

## 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 $C_3$ , $C_4$ 作物の特性の違い

縣 和一\*\* · 竹内芳親\* · 川満芳信\*\*  
箱山 晋\*\* · 武田友四郎\*\* · 遠山 枉雄\*

## Response Differences of Photosynthesis, Transpiration and Water Use Efficiency to Light Intensity in $C_3$ and $C_4$ Crop Species

Waichi AGATA,\*\* Yoshichika TAKEUCHI,\* Yoshinobu KAWAMITSU,\*\*  
Susumu HAKOYAMA,\*\* Tomoshiro TAKEDA,\*\* and Masao TOYAMA\*

### Summary

To make clear the response differences of photosynthesis, transpiration and water use efficiency to light intensity in  $C_3$  and  $C_4$  crops belonging to Gramineae, the  $CO_2$  exchange and transpiration rates were measured with the attached leaves. Also, water use efficiency, leaf conductance and intercellular  $CO_2$  concentration were calculated based on these measured data. The response of photosynthetic and transpiration rates to light intensity were simultaneously measured using the open system assimilation chamber method provided with a by-pass to dehydrate the water transpired by the leaves. In each crop, light intensity was changed in 9 steps from 110 klx to total darkness. During the measuring, temperature and relative humidity in the chamber were maintained at  $30 \pm 0.5^\circ C$  and  $64.3 \pm 1.24\%$ , respectively. The results obtained were as follows :

- 1) Light saturation point, maximum photosynthetic rate and initial slope in the photosynthetic light response curve of  $C_4$  crops were higher compared with those of  $C_3$  crops.
- 2) The response of the transpiration and water use efficiency to light intensity in both crops saturated at 30 Klx and 10 klx, respectively. The transpiration of  $C_4$  crops was three fourths that of  $C_3$  crops. On the other hand, the water use

---

\* 砂丘利用研究施設乾地生態部門

\*\* 九州大学農学部栽培学研究室

\* *Division of Arid Land Agro-ecology, Sand Dune Research Institute*

\*\* *Laboratory of Crop Husbandry, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka*

- efficiency of  $C_4$  crops was about twice that of  $C_3$  crops.
- 3) Leaf conductance and intercellular  $CO_2$  concentration of  $C_3$  crops were larger than those of  $C_4$  crops.
  - 4) There were, in the case of the present experiment, high positive correlations between transpiration and photosynthetic rates in each of the crops.
  - 5) The relations of water use efficiency and intercellular  $CO_2$  concentration with leaf conductance in all crops under high light intensity showed a high negative correlation for water use efficiency and a high positive correlation for intercellular  $CO_2$  concentrations.
  - 6) The higher water use efficiency of  $C_4$  crops was mainly caused by restricting the loss of water vapour from leaves with the smaller leaf conductance than those of  $C_3$  crops.
  - 7) Under such small leaf conductance, it is considered that the  $C_4$  crops maintain their high photosynthetic rate by means of the high carboxylation efficiency and of the large  $CO_2$  gradient (from the atmosphere to the inside leaves).

## 結 言

$C_4$ 光合成回路の存在が明らかにされて以来,<sup>11,18)</sup> $C_4$ 植物の生理生態的特性が $C_3$ 植物のそれと比較され、両植物の長所、短所が種々論議されるようになってきた。<sup>2,3,12,28)</sup>とりわけ、 $C_4$ 植物のもつ高い光合成能力と水利用効率および高温適応性は、熱帯・亜熱帯地域や乾燥地帯の農作物の生産力向上を考える上で有利な点となっている。このため、近年、 $C_4$ 植物に関する研究は多方面から行なわれるようになってきた。長谷川ら<sup>12)</sup>によると、現在世界で栽培されている作物の総栽培面積に占める $C_4$ 作物の栽培面積比は30%であるが、 $C_4$ 作物が多く栽培されている地域は、高温で比較的乾燥した諸国であるという。また、 $C_4$ 作物はイネ科の穀実作物および牧草を含めた飼料用作物に多く、温帯地域における夏畑作物の主流を成している。<sup>2,28)</sup>

$C_4$ 作物のこのような栽培的背景と今後予想される農業地域の拡大が熱帯・亜熱帯の乾燥地域にあること、およびこの地域の生産力向上の必要性が高く望まれていることを考え併せると、 $C_4$ 作物のもつすぐれた生理生態的諸特性を $C_3$ 作物との対比で明らかにすることは乾地農業の発展に重要な意義をもつと考えられる。

本研究はこのような視点から、イネ科の $C_3$ 、 $C_4$ 作

物を対象に、それらの光合成、蒸散および水利用効率の特性の差異について光強度との関係から解明を試みたものである。

ところで、植物の光合成、蒸散は気孔を通じて行なう大気と植物とのガス交換作用であり、両者は気孔の機能を介して相互に関連している。したがって、光合成、蒸散の特性を解明するためには、それらの特性を気孔の機能と関連させて明らかにする必要がある。そのため、最近の光合成、蒸散研究の多くはこのような立場から行なわれるようになり、新しい展望が開かれつつある。それらの成果はFarquharら<sup>9)</sup>の最近の総説に詳しく紹介されている。

著者らも、このような立場から、イネ科の $C_3$ 、 $C_4$ 作物の光合成、蒸散および水利用効率の特性を明らかにする目的で、光合成、蒸散の測定を行なうとともに、それらと気孔拡散伝導度との関連性について解析した。また、両作物間の水利用効率および細胞間隙の $CO_2$ 濃度の差異についても検討し、 $C_3$ 、 $C_4$ 作物間に差を生ずる機構について総合的な考察を行なった。

本研究はこれらの成果をとりまとめたものであり、研究の一部は鳥取大学農学部附属砂丘利用研究施設内のアリドトロンを利用して行なったものである。

Table 1. Materials used in the experiment

Species				
Japanese name	English name	Cultivars	Scientific name	Photosynthetic Pathway
1. スイトウ(ニシホマレ)	paddy rice	Nishihomare	<i>Oryza sativa</i> L.	C <sub>3</sub>
2. スイトウ(イシカリ)	Paddy rice	Ishikari	<i>O. sativa</i> L.	C <sub>3</sub>
3. スイトウ(密陽23号)	Paddy rice	Myliang 23	<i>O. Sativa</i> L.	C <sub>3</sub>
4. オカボ(農林7号)	Upland rice	Norin 7	<i>O. Sativa</i> L.	C <sub>3</sub>
5. オーチャードグラス(アオナミ)	Orchard grass	Aonami	<i>Dactylis glomerata</i> L.	C <sub>3</sub>
6. トールフェスク(ケンタッキー31)	Tall fescue	Kentucky 31	<i>Festuca elatior</i> L. var. <i>arundinacea</i>	C <sub>3</sub>
7. トウモロコシ(交7号)	Maize	Koh 7	<i>Zea mays</i> L.	C <sub>4</sub>
8. ソルゴー(プレインスマン)	Sorgo	Plains man	<i>Sorghum bicolor</i> Moench.	C <sub>4</sub>
9. ハトムギ	Job's tears		<i>Coix lacryma-Jobi</i> L. var. <i>ma-yuen</i>	C <sub>4</sub>
10. 栽培ヒエ	Japanese millet		<i>Echinochloa utilis</i> Ohwi et Yabuno	C <sub>4</sub>
11. シコクビエ	African millet		<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertner	C <sub>4</sub>
12. ローズグラス	Rhodes grass		<i>Chloris gayana</i> Kunth	C <sub>4</sub>
13. オオクサキビ	Fall panicum		<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michaux	C <sub>4</sub>
14. グリーンパニック	Green panicgrass		<i>P. maximum</i> Jacq. var. <i>tricho</i>	C <sub>4</sub>

### 材料および方法

材料には、第1表に示したように、C<sub>3</sub>作物としてスイトウ(3品種)、オカボ、オーチャードグラス、トールフェスクを、C<sub>4</sub>作物としてトウモロコシ、ソルゴー、ハトムギ、栽培ヒエ、シコクビエ、ローズグラス、オオクサキビ、グリーンパニックの計14種類のイネ科作物を供試した。

スイトウ以外の作物は、砂壤土を充填した5 lのポットに1982年6月10日に播種した。発芽後間引いてトウモロコシ、ソルゴー、ハトムギではポット当たり3本立て、その他では5本立てとした。スイトウは1982年6月5日に育苗箱に播種し、育成した6葉苗を7月10日にポット当たり1株(3本植)ずつ移植した。肥料は基肥として複合肥料(化成48, 16-16-16)をポット当たり1gずつ施用し、測定までに追肥を1回(1g/ポット)実施した。各作物とも3~5ポット準備し、充分なかん水を行なって野外で生育させた。

光合成・蒸散速度の測定は、7月20日から8月13日の間に、生長の早い作物から逐次2~3反復で行なった。測定には最上位展開葉を着生したまま数葉同化箱にセットし、測定対象葉面積は各作物ともほぼ100cm<sup>2</sup>を目途とした。各作物間、あるいはC<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物間での光合成や蒸散に関わる特徴の差異を明瞭にするには、変化させる環境要因以外の測定環境条件は均一に保たれることが必要である。同化箱内温

度、湿度、風速を精度よく制御出来る光合成・蒸散同時測定装置(島津製作所製, SPB-z)を用い、同化箱内温度30°C, 相対湿度約64%の測定環境条件下で、光強度を強光から弱光へと変化させて測定した。光源には陽光ランプ(東芝, D-400)を用い、同化箱との間には10cmの深さの水槽を設けて熱線のカットした。光強度は照度計(東芝5号)により測定し、klxで表示した。葉温は直径0.1mmの熱電対(CC線)を測定葉の裏面2ヶ所にビニールテープ(約0.35cm<sup>2</sup>)で貼りつけて測定した。同化箱への通気量は10 l/minで、蒸散量に応じてバイパス回路の通気量を調節した。

水蒸気に対する気孔拡散伝導度(Leaf conductance), g<sub>l</sub>, はGaastra<sup>10)</sup>の方法に従って次式により求めた。

$$Tr = \frac{[H_2O]_{in} - [H_2O]_{out}}{r_a + r_s} \quad (1)$$

$$g_l = \frac{1}{r_a + r_s} \quad (2)$$

ここで [H<sub>2</sub>O]<sub>in</sub> は葉温での飽和絶対湿度を<sup>9)</sup>, [H<sub>2</sub>O]<sub>out</sub>は同化箱内の絶対湿度を示している。r<sub>a</sub>は水蒸気の葉面境界層抵抗, r<sub>s</sub>は水蒸気の気孔拡散抵抗を示している。本実験では測定中の同化箱への通気量と同化箱内風速を一定に保っているが、r<sub>a</sub>, r<sub>s</sub>の両者を分離測定することは困難なため、両者の和の逆数をもって気孔拡散伝導度, g<sub>l</sub>, とした。したがって、このg<sub>l</sub>の変化は、葉表面に配列する気孔を通し

て行なわれる水蒸気輸送の難易を示すパラメーターとみなすことができる。<sup>10,15,26)</sup>

葉内細胞間隙のCO<sub>2</sub>濃度 (Intercellular CO<sub>2</sub> concentration), Ci, は次式によって推定した。

$$Ci = [CO_2]atm - Pn \cdot 1.6 \times (r_a + r_s) \quad (3)$$

ここで [CO<sub>2</sub>] atmは外圍空氣のCO<sub>2</sub>濃度, Pnは光合成速度を示す。定数1.6は空氣中における水蒸気とCO<sub>2</sub>ガスの拡散係数の比である。<sup>15)</sup>このようにして推定されるCiは, 実測によって求めたそれとほぼ等しいことが実験的にもLaisk<sup>19)</sup>, Sharkeyら<sup>27)</sup>によって確かめられている。

結果および考察

1. C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物の光合成, 蒸散速度と光強度との関係

C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物の光合成, 蒸散速度と光強度との関係について, 供試作物の中からC<sub>3</sub>のトールフェスク, C<sub>4</sub>のヒエを用いて光-光合成曲線および光-蒸散曲線を描いたのが第1図(c)である。まず, 光-光合成曲線についてみると, 図からも明らかのように,

C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物では異なる光-光合成曲線が示された。すなわち, ヒエでは光強度の増大につれ光合成速度(Pn)は高まり, 110klxの強光下でもなお光飽和しないいわゆる不飽和型の曲線を示している。これに対し, トールフェスクでは30klx附近まではPnの急速な増大がみられるが, それ以上の強光下ではPnの増大が小さく, いわゆる飽和型の曲線を示している。また強光下でのPnの絶対値もトールフェスクで低く, ヒエで高い。このような結果は, 従来のC<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>植物についての多くの報告と一致している。<sup>2,3,4,20)</sup>

光-蒸散曲線についてみると, 光-光合成曲線同様, 両作物とも光強度の増大につれ, 蒸散速度(Tr)も増大し, 光強度が30klxを越えると両作物とも飽和する傾向を示している。ヒエの場合, 光-光合成曲線では不飽和型を示したのに対し, 光-蒸散曲線では飽和型を示していること, またTrの絶対値も弱光から強光域の全体にわたってトールフェスクより小さいことなどは大きな特徴といえる。従来, 光とTrの関係について, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>植物を対比した研究例はほとんどなく, 本研究で得られたC<sub>4</sub>作物の光-蒸散曲線の型が光-光合成曲線のそれと異なるという事実

Table 2. Photosynthesis, transpiration, water use efficiency, leaf conductance, and intercellular CO<sub>2</sub> concentration in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> crops under high light intensity (110klx)

Name of crops	Photosynthesis (mgCO <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> /hr)				Transpiration (gH <sub>2</sub> O/dm <sup>2</sup> /hr)				Water use efficiency (mgCO <sub>2</sub> /gH <sub>2</sub> O)	Leaf conductance (cm/s)	Intercellular CO <sub>2</sub> concentration (ppm)
	calculated		measured		calculated		measured				
	a	b	Pn'	Pn	a'	b'	Tr'	Tr			
Nishiomare	0.038	2.24	47.6	48.7	0.045	0.27	4.91	5.06	9.62	1.36	258
Ishikari	0.028	1.58	42.6	43.3	0.064	0.22	2.97	3.21	13.49	0.77	217
Myliang 23	0.018	1.07	39.5	45.0	0.047	0.19	3.33	3.64	12.36	0.90	229
Upland rice	0.078	3.01	34.6	35.0	0.102	0.32	2.86	3.00	11.67	0.74	225
Orchardgrass	0.079	2.04	23.2	24.1	0.074	0.23	2.74	2.82	8.85	0.88	278
Tall fescue	0.083	1.93	21.0	22.2	0.079	0.33	3.71	3.60	6.17	1.19	303
Average	0.054	1.98	34.8	36.4	0.069	0.25	3.42	3.56	10.31	0.97	252
	±0.027	±0.59	±9.8	±10.2	±0.019	±0.04	±0.74	±0.73	±2.48	±0.23	±31
Maize	0.034	1.87	43.4	45.0	0.123	0.31	2.33	2.56	17.58	0.36	46
Sorgo	0.044	2.47	46.5	46.0	0.052	0.12	1.94	2.14	21.49	0.38	49
Job's tears	0.056	2.82	43.3	43.0	0.097	0.24	2.24	2.37	18.14	0.54	163
Japanese millet	0.047	2.61	46.5	49.6	0.044	0.14	2.59	2.50	19.84	0.55	151
African millet	0.043	2.54	48.8	48.7	0.044	0.15	2.78	2.99	16.29	0.62	148
Rhodes grass	0.038	2.37	50.3	53.2	0.054	0.16	2.50	2.76	19.28	0.61	130
Fall panicum	0.042	3.03	59.3	60.0	0.068	0.20	2.56	2.64	22.73	0.44	69
Green panicgrass	0.038	2.71	57.5	59.1	0.047	0.18	3.16	3.41	17.33	0.70	150
Average	0.043	2.55	49.5	50.6	0.066	0.19	2.51	2.67	19.08	0.53	113
	±0.006	±0.32	±5.6	±5.9	±0.027	±0.06	±0.34	±0.36	±2.05	±0.11	±47

Note. 1) a, b and a', b' indicate the constant values of the hyperbolic equation in the photosynthetic light response curve and in the transpiration light response curve, respectively.

2) Pn' and Tr' indicate the respective values of photosynthetic and transpiration rates calculated by the hyperbolic equations.

は、C<sub>4</sub>作物の蒸散と光合成との関係を考える上で興味あるところである。

各作物についての光—光合成曲線、光—蒸散曲線の図は省略したが、上述した傾向は供試したC<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>両作物のすべてで同様に認められた。

そこで、供試作物全体について、これらの関係を特徴づけるパラメーターをまとめて示したのが第2表である。一般に個葉の光—光合成曲線は次の双曲線式によく適合することが明らかにされている。<sup>21)</sup>

$$Pn = \frac{bI}{1 + aI} \quad (4)$$

ここでPnは光合成速度、Iは光強度、a、bは定数である。

この双曲線式においては、定数aの値が小さい場合は陽葉タイプの光—光合成曲線（不飽和型）を示し、逆に定数bの値が大きいかほど弱光域でのPnの立ち上りが大きく、光利用効率が高いいわゆる陰葉タイプの光—光合成曲線（飽和型）を示すといわれている。<sup>21)</sup>

第2表には常法に従って求めたa、bの値と、これらを基礎にして(4)式から算出した強光(110klx)下での光合成速度の計算値(Pn)を示した。

光—光合成曲線の型を特徴づけるa、bについてみると、a値については作物間でかなりの変動が認められ、とくにC<sub>3</sub>作物のa値の変異係数(C.V50%)が大きいのので比較はできないが、b値についてはC<sub>4</sub>作物の方がC<sub>3</sub>作物に比べて大きい傾向にあることがわかる。このことはC<sub>4</sub>作物の弱光域における立ち上り、すなわち光利用効率がC<sub>3</sub>作物に比べて大きいことを意味している。

Ludlow<sup>20)</sup>はイネ科C<sub>4</sub>牧草とマメ科C<sub>3</sub>牧草を用いて弱光域における光利用効率を比較し、本研究と同じ結果を得ている。またBull<sup>5)</sup>もイネ科植物で同様な結果を報告している。一方、Ehlingerら<sup>6,7)</sup>およびMonsonら<sup>22)</sup>は弱光域における光量子収率はC<sub>3</sub>植物では温度の影響を受け易く、30°C以下ではC<sub>4</sub>植物に比べC<sub>3</sub>植物で光量子収率が高く、30°C以上ではC<sub>4</sub>植物でそれが高いことを明らかにしている。本研究ではいずれも30°Cで測定していることから、温度の影響がC<sub>3</sub>作物の弱光域でのPnの立ち上りを低くしていたのではな

いかとも考えられるが、サイトウ、オカボは夏作物であること、測定時期が盛夏であることを考慮すると、30°CがこれらのC<sub>3</sub>作物にとって異常な高温とは考えられない。いずれにしても弱光域における光利用効率については今後さらに詳細な検討を要するところである。

次に(4)式から求めた強光下における光合成速度の絶対値(Pn')であるが、これは表からわかるように実測のPnにほぼ近いものとなった(C<sub>3</sub>作物で96%、C<sub>4</sub>作物で98%相当)。このことは、実測値を基礎にして求めた双曲線式による光—光合成曲線の近似がほぼ妥当であることを示すものといえる。そこで、以下では強光下における実測のPnについて両作物間の比較を試みることにする。作物の種類によって変異はあるが、C<sub>3</sub>作物に比べるとC<sub>4</sub>作物のPnは高く、平均値で50mgCO<sub>2</sub>・dm<sup>-2</sup>・hr<sup>-1</sup>前後を示している。これはC<sub>3</sub>作物の36mgCO<sub>2</sub>・dm<sup>-2</sup>・hr<sup>-1</sup>に比べ約40%ほど高いことになる。以上の結果は、C<sub>4</sub>植物のPnはC<sub>3</sub>植物のそれに比べて高いという従来の報告<sup>2,3)</sup>と一致するものである。なお、C<sub>3</sub>作物の中では夏作物であるサイトウ、オカボのPnが、比較的低温下で旺盛な生育を示す牧草のオーチャードグラスやトルフェスクに比べて高く、とくにサイトウではC<sub>4</sub>作物に近いこれを凌駕する値を示していることは注目される。

さて、つぎに光—蒸散曲線であるが、光—光合成曲線と同様に双曲線を示していることから、これを特徴づける定数a'、b'を、光—光合成曲線についてa、bを求めたと同様に、常法によって求めたものを第2表に示した。a'についてはC<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>作物間に大差はなくほぼ同じとみてよい。またb'については、C<sub>3</sub>作物の方が大きく、弱光域におけるTrの立ち上がりが大きいことを示している。これらの定数a'、b'を基礎に、光合成の場合に準じて(4)式を用いて求めた強光(110klx)下における蒸散速度の計算値(Tr')も第2表に示されている。表からC<sub>4</sub>作物のTr'は明らかにC<sub>3</sub>作物のそれに比べ小さいことがわかる。これは実測のTrにおいても同様で、C<sub>4</sub>作物のTrはC<sub>3</sub>作物の75%相当である。なお、C<sub>3</sub>作物におけるTrの平均値3~5gH<sub>2</sub>O・dm<sup>-2</sup>・hr<sup>-1</sup>およびC<sub>4</sub>作物の2~3gH<sub>2</sub>O・dm<sup>-2</sup>・hr<sup>-1</sup>は従来の報告にほぼ一致する

ものである。<sup>4,25)</sup>

2. C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物の水利用効率と光強度との関係

同時測定により得られたPnとTrとの比 (Pn/Tr比) は、一定のTrに対してCO<sub>2</sub>吸収がどのくらい行なわれたかを示す指標で、一般に水利用効率といわれている<sup>2,4,16,25)</sup>このPn/Tr比が光強度とどのような関係にあるかをC<sub>3</sub>作物のトールフェスク、C<sub>4</sub>作物のヒエについて示したのが第1図 (A) である。いずれの作物とも光強度10klx以上ではPn/Tr比にほとんど変化がなく、10klx以下の弱光域で急速に低下している。これは弱光下では蒸散の低下に比べ光合成の

低下が大きいといえる。このような傾向は供試した他の作物でも認められた。また、Pn/Tr比の値は測定した光強度の全域にわたって、トールフェスクに比べヒエで格段に高い値を示している。

そこで、第2表に示した強光下 (110klx) における供試全作物のPr/Tr比をみると、作物によって変動はあるが、その値はC<sub>3</sub>作物で小さくC<sub>4</sub>作物で大きいことが明らかである。それぞれの平均値で比較するとC<sub>4</sub>作物はC<sub>3</sub>作物の約2倍の値を示している。

Rawsonら<sup>29)</sup>はC<sub>3</sub>の小麦とC<sub>4</sub>のヒエ、ソルゴーを用いて、本研究と同様な結果を示しているし、Bull<sup>9)</sup>およびBrownら<sup>4)</sup>も作物や牧草について同様な結果を報告している。またBlack<sup>2)</sup>はC<sub>4</sub>植物の単位蒸散当りのCO<sub>2</sub>固定量や乾物生産量はC<sub>3</sub>植物に比べて高いことを報告している。

C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物の間に認められるPn/Tr比のこのような差異は、現実的には勿論両作物間におけるPnとTrに量的な差があることによっている。しかし、このことは同時に、C<sub>3</sub>作物とC<sub>4</sub>作物を明確に区別するC<sub>4</sub>ジカルボン酸回路の存否、あるいはこれに関連した生化学的諸特性や葉の内部構造的特徴などの差異が、それぞれの作物のPnやTrの大小と何らかの密接な関係にあるということを反映しているように思われる。

他方、PnやTrは、植物の葉の内部と外界との間で行なわれるCO<sub>2</sub>ガスおよび水蒸気の交換作用であり、葉表面に配列されている気孔によって、直接的に制御される性質のものである。この点から考えるならば、C<sub>3</sub>作物に比べC<sub>4</sub>作物でPn/Tr比が大きいという事実は、C<sub>4</sub>作物では気孔を介して蒸散として放出する水蒸気量をより小さく抑制しながら、同じ気孔を通じてCO<sub>2</sub>を多量に吸収してより効率良く光合成を行なっているという結果を示すものであろう。以下では、このような気孔の調節作用と密接に関係していると考えられる気孔拡散伝導度を取り上げ、この点を検討することとする。

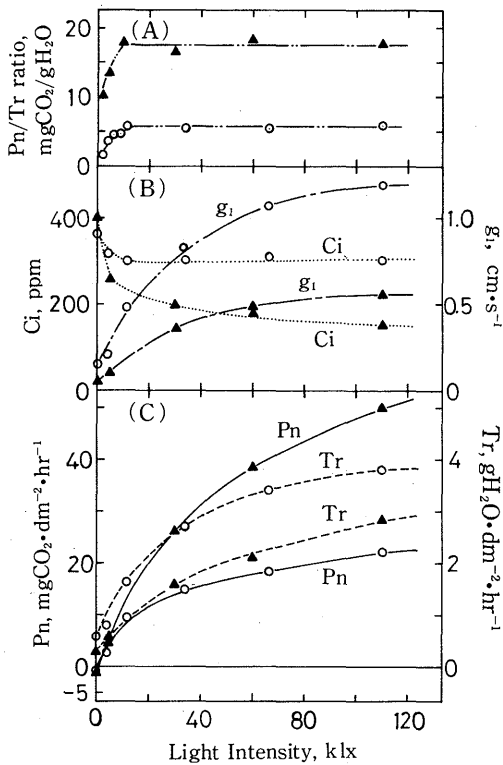


Fig. 1. Influence of light intensity on leaf photosynthesis (Pn), transpiration (Tr), intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci), leaf conductance (g<sub>i</sub>) and water use efficiency (Pn/Tr) in a C<sub>3</sub> forage crop, tall fescue (○) and a C<sub>4</sub> crop, Japanese millet (▲).

3. 気孔拡散伝導度ならびに細胞間隙のCO<sub>2</sub>濃度と光強度との関係

第1図 (B) は気孔拡散伝導度 (g<sub>i</sub>) と細胞間隙のCO<sub>2</sub>濃度 (Ci) に光強度とどのような関係があるかをC<sub>3</sub>のトールフェスクとC<sub>4</sub>のヒエについて比較した

ものである。g<sub>i</sub>は材料及び方法の項にも述べたように、葉面飽差とTrから求めた測度であり、いわゆる気孔を通じて行なわれる水蒸気交換の難易を示すパラメーターである。図からg<sub>i</sub>は光強度約30klxまでは急激な増大を示すが、それ以上の光強度では飽和に近い型を示し、両作物とも光—蒸散曲線と似かよっていることがわかる。また、g<sub>i</sub>の絶対値は弱光から強光までトールフェスクで大きくヒエの約2倍の値を示している。両作物で示されたこのような傾向は供試全作物についても同様に認められたので、第2表には強光(110klx)下における作物別g<sub>i</sub>をまとめて示した。作物間に差はあるが、C<sub>3</sub>作物に比べC<sub>4</sub>作物でg<sub>i</sub>の小さいことが明らかである。このことは、気孔を通じて行なわれる水蒸気交換が、C<sub>4</sub>作物ではかなり抑制されていることを示している。

次に、g<sub>i</sub>とPnの両要因と密接に関連するCiと光強度との関係についてみることにする。第1図(B)から、両作物ともCiは光強度に対してg<sub>i</sub>と逆の傾向を示していることがわかる。即ち、ヒエの場合強光下でCiが低くg<sub>i</sub>が高いのに対し、光強度の低下につれてCiが高まりg<sub>i</sub>が低くなる傾向がみられる。そして10klxを変曲点にしてCiは急増している。またトールフェスクの場合は強光から10klx辺りまでCiの値はほとんど変化がなく、300ppm前後の値を維持し、10klx以下で急増している。両作物の比較で注目される点は10klx以上の光強度ではトールフェスクに比べヒエのCiが明らかに低いこと、10klx以下では両作物のCiの差は解消する傾向がみられることである。このような傾向は供試したC<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>作物についても同様に認められるので、供試全作物の強光(110klx)下におけるCiの値を比較したのが第2表である。Ciは作物によって変動はあるものの明らかにC<sub>3</sub>作物で高く、C<sub>4</sub>作物で低い傾向にあることがわかる。

なお、CO<sub>2</sub>ガスに対する気孔拡散伝導度(g<sub>i</sub>)は、空気中におけるCO<sub>2</sub>ガスの拡散係数と水蒸気の拡散係数との比から得られる一定の定数を介してg<sub>i</sub>と密接に結びついているといわれている。<sup>10,15)</sup>このことを考慮すると、このg<sub>i</sub>は気孔を通じてCO<sub>2</sub>ガスが葉内へ拡散する難易を相対的に示していると考えられる。このように考えると、強光になるにつれ、両作物ともg<sub>i</sub>が高まると共に、g<sub>i</sub>'も大となり葉内への

CO<sub>2</sub>の供給も大となるものと考えられる。と同時に、強光になるにつれてPnも増大する。このようなことから、この強光域におけるCiの低下の程度は、葉内へのCO<sub>2</sub>供給と関係しているg<sub>i</sub>の値が大きく、Pnの値が低いC<sub>3</sub>作物で小さく、g<sub>i</sub>が小さくPnの高いC<sub>4</sub>作物で大きい傾向を示しているといえる。

このようにC<sub>3</sub>作物とC<sub>4</sub>作物の間で示されるCiの低下の違いは、単にC<sub>4</sub>作物ではg<sub>i</sub>が小さいために気孔を通じて葉内へのCO<sub>2</sub>拡散が生じにくいという結果のみを示すものではなく、光合成によって生ずる外圍空気—葉内の光合成サイト間に成り立つ一連のCO<sub>2</sub>濃度勾配が両作物間で異なっているとも考えることが出来よう。

#### 4. 光合成速度、蒸散速度および水利用効率からみたC<sub>3</sub>およびC<sub>4</sub>作物の特性の違い

前項までは光強度を変化させた場合におけるPn、Tr、Pn/Tr比およびこれらと密接な関係にあるg<sub>i</sub>ならびにCiの変化の仕方について、C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>作物を対比させながら検討してきた。ここではC<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>作物間差

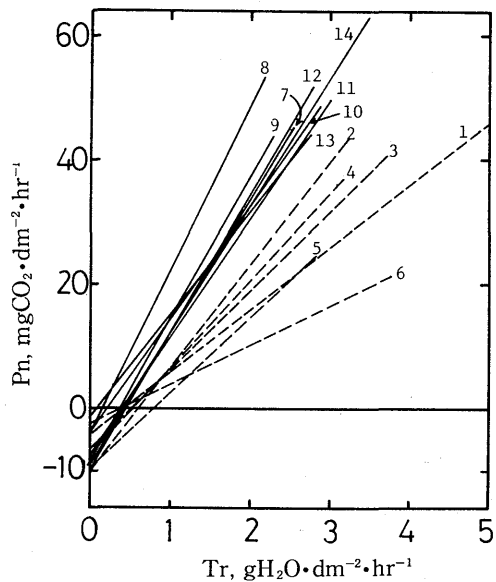


Fig. 2. Relationship between transpiration (Tr) and photosynthesis (Pn) in C<sub>3</sub> (---) and C<sub>4</sub>(—) crops.

Note. Numerals in the figure indicate the species number in Table 1.

を特徴づけるこれらの各要因相互の関係について解析するとともに、両作物間におけるこのような差異がどのような過程を経て成り立っているかについて総合的な検討を試みることにする。

まず、供試全作物についてTrとPnとの関係をみるために、光強度の変化により得られた値をもとに各作物毎に両要因間の相関解析を行なった。その解析により得られた回帰直線を示したのが第2図である。このTrとPnの間には、全作物とも1%有意水準で高い正の相関関係が認められた。各作物で回帰直線の傾きは異なるが、光強度の上昇につれ、PnはTrと一定の関係を保ちながら共に増大している。言えかえるならば、葉の生理的活性を示しているPnとTrが光の変化に対し、相互に極めて密接な関係をもって変化していることを示している。そして、この回帰直線の傾きが各作物で異なることは、それらの光強度の変化に対するPn, Trの反応の仕方を異にしていることを反映するものである。全体的にみると、回帰直線の傾きは、概して、C<sub>4</sub>作物で大きく、C<sub>3</sub>作物で小さい傾向にあることがわかる。これは、光強度の上昇に対しC<sub>4</sub>作物では、蒸散速度が増加する割合 ( $\Delta$  Tr) に比べ光合成速度の増加する割合 ( $\Delta$  Pn)、すなわち  $\Delta$  Pn /  $\Delta$  Tr がより高いことを表わしている。

ところで、このTrもPnも気孔を介した水蒸気拡散およびCO<sub>2</sub>ガス拡散の結果を示すものである。そこで、これらの水蒸気拡散、CO<sub>2</sub>ガス拡散の難易を示す指標と考えられるg<sub>1</sub>が、PnやTrにどのように影響しているかを検討することにする。

光変化をさせた場合のg<sub>1</sub>とTr、g<sub>1</sub>とPnとの関係については図を省略したが、第1図からもわかるように、各作物毎にこの両関係はともに正の相関にあることが予想される。事実、両関係についての相関解析の結果は共に高い正の相関が認められた (g<sub>1</sub>とTrではr=0.968~0.998, 1%有意水準, g<sub>1</sub>とPnではr=0.954~0.998, 1%有意水準)。このように各作物毎に光強度を変えてこれらの両関係をみた場合は、従来の報告<sup>13,14,17,26,31</sup>)と一致した結果が得られた。

そこで各作物間、とくにC<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>作物の比較を行なうために、反応の程度も大きく、相互の比較がしやすい強光下での値をもとに作物間の比較を試みることにする。第3図は第2表に挙げた各作物の強光下

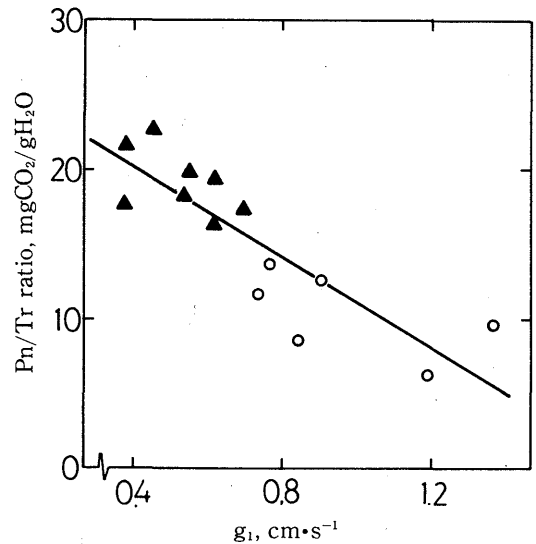


Fig. 3. Relationship between leaf conductance ( $g_1$ ) and water use efficiency (Pn/Tr) in C<sub>3</sub> (○) and C<sub>4</sub> (▲) crops. The values of plots are those obtained under high light intensity (110klx).

でのg<sub>1</sub>とPn/Tr比との関係を示したものである。両者間には高い負の相関関係が認められる。このことはg<sub>1</sub>が小さい作物、すなわち葉から外圍空気中への水蒸気の移動が少ない作物程、Pn/Tr比が高くなる傾向を示しており、この関係はC<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>両作物間でも顕著に認められる。一般に、g<sub>1</sub>は外圍空気の湿度条件によって影響されるが、本研究においてはいずれの作物も同化箱内気温30°C、相対湿度64.3±1.24%、葉面飽差9.96±1.74g/m<sup>3</sup>の条件で測定しており、同化箱内湿度環境の差が各作物間のg<sub>1</sub>を大きく変化させたとは考えにくい。また、CO<sub>2</sub>ガスの気孔拡散伝導度は、g<sub>1</sub>を一定の定数(1.6)で除すことによって得られる(但し、CO<sub>2</sub>ガス拡散と水蒸気の拡散は方向が逆である)。このようなことから考えると、g<sub>1</sub>の大きい程すなわち葉の内部から外圍空気への水のフラックスが大きい程、外圍空気から葉の内部へのCO<sub>2</sub>ガスのフラックスも同様に大きくなるであろうと考えられる。総じていえば、C<sub>3</sub>作物においてはC<sub>4</sub>作物に比べ外圍空気から葉内へのCO<sub>2</sub>の供給はより大きいものと予想される。このことは必然的にC<sub>3</sub>のCiがより



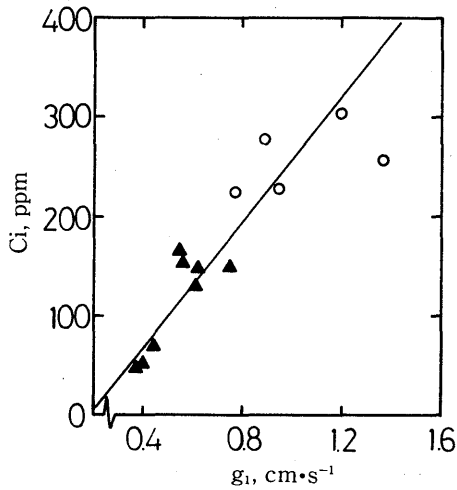


Fig. 4. Relationship between leaf conductance ( $g_l$ ) and intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) in C<sub>3</sub> (○) and C<sub>4</sub> (▲) crops. The values of plots are those obtained under high light intensity (110klx).

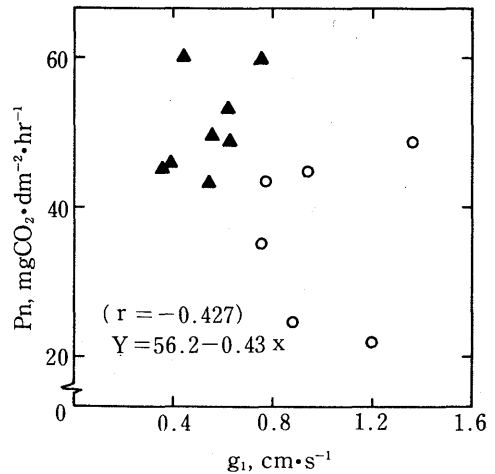


Fig. 5. The specific difference the relation between photosynthesis ( $P_n$ ) and leaf conductance ( $g_l$ ) under high light intensity (110klx).

Note. Symbols are the same as those shown in Fig. 3.

高くなるであろうと考えられる。この点を検討するために強光下における  $g_l$  と  $C_i$  の関係を示したのが第4図である。確かに  $g_l$  が大きい程  $C_i$  も高く、しかもC<sub>4</sub>作物よりC<sub>3</sub>作物で  $C_i$  が高いことがわかる。Wong<sup>31)</sup>もこれと同様な結果を報告している。

このように、C<sub>3</sub>作物では  $g_l$  も大きく、 $C_i$  も高いので光合成作用の遂行にはC<sub>4</sub>作物に比べより有利な条件にあるものと考えられる<sup>9)</sup>。そこで次に、各作物の強光下における  $g_l$  と  $P_n$  との関係を見たのが第5図である。

$g_l$  と  $P_n$  との間には密接な相関関係は認められず、同じ環境条件の下においても作物によって  $P_n$  や  $Tr$ 、あるいは  $g_l$  が大きく異なっていることを示している。しかし、概していえば、 $g_l$  が小さい作物すなわち  $C_i$  のより低いC<sub>4</sub>作物で  $P_n$  が高くなる傾向にあることを示している。

第5図でこのような傾向が認められたことは、前述の光強度を変化させた場合における各作物での  $g_l$  と  $P_n$  との間に高い正の相関が認められたことと相矛盾しているように思われるが、前者では同じ強光条件での測定結果により作物間の比較を試みたもので

あり、後者は同一作物内で光強度の変化に対する  $g_l$ 、 $P_n$  の変化の仕方を扱っているため、両者の間で比較の場面が異なっていることが、一見両者間の矛盾をひき起しているかのように見受けられる。

いずれにしても、第5図で認められるように  $g_l$  が小さいC<sub>4</sub>作物で  $P_n$  が高く、 $g_l$  の大きいC<sub>3</sub>作物で  $P_n$  が小さい傾向にあるという事実からすると、C<sub>4</sub>作物におけるこの程度の  $g_l$  は、葉内へのCO<sub>2</sub>の供給を抑制して  $P_n$  の大小を制限している要因とは考えにくい。

では何故、 $g_l$  が小さく、 $Tr$  も小さいC<sub>4</sub>作物で  $P_n$  が高いのだろうか？ 確かに、 $g_l$  も小さく  $Tr$  も小さいことは植物体が厳しい水分環境条件におかれた場合、体内の水分条件を維持する上で有効に働くものと考えられる。<sup>17,26)</sup>

縣ら<sup>1)</sup>は一日の中でも比較的均一な湿度条件となる日中に、多数のイネ科植物を用いて  $g_l$  と木部圧ポテンシャルとの関係を調査し、 $g_l$  の小さいC<sub>4</sub>植物で木部圧ポテンシャルは高い傾向にあることを明らかにしている。このような事実から考えると、本研究で得られた上述のような結果は、 $g_l$  が小さい作物程体内水分状態を高く保っているものと考えられる。

ところで、この  $g_1$  は(1), (2)式にも示したように、あくまでも葉内から外圍空気中への水蒸気の移動量としての  $Tr$  を基礎として求められるものであり、また  $C_i$  も同様である。最近、Sharkeyら<sup>27)</sup>は  $C_3$  植物を対象に  $C_i$  の直接的測定を試み、従来の(3)式を用いて計算によって求めた値と比較し、両者の値がほぼ一致することを報告している。しかし、一般に  $g_1$  の小さい値を示す  $C_4$  種についてのこのような事実は未だ確認されていない。

$C_4$  作物においても  $C_3$  作物の場合同様、計算より求めた  $C_i$  は実測値をほぼ反映しているものと仮定すると、本実験で得られた  $C_4$  作物の  $C_i$  も実測のそれを反映したものとなり、 $C_3$  作物に比べるとかなり低い  $C_i$  をもつことになる。

このようなことから考えると、 $C_4$  作物で  $Tr$ ,  $g_1$  が小さく、 $C_i$  も低いにもかかわらず  $P_n$  が高く、 $P_n/Tr$  比も高いという事実に対して次のような解釈が成り立つように思われる。

$C_4$  ジカルボン酸回路をもつ  $C_4$  作物は、体内の水ポテンシャルを常に、より高く保つ何らかの必要性から、 $g_1$  を小さくし  $Tr$  を小としている。そして、 $C_3$  作物とは異なって、附加的に備わった  $C_4$  回路が高い carboxylation efficiency を示すことにより  $C_i$  を低下させ、外圍空気と葉内の  $CO_2$  濃度差を  $C_3$  作物より大とならしめ、そのことが  $C_4$  作物で  $g_1$  が小さくても外圍空気から葉内への  $CO_2$  の供給を大きくし、高い  $P_n$  を維持しているものと考えられる。このような一連の経過の結果、 $C_4$  作物では  $P_n$  が高く、 $Tr$  を小とならしめ、 $P_n/Tr$  比が大となっているものと考えられる。

仮りに、このような解釈が成り立つとするならば、 $g_1$  は水蒸気に対する移動量に関するパラメーターとなり得ても、 $CO_2$  に対する移動量に関するパラメーターを必ずしも反映しているものとは考えられない。とりわけ、 $C_3$  作物と  $C_4$  作物のもつ生理的特性の差異を、気孔の調節作用と関連させ、この  $g_1$  の大小にもとづいて比較する場合には、その相対的な大小関係の概略はこの  $g_1$  によって示し得たとしても、その絶対値の比較には注意を要するところであろうと思われる。

このような点に関しては、今後さらに、carboxylation efficiency の評価や  $C_i$  の直接的な評価などを通じて、

$C_3$ ,  $C_4$  光合成系のより詳細な理解を必要とされることである。

さらにまた、もう一面で、 $C_3$ ,  $C_4$  作物間差を示す特徴の一つとして、 $g_1$  に顕著な差が認められることは、両作物の葉の表面に配列する気孔の geometrical property や、葉の内部構造的差異なども反映されているものと考えられる。したがって、このような観点からの追究も今後さらに深められる必要があるといえよう。

## 摘 要

本研究は、 $C_3$ ,  $C_4$  作物の光合成・蒸散および水利用効率が異なる原因を明らかにする目的で、イネ科の  $C_3$ ,  $C_4$  作物を対象に光強度を変えて両作物の光合成・蒸散の同時測定を行ない、光合成速度、蒸散速度および水利用効率に対する光強度の影響について解析し、併せて光合成速度と密接な関係にある葉内細胞間隙の  $CO_2$  濃度と気孔拡散伝導度との関係について検討したものである。

結果の概要は次のとおりである。

1. 光—光合成曲線の光飽和点は  $C_3$  作物に比べ  $C_4$  作物で高く、また強光下の最大光合成速度および弱光での光合成速度の立ち上りも  $C_4$  作物で大きかった。
2. 光—蒸散曲線は  $C_3$ ,  $C_4$  作物とも約 30klx で飽和し、 $C_4$  作物の蒸散速度は  $C_3$  作物のそれより低かった。
3. 水利用効率は、光強度に対し 10klx で  $C_3$ ,  $C_4$  作物とも飽和する変化を示し、その値は  $C_4$  作物で大きく  $C_3$  作物の約 2 倍であった。
4. 気孔拡散伝導度は両作物とも光飽和型の曲線を示し、 $C_3$  作物で大きく  $C_4$  作物で小さい値を示した。
5. 細胞間隙の  $CO_2$  濃度は光強度 20klx 以上では変化が小さく  $C_3$  作物に比べて  $C_4$  作物で低い値を示した。
6. 光合成速度と蒸散速度は、光変化をさせた本実験においては供試全作物でいずれも高い正の相関関係にあった。
7. 強光下における各作物の気孔拡散伝導度と水利用効率、および細胞間隙  $CO_2$  濃度との間には、前者で高い負の相関が、後者で高い正の相関が認められ、また気孔拡散伝導度と光合成速度の間には負の相関が認められた。このような条件の下では、 $C_3$  作物に比べ  $C_4$  作物の蒸散速度、気孔拡散伝導度は小さく細

胞間CO<sub>2</sub>濃度も低かったにもかかわらずC<sub>4</sub>作物の光合成速度は高く，水利用効率も高いことがわかった。

#### 引用文献

1. 縣 和一・川満芳信・箱山 晋・武田友四郎 1982. イネ科植物の光合成および蒸散速度に及ぼす環境要因の影響. 第3報 野外におけるイネ科C<sub>3</sub>，C<sub>4</sub>植物の蒸散速度と維管束間距離の比較. 日作紀 51 (別2) : 91-92.
2. Black, C. C. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic productions capacities. *Advan. Ecol. Res.* 7 : 87-114
3. Black, C. C. 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO<sub>2</sub> uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24 : 253-286
4. Brown, R. H. and R. E. Simmons 1979. Photosynthesis of grass species differing in CO<sub>2</sub> fixation pathways. I. Water use efficiency. *Crop Sci.* 19 : 375-379
5. Bull, T. A. 1969. Photosynthetic efficiencies and photorespiration in calvin cycle and C<sub>4</sub>-dicarboxylic acid plants. *Crop Sci.* 9 : 726-729
6. Ehleringer, J. R. and O. Bjorkman 1977. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Dependence on temperature, CO<sub>2</sub>, and O<sub>2</sub> concentration. *Plant Physiol.* 59 : 86-90
7. Ehleringer, J. R. 1979. Implication of quantum yield differences on the distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses. *Oecologia* 31 : 255-267
8. Farquhar, G. D. and K. Raschke 1978. On the resistance to transpiration of the site of evaporation within the leaf. *Plant Physiol.* 61 : 1000-1005
9. Farquhar, G. D. and T. D. Sharkey 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33 : 317-345
10. Gaastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landouwhoges., Wageningen.* 59 : 1-68
11. Hatch, M. D. and C. R. Slack 1967. Further studien on a new pathway photosynthetic carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.* 102 : 417-422
12. 長谷川史郎・奥田明男 1974. C<sub>3</sub>植物とC<sub>4</sub>植物に関する農業気候学的研究 (1) C<sub>3</sub>作物とC<sub>4</sub>作物の栽培地の分布. *農業気象* 30 : 63-69
13. 石原 邦・飯田 修・平沢 正・小倉忠治 1979. 水稻葉身の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 : 543-550.
14. ———・黒田栄喜・石井龍一・——— 1979. 同上——同化箱法と酸素電極法を用いての比較——. *日作紀* 48 : 551-556
15. Jarvis, P. G. 1971. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In : Sestak, Z., Gatspy, J. and P. G. Jarvis (eds) *Plant photosynthetic production manual of methods.* Junk the Hague pp566-631
16. Jones, H. G. 1976. Crop characteristics and the ratio between assimilation and transpiration. *J. Appl. Ecol.* 13 : 605-622
17. Korner, C. H., J. A. Scheel and H. Haver 1979. Maximum leaf conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13 (1) : 45-82
18. Kortschak, H. D., C. E. Hartt and G. O. Burr 1965. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. *Plant Physiol.* 40 : 209-213
19. Laisk, A. 1977. Kinetics of photosynthesis and photorespiration of C<sub>3</sub> plants. Moscow : Nauka. 195pp. (In Russian)
20. Ludlow, M. M. 1981. Effect of temperature on light utilization efficiency of leaves in C<sub>3</sub> legumes and C<sub>4</sub> grasses. *Photosynthesis Res.* 1 : 243-249
21. Monsi, M. and T. Saeki 1953. Über den lightfaktor in dem pflanzengesellschaften und Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J.*

- Bot. 14 : 22-52
22. Monson, R. K., R. O. Littlejohn, Jr. and G. J. Williams, III. 1982. The quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses. *Photosynthesis Res.* 3 : 153-159
23. Moss, D. N. and S. L. Rawlins 1963. Concentration of carbon dioxide inside leaves. *Nature* 197 : 1320-1321
24. Reschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26 : 309-340
25. Rawson, H. M. and J. E. Begg 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta* 134 : 5-10
26. Schulze, E. D. and A. E. Hall 1982. Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. In: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology II*. *Encyclopedia of plant physiology (new ser.)* Vol. 12-B. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp181-230
27. Sharkey, T. D., Imai, K., Farquar, G. D. and I. R. Cowan 1981. A direct confirmation of the standard method of estimating intercellular partial pressure of CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 69 : 657-659
28. 武田友四郎・福山正隆 1971. イネ科植物における光合成に関する研究. 第1報 イネ科植物の亜科レベルにおける光合成速度とその系統関係. *日作紀* 40 : 12-20
29. ———・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 : 82-89.
30. 津野幸人 1975. 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.
31. Wong, S. C., I. R. Cowan, and G. D. Farquhar 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282 : 424-426