

琉球大学学術リポジトリ

サトウキビ葉身の光合成速度及び気孔伝導度に及ぼす気孔密度の影響

メタデータ	言語: 出版者: 沖縄農業研究会 公開日: 2009-01-29 キーワード (Ja): サトウキビ, 光合成, 気孔伝導度, 気孔密度, <i>Saccharum</i> spp., 水利用効率 キーワード (En): <i>Saccharum sinense</i> , <i>Saccharum spontaneum</i> , <i>Saccharum officinarum</i> , SLA 作成者: 川満, 芳信, 比屋根, 真一, 野瀬, 昭博, Kawamitsu, Yoshinobu, Hiyane, Shin-ichi, Nose, Akihiro メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015427

サトウキビ葉身の光合成速度及び気孔伝導度に及ぼす気孔密度の影響

川満 芳信・比屋根真一・野瀬 昭博*

(琉球大学農学部、*佐賀大学農学部)

Yoshinobu KAWAMITSU, Shin-ichi HIYANE and Akihiro NOSE: Effects of stomatal frequency on photosynthetic rate and leaf conductance in sugarcane plants.

緒言

葉身の光合成能力の品種・系統間差異については、水稻や大麦等において認められている^{11,12,17,20}。サトウキビにおいても、Irvine⁶ や仲間・野瀬¹⁸ が光合成能力の品種・系統間差の比較を行い、統計的に有意差が存在することを明らかにしている。

個葉の光合成能力の支配要因としては、生理・生化学及び形態的要因がある。例えば、葉の窒素含量^{8,19,20}、葉緑素含量^{19,20} の体内要因と、葉面積^{2,16} や葉の厚さ⁹ 等の葉の形態的特性がそれである。一方、ガス拡散過程の主要部分である気孔特性と光合成速度との関係については、気孔密度^{16,23,24}、気孔伝導度^{11,20,21}及び気孔開度^{7,21}等において密接な関係にあることが報告されており、気孔は光合成を行う上で重要な要因であることが推察される。C₄ジカルボン酸回路を有するサトウキビは気孔伝導度は低く、C₃植物に比べ水利用効率率は極めて高いと考えられる^{1,10}。しかし、サトウキビの気孔特性と光合成速度との関係についての詳細な報告は少ない^{6,18}。

本実験では、測定時の環境条件を一定にした条件下で、葉身の光合成速度及びその関連形質を調べ、各品種・系統間において光合成能力にどの程度の変異が見られるか検討した。特に、光合成速度の支配要因を気孔特性に着目し、検討した。

材料及び方法

供試した材料は、*Saccharum spontaneum*に

属するTainan、Jw27、Jw36、Jw47、Jw66及びJw77、*S. officinarum*のBadila、*S. sinense*のYomitanzan、*S. spp.*のNiF4及びNCo310の計10品種・系統であった。

栽培は、一節苗を殺菌剤（ベンレートT200倍）で24時間浸漬消毒し、パーミキュライトを敷き詰めたバットに置床した。一ヶ月後、生育の揃った苗を7月14日に1/2000aワグネルポット（島尻マージ：砂：ピートモス=2：1：1，v/v）に各々定植し、農学部ガラス室内で育成した。施肥は、液体肥料を週2回、500mlずつ与えた。液体肥料の組成は、6mM Ca (NO₃)₂・4H₂O、12mM KN O₃、2mM KH₂PO₄、2mM MgSO₄・7H₂O、25 μM H₃BO₃、10 μM MnSO₄・4H₂O、2 μM ZnSO₄・7H₂O、0.5 μM CuSO₄・5H₂O、0.5 μM H₂MoO₄、0.1mM FeC₆H₅O₇である。灌水は適宜行った。

測定は、定植後3ヶ月以上経過したものを使用し、10月から11月にかけて実施した。測定条件は光強度、葉温、相対湿度をそれぞれ2093 μmol・m⁻²・s⁻¹、30±0.1℃、50±10%の条件下で行った。装置の構成及び測定方法については前報¹⁹で詳しく述べた通りである。

光合成測定後、被測定葉の一部は比葉面積、葉緑素含量を測定し、残りはFAA液に固定し気孔密度及び孔辺細胞長の観察に供試した。葉緑素含量の測定はエタノール抽出法により測定した。気孔密度と孔辺細胞長の測定はマニキュア法¹⁸と瞬間接着剤法⁵を併用して型取りを行い実施した。

結果

1. 光合成速度、蒸散速度及び気孔伝導度の種、属間差異

第1表には調査した光合成速度、蒸散速度、水

利用効率、気孔伝導度及び葉内CO₂濃度の結果を示した。Dancanの多重比較を行った結果、各形質において1%水準で有意な差が見られた。光合成速度が最も高かったのは*S. spontaneum*のJm36

第1表 サトウキビ葉身における光合成速度 (PN)、蒸散速度 (TR)、水利用効率 (WUE)、気孔伝導度 (gl) 及び葉内CO₂濃度 (Ci).

Varieties and lines	PN ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TR ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	WUE ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	gl ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Ci (ppm)
NiF4	41.8±3.7bc	5.1±0.3abc	8.3±0.5abc	230±17bc	43.5±14c
NCo310	35.9±2.5bc	4.2±0.4c	8.6±0.2ab	183±18c	50.6±5bc
Yomitanzan	39.4±3.2bc	5.5±0.8a	7.2±0.5c	243±41bc	78.4±22b
Badila	36.2±2.8bc	4.3±0.4bc	8.6±0.8ab	199±23ab	49.9±11bc
Tainan	42.2±1.8ab	5.3±0.6abc	8.1±0.7abc	234±24bc	51.2±8bc
Jw27	37.7±2.6bc	4.6±0.4bc	8.3±0.5abc	214±20bc	42.5±21c
Jw36	42.9±1.6ab	5.1±0.2abc	8.5±0.1abc	235±13bc	40.2±4c
Jw47	40.9±4.1bc	5.4±0.7ab	7.6±0.4bc	255±23a	90.5±12a
Jw66	39.4±3.3bc	4.2±1.1abc	8.5±0.5ab	191±51bc	34.6±22c
Jw77	35.3±5.8c	4.5±1.4abc	8.1±1.4bc	203±64bc	115.6±20a

Dancanの多重比較により異符号間において1%水準で有意差あり。

第2表 サトウキビ葉身における葉緑素含量 (CHL)、比葉面積 (SLA)、気孔密度 (SF)、孔辺細胞長 (GCL) 及び気孔密度の裏表比 ($\text{ab}\cdot\text{ad}^{-1}$).

Varieties and lines	CHL ($\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}$)	SLA ($\text{cm}^{-2}\cdot\text{g}^{-1}$)	SF ($\text{no}\cdot\text{mm}^{-2}$)	GCL (μm)	$\text{ab}\cdot\text{ad}^{-1}$
NiF4	6.4±0.4a	125±25c	275±20bc	43.0±3cd	2.2
NCo310	6.6±0.7a	95±10de	272±13bc	45.6±1a	1.9
Yomitanzan	4.8±0.8bc	142±11ab	287±13b	41.0±1bc	1.7
Badila	4.0±0.9c	144±16ab	431±30a	37.4±5de	2.1
Tainan	6.4±0.7a	108±8cd	216±19d	39.7±1c	3.7
Jw27	5.5±0.7ab	133±10abc	249±26cd	38.2±2cd	3.0
Jw36	6.4±0.7a	92±12de	216±30d	39.0±2cd	3.6
Jw47	5.9±0.6ab	160±8a	262±9bc	35.7±1d	2.6
Jw66	5.7±0.3ab	109±17cd	210±2d	37.4±2cd	3.7
Jw77	5.8±1.9ab	78±6e	239±37cd	37.5±2cd	2.9

気孔密度は表と裏の合計、孔辺細胞長は表と裏の平均。

Dancanの多重比較により異符号間において1%水準で有意差あり。

で、42.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ という値を示した。次いで、Tainan、NiF4などが高い値を示した。逆に最も低かったのはJw77で、Badila、NCo310も低い値を示した。光合成速度の平均値並びに変動係数は各々39.68 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、9.5%である

(第3表)。

蒸散速度、気孔伝導度及び葉内CO₂濃度において統計的に有意な差が見られ、変動係数も光合成速度と比べて高い値を示したことから、これらの形質は変異が大きいことがわかる。中でも葉内

第3表 各パラメータ間の平均値 (Mean)、分散 (Variance)、標準偏差 (SD) 及び変動係数 (CV).

Variavles	Mean	Variance	SD	CV
Photosynthesis	39.68	13.82	3.72	9.5
Transpiration rate	4.93	0.50	0.71	14.5
Water use efficiency	8.14	0.56	0.75	9.3
Leaf conductance	226.07	968.54	31.12	14.0
Internal CO ₂ partial pressure	56.81	651.24	25.52	45.5
Chlorophyll content	5.66	1.44	1.20	21.5
Specific leaf area	121.32	632.63	25.15	21.0
Total stomatal frequency	278.80	5198.15	72.10	26.2
Guard cell length	39.68	11.95	3.46	8.8
ab·ad ⁻¹	2.62	0.58	0.76	29.5

CO₂濃度は、変動係数が45.5%を示したことから明らかなように、かなり大きい種、属間変異が確認された。なお、最も高い値を示したのはJw77の115ppmで、次いでJw47、Yomitanzanが高く、他は50ppm前後を示した。

2. 葉緑素含量、比葉面積及び気孔特性の種、属間差異

第2表では、サトウキビ属の葉緑素含量、比葉面積並びに気孔特性について示した。第3表には各要因の平均値、分散、標準偏差及び変動係数を求めた。葉緑素含量は、多くの種が約6mg·dm⁻²という値を示したのに対し、YomitanzanとBadilaは各々4.8、4.0と低い値を示した。比は面積において最も高い値を示したのは*S. spontaneum*のJw47で、次いでBadila、Yomitanzanが高く、逆にJw77、Jw36、NCo310は低い値を示した。Dancanの多重比較の結果と変動係数が各々21.5、21.0%を示したことから、葉緑素含量、比葉面積はサトウキビ属内において変異が大きいことが確認された。

サトウキビ葉身の気孔の特性としては、裏の気孔数が表と比べて多いことがあげられる。特に、*S. spontaneum*の裏表比は約3と他の種と比較しても著しい違いが見られた。気孔密度においては、

Badilaが他の種よりも高い値を示した。変動係数は26.2%と高く、サトウキビ葉身の気孔密度において属内変異が存在すると言える。孔辺細胞長においては表裏で差は見られず、変異係数も8.8%を示したことから、他と比べて安定した形質であることがわかる。

3. 各パラメーター間の相関行列

第4表に、各パラメーター間の相関行列を示した。光合成速度は蒸散速度、気孔伝導度及び葉緑素含量との間に高い正の相関関係を示した。蒸散速度においては気孔伝導度、葉内CO₂濃度と高い正の相関を示したのに対し、水利用効率とは負の相関関係を示した。気孔伝導度は葉内CO₂濃度と高い正の相関関係を示した。水利用効率は気孔伝導度、葉内CO₂と高い負の相関関係を示した。

更に、光合成の支配要因を気孔に着目し、それがどのように影響を及ぼしているか検討した。まず、気孔密度との関係について見ると、光合成速度、蒸散速度と気孔密度との間に各々1%、気孔伝導度との間に5%水準で負の有意な相関関係が見られた(第1図)。これに対し、気孔伝導度と光合成速度、蒸散速度との間には各々0.1%と高い水準で正の相関関係が見られ、水利用効率との間には0.1%水準で負の相関関係が見られた(第

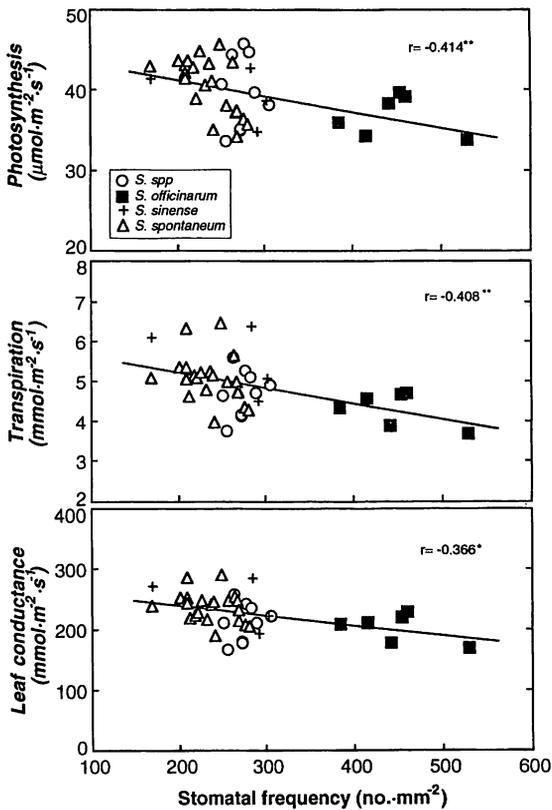
第4表 各パラメータ間の相関行列

	TR	WUE	gl	Ci	CHL	SLA	SF	GCL	ab·ad ⁻¹
PN	0.73***	-0.12	0.73***	-0.03	0.39*	-0.16	-0.41**	0.10	0.27
TR		-0.75***	0.94***	0.54***	0.29	0.06	-0.41**	-0.04	0.17
WUE			-0.70***	-0.77***	-0.08	-0.23	0.23	0.16	-0.02
gl				0.54***	0.26	0.11	-0.37*	-0.14	0.22
Ci					-0.09	0.20	-0.05	-0.25	-0.13
CHL						-0.39**	-0.63***	0.35	0.12
SLA							0.41**	-0.35	-0.30
SF								-0.18	-0.48**
GCL									-0.30

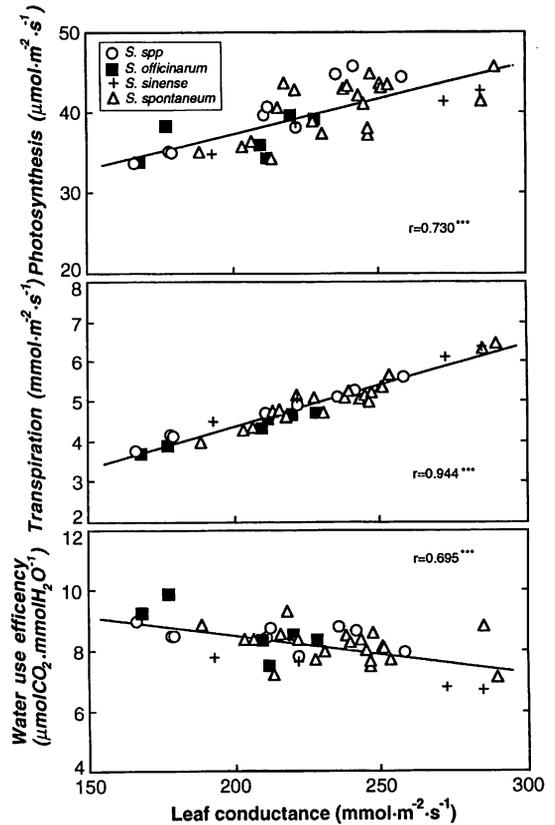
表中の*、**、***は各々5%、1%、0.1%で有意

2図)。孔辺細胞長とガス交換要因との間には特に関係は見られなかった(第4表)。気孔伝導度とは気孔開度を示すパラメーターを意味し、それ

が高いと気孔開度が大きく葉肉部へのCO₂の拡散が著しいことを意味する。従って、サトウキビ属の光合成能力の支配要因としては気孔の数や大き



第1図 気孔密度と光合成速度、蒸散速度及び気孔伝導度との関係



第2図 気孔伝導度と光合成速度、蒸散速度及び水利用効率との関係

さよりも、気孔の開き具合、つまり気孔開度が重要であることが認められた。

考 察

これまで稲や大麦等、多くの作物における光合成能力の品種・系統間差の報告がなされ、各作物において変異が認められている^{11,12,17,20}。サトウキビでは、Irvine⁶が圃場条件下において栽培品種を含む合計10供試個体を用いて調べ、光合成速度の変異を認めている。仲間・野瀬¹⁰も南西諸島に自生する野生種を含む3種60品種・系統を供試して光合成能力の変異を調べた結果、統計的に有意差を認めている。本研究では、3種10品種・系統を供試して試みたところ、これまでの報告と同様に取り上げた各形質において統計的に有意差が存在した(第1表)。光合成速度について見てみると、本研究で得られた光合成速度の変動係数は9.5%(第3表)であり、この値は既報の水稲の例^{11,12}と比べて低い値である。高い光合成速度の値を示したのは、*S. spontaneum*のJw36及びTainan、栽培種のNiF4であった。それに対し、*S. spontaneum*のJw77、栽培種のNCo310の光合成速度は低い値を示した。従って、野生種のJw36、Tainan及び栽培種のNiF4は高い光合成能力を保持していることが推察される。

本研究では、仲間・野瀬¹⁰の調査で高い光合成速度を示したJw66の高い値は確認できなかった。しかし、前報¹⁰において著者らが行った葉温30℃における“光-光合成反応”でのJw66の値は $50.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と高い値を示した。このような光合成速度の値に違いが生じた原因として、供試個体の葉齢や栽培前歴の違い、測定時期や条件等の違いが影響したものと考えられる。従って、本研究の結果と既報の値と比べる場合には十分に注意する必要がある。

次に、光合成能力の支配要因を気孔の特性に着目し検討する。単相関解析の結果、気孔密度と光

合成速度、蒸散速度との間には各々 $r=0.41$ と1%水準で負の相関関係が見られ(第1図)、孔辺細胞長とそれらとの間には特に関係は認められなかった(第4表)。しかし、光合成速度、蒸散速度と気孔伝導度との間には各々 $r=0.73$ 、 0.94 と0.1%水準のかなり高い正の相関関係がみられた(第2図)。

従来、気孔密度と光合成速度との関係については、稲や大麦等においていくつかの報告がある。しかし、両者の間には、関係が認められなかったもの^{3,15}、負の関係を認めたもの^{4,9}、正の関係を認めたもの^{16,23,24}など様々で、種や測定者の違いによって異なる。サトウキビにおいて、気孔密度と光合成速度との間には正の有意な相関関係は認められていない^{6,10}。物理的に見て、気孔数の増加、気孔長の拡大はガス交換特性に有利となり光合成速度、蒸散速度は上昇するものと考えられる。しかし、本研究の結果、気孔密度と光合成速度との間には負の相関関係が見られた。理由としては、サトウキビの原種と言われているBadilaは他の種と比べて低い光合成能力を保持している、同化箱内の相対湿度を50%とやや乾燥条件で測定を行ったため、乾燥空気に対して反応し光合成速度の低下を示すBadilaに影響が出たこと¹⁰、本実験で供試した10品種・系統は、*S. spontaneum*が6個体、栽培品種が2個体と材料に偏りが見られる、等が考えられる。今後、気孔密度と光合成速度との関係を正確に把握するためには、気孔密度の変異をもっと広げ綿密な調査を行う必要がある。

気孔伝導度は、先に述べたように気孔開度を示すパラメーターである。Maruyama and Tajima¹⁴は、日本稲とインド稲の葉の拡散伝導度の差異について比較を行い、気孔密度よりも気孔開度の方がより強く葉の拡散伝導度を支配し、拡散伝導度の差異をもたらす主要な要因は気孔開度であると報告している。本研究の結果、気孔密度は気孔伝導度との間に負の相関関係を示したことから(第

1 図)、気孔開度が気孔伝導度を支配していることが示唆される。また、光合成速度と気孔伝導度との間に正の相関関係があることはこれまでの多くの報告からも明らかである^{11,19,20,21)}。従って、サトウキビ葉身における光合成速度を大きく支配しているのは、気孔密度や孔辺細胞長ではなく気孔開度であり、光合成能力の向上を考えた場合、気孔を開けることを考える方が得策といえよう。

最後に、光合成速度と気孔特性との関係について検討を行った結果を参考にして、サトウキビの光合成能力向上の可能性について検討を行いたい。本研究の結果、光合成能力を高める手段として葉身の気孔を変えるよりも気孔開度を上げた方が良いという結果を得た。気孔開度は、光、湿度、空気湿度及びCO₂濃度等の各種環境要因や、植物ホルモン、葉の光合成同化産物及び水分含量等の植物体内における内部要因によって影響を受ける。このような支配要因を詳細に調べ、気孔開閉機構を明らかにすることにより、高い光合成能力を発揮することは十分可能となろう。

摘 要

サトウキビ属内における光合成特性およびその関連形質を詳細に調べ、各品種・系統間における光合成能力に変異が見られるかどうか調べた。さらに、サトウキビ属の光合成能力の支配要因について形態的特性、特に気孔について着目し比較・検討を行った。結果は以下の通りである。

1. 各品種・系統間のガス交換形質、及びその関連要因において1%水準の有意差が認められた(第1表)。
2. サトウキビの気孔特性を各形質との間で比較した結果、1%水準の有意差が認められた。また、気孔密度の裏表比は、*S. spontaneum*が約3と他と比べても高い値を示した(第2表)。
3. 気孔密度は光合成速度との間に1%水準で有意な負の相関関係を示し(第1図)、気孔伝導

度は0.1%水準で正の有意な相関関係を示した(第2図)。従って、サトウキビの光合成能力を支配しているのは気孔開度であることが明らかとなった。

謝 辞

本研究で供試した材料は、沖縄県農業試験場作物部さとうきび育種室長、鳥袋正樹氏(現在作物部研究主幹)から提供して頂いたものである。ここに記して感謝申し上げます。

引用文献

1. 縣 和一・竹内芳親・川満芳信・箱山 晋・武田友四郎・永山柁雄 1983. 光強度と光合成速度、蒸散速度ならびに水利用効率との関係からみたC₃、C₄作物の違い、鳥取大砂丘研報 22: 55-66.
2. Bhagsari, A.S. and R.H. Brown 1986. Leaf photosynthesis and its correlation with leaf area. *Crop Sci.* 26: 127-132.
3. Freeland, R.O. 1948. Photosynthesis in relation to stomatal frequency and distribution. *Plant Physiol.* 23: 595-600.
4. Heichel, G.H. and R.B. Musgrave 1969. Variety differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. *Crop Sci.* 9: 483-486.
5. 広瀬竜郎・伊豆田猛・三宅 博・戸塚 績 1992. 瞬間接着剤を用いた気孔の型取り観察法、日作紀 61(1): 159-160.
6. Irvine, J.E. 1967. Photosynthesis in sugarcane varieties under field conditions. *Crop Sci.* 7: 297-300.
7. 石原 邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良 1972. 水稻葉身における気孔開閉と環境条件との関係. 第4報 気孔開度と光合成速度との関係. 日作紀 41: 93-101.
8. 石原 邦・飯田 修・平沢 正・小倉忠治

1979. 水稻葉身と窒素濃度と光合成速度との関係—気孔開度・気孔伝導度に着目して—。日作紀 48 : 543—549.
9. Izhar, S. and D.A. Wallase 1967. Studies of the physiological basis for yield differences. III. Genetic variation in photosynthetic efficiency of *Phaseolus vulgaris* L. Grop Sci. 7 : 457—460.
10. Kawamitsu, Y., W. Agata and S. Miura 1987. Effects of vapour pressure difference on CO₂ assimilation rate, leaf conductance and water use efficiency in grass Species. J. Fac. Agr. Kyushu Univ. 31 (1·2) : 1—10.
11. 川満芳信・縣 和一 1987. 水稻個葉の光合成速度, 蒸散速度及び気孔伝導度における品種間差異. 日作紀 56 : 563—570.
12. 川満芳信・魏錦城・片山忠夫・縣 和一 1989. 水稻における光呼吸速度の品種間差異. 九大農学芸誌 43 (3·4) : 135—144.
13. 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. 投稿中.
14. Maruyama, S. and K. Tajima 1990. Leaf conductance in Japonica and Indica rice varieties. I. Size, frequency, and aperture of stomata. Japan. Jour Crop Sci. 59 : 801—808.
15. Miskin, K.E., D.C. Rasmusson and D.N. Moss 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barey. Crop Sci. 12 : 780—783.
16. 森永邦久 1993. カンキツの光合成の向上と果実生産に関する研究. 四国農試報 57 : 135—205.
17. 村田吉男 1961. 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究農試研報 D11 : 1—169.
18. 仲間 操・野瀬昭博 1986. 南西諸島に自生するサトウキビ属野生系統の光合成の変異に関する研究. 文部省一般研究成果研究報告 課題番号59480031.
19. 野瀬昭博・仲間 操 1990. 葉身の窒素含量がサトウキビ個葉の光合成特性に及ぼす影響. 日作紀 59 (4) : 641—648.
20. 斎藤邦行・下田博之・石原 邦 1991. 水稻多収性品種の乾物生産特性の解析. 第3報 個葉光合成速度の比較. 日作紀 60 (1) : 65—74.
21. 武田友四郎・杉本秀樹・縣 和一 1978. 作物の物質生産と水. 第1報 トウモロコシ葉における光合成と蒸散との関係. 日作紀 47 (1) : 82—89.
22. 武田元吉 1978. 麦類の光合成と物質再生産システム 第1報 麦類の光合成機能 農技研報D29 : 1—65.
23. 上堂秀一郎 1986. 畑作物の水分代謝と気孔特性に関する実験生態学的研究. 愛媛大農報. 31 (1) : 1—130.
24. 吉田智彦 1976. オオムギの気孔数について I. 気孔数と光合成速度との関係. 育種学雑誌 26 (2) : 130—136.