孔伝導度が低下したのではなく、気孔が直接葉面飽差の上昇に反応しいち早く気孔を閉鎖したものと推察される。

葉内における光合成系の活性への葉面飽差の影響についてみると、葉面飽差の上昇に対し、統計的な有意差は認められなかったものの、炭素固定効率及び光利用効率の低下が認められた (Figs. 2,3)。しかし、葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル及び圧ポテンシャルはほとんど影響されないことから、葉面飽差の上昇による葉の水ポテンシャルの低下が光合成系の活性の低下を引き起こしたとは考えられない (Table 1)。Vassey et al¹⁸⁾は、*Phaseolus vulgaris*を用いた実験で、マイルドな水分ストレスによりSPS活性の低下が認められたと述べている。これは、気孔閉鎖による葉内へのCO₂の供給量の低下が主要因であり、CO₂を充分供給することでSucrose Phosphate Synthase (SPS) 活性の回復が認められた。同様の報告は、ホウレンソウによるNitrate Reductase (NR)活性においても認められている⁸⁾。本研究の結果においても、炭素固定効率及び光利用効率が若干低下したことから、気孔閉鎖に伴って葉内部のCO₂の低下は光合成系活性の低下を引き起こしたとも考えられる。

更に、葉面飽差の上昇に伴い、僅かではあるが、CO₂補償点の上昇が観察された (Fig. 2)。その理由としては、葉肉細胞内におけるPEPcase活性能力の低下による再固定能力の低下、維管束鞘細胞からのCO₂の漏れ、および維管束鞘細胞内の光呼吸活性の増大、等々が理由として上げられる。今後、この点に関する検討を詳細に行うための実験を計画している。

本報では、葉の炭素固定系の活性、いわゆる炭素固定効率を“Ci-光合成曲線”の初期勾配の傾きから求めた。植物種の中には葉を乾燥空気に曝した場合、あるいはABAを切断部分の蒸散流にのせ吸収させた場合に、気孔の部分的閉鎖いわゆる‘Patchy stomatal closure’が認められ、このような状態では計算で求めた葉内のCO₂濃度 (Ci) は過大評価されるとの問題が指摘されている^{15, 16)}。しかし、

必ずしも全ての植物種の葉にこの 'Patchy' は見られるのではなく、サトウキビや小麦、水稻等のイネ科植物は維管束鞘部分から表皮にのびた維管束鞘延長部を持たない等圧葉をもち、多くの気孔を表裏に保持しているという葉身の形態的特徴からも 'Patchy' の問題は無視できる^{4, 10)}。

しかし、本報で明らかにしたように、葉面飽差の上昇に伴う気孔伝導度の低下に追隨して光合成速度の低下はなかった。これは、Ci-光合成曲線からも判断できるように、現在の大气中CO₂濃度条件下ではC₄光合成を有するサトウキビの光合成速度はほぼ飽和状態にあることから (Fig. 2)、気孔の閉鎖に伴う葉内へのCO₂のその範囲内での減少は、光合成速度に著しい影響を与えないことが考えられる。更に、C₄ジカルボンサン回路というCO₂濃縮機能を保持しているため、維管束鞘細胞内は十分にCO₂濃度が高く、ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO)のカルボキラーゼ活性は高く維持されているものと予想される。

以上、葉面飽差の上昇に対しサトウキビ葉身の光合成速度は影響されにくいことが明かとなった。このことは、従来報告されているC₄植物の高い水利用効率も含めて⁹⁾、水分消費上C₃植物に比べて高い能力を保持することを裏付けるものと考えられる。

要 旨

*Saccharum officinarum*のBadilaと栽培品種である*S. spp.*のNiF8を用いて、葉面飽差の違いがサトウキビの光合成特性に及ぼす影響について検討した。

葉面飽差の上昇に対し、両種共に光合成速度の低下は認められず、蒸散速度は両種共に直線的に上昇した。気孔伝導度においては葉面飽差の上昇に伴いNiF8では直線的に、Badilaでは25mb付近まで直線的に低下し、その後、定常値に達した。葉内CO₂濃度は、葉面飽差の上昇にともない直線的に低下し、両種間に差はなかった。

次に、葉面飽差が葉内要因に与える影響を検討するため、異なる葉面飽差下で“Ci-光合成曲線”とその初期勾配である炭素固定効率、および“光-光合成曲線”の初期勾配である光利用効率を求め検討した。その結果、高葉面飽差下で炭素固定効率、光利用効率は低下した。しかし、これらは統計的に有意な差とは言えなかった。葉面飽差が葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル及び圧ポテンシャルに与える影響を検討したところ、葉面飽差が大きく変化したにも関わらず、各ポテンシャルは変化せず、その値はそれぞれ-0.23, -0.87, 0.64MPaであった。

引用文献

1. Boyer, J. S. and E. B. Knipling 1965. Isopiestic technique for measuring leaf water potentials with a thermocouple psychrometer. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 54:1044-1051.
2. Dai, Z., G. E. Edwards and M. S. B. Ku 1992. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (Caster bean) by leaf to air vapor pressure deficit. Plant Physiol. 99:1426-1434.
3. Grantz, D. A. and E. Zeiger 1986. Stomatal responses to light and leaf-air water vapor pressure difference show similar kinetics in sugarcane and soybean. Plant Physiol. 81:865-868.
4. Gunasekera, D. and G. A. Berkowitz 1992. Heterogenous stomatal closure in response to leaf water deficits is not a universal phenomenon. Plant Physiol. 98: 680-665.

5. Hirasawa, T., K. Wakabayashi, S. Touya and K. Ishihara 1995. Stomatal responses to water deficits and abscisic acid in leaves of sunflower plants (*Helianthus annuus* L.) grown under different conditions. *Plant Cell Physiol.* 36: 955-964.
6. 比屋根真一, 川満芳信, 村山盛一 1998. Ci-光合成曲線を用いたサトウキビ葉身における光合成速度の支配要因解析. *琉大農学報* 45: 9-15.
7. 石原 邦, 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.
8. Kaiser, W. M. and E. Brendle-Behnisch 1991. Rapid modulation of spinach leaf nitrate reductase activity by photosynthesis. I. Modulation in vivo by CO₂ availability. *Plant Physiol.* 96:363-367.
9. Kawamitsu, Y., W. Agata and S. Miura 1987. Effect of vapor pressure difference on CO₂ assimilation rate, leaf conductance and water use efficiency in grass species. *J. Fac. Agri., Kyushu Univ.* 31:1-10.
10. Kawamitsu, Y., S. Yoda and W. Agata 1993. Humidity pretreatment affects the responses of stomata and CO₂ assimilation to vapor pressure difference in C₃ and C₄ plants. *Plant Cell Physiol.* 34:113-119.
11. 川満芳信, 比屋根真一, 野瀬昭博 1994. サトウキビ葉身の光合成速度及び気孔伝導度に及ぼす各種環境要因の影響. *琉大農学報* 41:127-137.
12. Osonubi, O. and W. J. Davies 1980. The influence of plant water stress on stomatal control of gas exchange at different leaves of atmospheric humidity. *Oecologia* 46:1-6.
13. 齊藤邦行, 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.
14. Schulze, E.-D., O. L. Lange, U. Buschbom, L. Kappen and M. Evenari 1972. Stomatal response to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108:259-270.
15. Terashima, I., S. C. Wong, C. B. Osmond and G. D. Farquhar 1988. Characterization of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant Cell Physiol.* 29:385-394.
16. Terashima, I. 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photo. Res.* 31:195-212.
17. Turner, N. C., E.-D. Schulze and T. Gollan 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil and leaf water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia* 65:348-355.
18. Vasey, T. L., W. P. Quick, T. D. Sharkey and M. Stitt 1991. Water stress, carbon dioxide, and light effects on sucrose-phosphate synthase activity in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.* 81:37-44.