

イネにおける出液速度の日変化およびその蒸散速度との関係について

濱田美智雄^{3)*}・山田健太^{1)**}・下田代智英¹⁾・

松元里志²⁾・角 明夫³⁾・箱山 晋^{†3)}

(¹⁾作物学研究室, ²⁾附属農場, ³⁾熱帯作物学研究室)

平成22年10月31日 受理

要 約

イネ (*Oryza sativa* L. cv. Hinohikari) 植物体内における水の挙動を知るため, 2 個体/ポット, 湛水状態で育成した個体を測定時刻別に 6 個体を用い, 地表面上約10cmの部位で切断した個体当たり出液速度の日変化を最高分けつ期の晴天日 7 月 22 日に計測するとともに, 地上部および根の乾物重, 葉面積を測定した。また同条件で育成した別の 10 個体の最上位展開葉を対象に, 同日の 6 : 30 ~ 18 : 30 まで 1 時間おきにスーパーポロメーターで蒸散速度を測定した。出液速度は夜明け前の 3 : 00 に最高値 5 g/plant・hr となったのち徐々に減少し, 15 : 00 に最少の値 1.7 g/plant・hr となる変動を示した。一方, 個体あたり蒸散速度は日の出以降急速に増加し 8 : 30 に最大値比 95% に達したが, 9 : 30 ~ 10 : 30 に一旦 20 ~ 30% 低下したのち日中に最大蒸散速度 77 g/plant・hr となり, その後は夕方に向かって減少する 2 頂型の変動を示した。午前中に蒸散速度が一旦低下した時間帯では, 雲により日射が遮られておらず, 気孔抵抗もその日の中では最小に近い値を示し吸水不足にともなう気孔閉鎖も考えられないことから, 日の出とともに高まった光合成作用で葉の細胞や組織中に一時的に蓄積された光合成産物が葉の水ポテンシャルを低下させ, その回復に蒸散流の一部が振り向けられ蒸散速度の一時的低下が生じていたことが示唆された。

キーワード: イネ, 出液速度, 蒸散速度, 日変化

はじめに

作物を対象に測定される出液速度は作物の吸水を反映した生理作用の一つであり, 根の生理的活力評価の指標として近年, 出液速度に関係した研究が多く報告されている [8, 10, 24, 31, 32]。根は本来的に土中に発達・分布するため, 掘り取り調査に多大の労力を要し根の機能評価, 役割解明には自ずと限界も伴うといえよう。出液速度は根の呼吸活性 [12, 31, 33] や窒素吸収 [8], あるいは出液中のアンモニア態窒素濃度 [31] など根の生理活性を表す要因と密接な関係を持つことが明らかにされつつある。しかし, これまでの出液速度を検討した研究報告の多くは, 根が地下部に分布するという特性上, どちらか

といえば根の部分の主対象としてその生理的側面が追及されてきたといえる。ごく当たり前のことではあるが, 根は養・水分を吸収し地上部を含めた植物体各部に輸送され, そこで営まれる生理的過程の進行に大きく関わっている。その意味では, 根で営まれる生理的過程と, 植物体の他の部位で営まれるそれとの関わりを明らかにすることは, 根の機能, 役割を理解する上で重要と考えられる。

石原ら [2, 3], 石原・黒田 [4], 石原・斉藤 [5], 平沢・石原 [16], 平沢ら [17, 18], HIRASAWA and ISHIHARA [19], HIRASAWA et al [20], HIRASAWA [21], および JIANG et al [22, 23] は培地に可溶性デンプンを加えるなど水稻根の機能低下を招く条件下で水稻葉身の気孔開度, 気孔伝導度, 蒸散速度, 木

† : 連絡責任者: 箱山 晋 (鹿児島大学農学部生物生産学科 熱帯作物学研究室)

Tel 099-285-8543, E-mail: hakoyama@agri.kagoshima-u.ac.jp

* 現所属: 福岡県筑後農林事務所八女普及指導センター, 〒834-0005 福岡県八女市大島360

** 現所属: エーザイ生科研株式会社, 〒861-2401 熊本県阿蘇郡西原村鳥子312-4

部および葉の水ポテンシャル、光合成速度ならびに葉身基部の流出速度、個体吸水速度などの変化とそれら要素相互間の関連性の解明について、いくつか手法を開発・取り入れながら植物体内での水の挙動の理解に関して一連の精力的な研究を重ねてきている。それらの現在の到達点、理解の概要は、植物による吸水、体内の水の移動（流れ）や蒸散による水の排出の主要部はオームの法則をアナロジーとして、植物体内外の水ポテンシャル差と蒸散速度の比で求められる水の通導抵抗がその多くを説明することを明らかにしている[19, 20, 21]。これらの研究に立脚して水稻では、培地環境中に十分水があるにもかかわらず、光合成の日中低下現象（昼寝現象）[4, 5]がしばしば認められることについて、光合成の盛んな日中に根からの吸水が追いつかないため、気孔を閉じて体内水分を保持する結果として光合成速度の低下を招いているとの理解を示している。このことから、日中に高い光合成を維持するには、根の受動的吸水能を高める肥培管理が肝心であると指摘している[4, 19, 20, 21]。また、JIANG et al [22, 23]は光合成の日中低下現象の解明に向けて、培地土壤中に可溶性デンプンと硫酸を施用して根の活性を変えたイネと対照のイネを用いて光合成、気孔伝導度、Rubpカルボキシラーゼオキシゲナーゼ比活性などについての日変化を比較研究し、同酵素の比活性は日中で高く両材料間で差はないが、両材料間の気孔伝導度の差が光合成の日中低下に差をもたらしていることを報告している。ただ対照区材料においても日中の光合成低下は認められるが、その理解には更なる研究情報の蓄積が必要なことを指摘している。これらの現象は、植物体内で水を媒介として同時並行的に営まれ、それぞれの過程へと進行する複数の生理作用が相互に関係した結果の現れととらえられる。この現象の理解として石原・斉藤[5]が指摘しているように浸透調節との関わりも考えられるほか、植物体内における水の流れに及ぼす組織形態的特性と関連した水の通過経路[1]なども関係しているといえよう。

本研究では根を媒介とした植物体内への水の供給・利用の場面の理解に向けて、流出速度および蒸散速度の日変化の測定を通じて、根による吸水と吸収された水の植物体内における挙動の一端を明らかにすることを目的とした。

材料及び方法

鹿児島県の水稲主力品種「ヒノヒカリ」を供試し、2005年に鹿児島大学農学部附属農場で実験を行った。5月24日ベンレート500倍液に12時間種子消毒のち浸種し、催芽種子を5月26日に200穴のセルトレイに1穴当たり1粒を播種した。8L容量のポリバケツに一定量の土壌を充填し、移植前日の6月9日に湛水状態まで水を加え、土壌をよく攪拌した。このとき元肥として、 N_2 、 P_2O_5 および K_2O をそれぞれ8%ずつ含む複化成肥料を1ポット当たり3g施肥した。移植は6月10日に1株1本植えて行い、1ポット当たり2株立立てとした。追肥は、7月8日におなじ複化成肥料を1ポット当たり3g施用した。常時湛水状態で管理し、最高分けつ期の7月23日に流出速度と蒸散速度の日変化を測定した。

流出速度は森田と阿部[27]の方法に従って、7月23日の午前0時から24時まで3時間おきにそれぞれ6個体ずつ8回測定し、6個体の平均値を各測定時刻の流出速度とした。測定の便を図るため測定前日にあらかじめ測定対象株の茎数を数え、各株の切断面が土壌表面から10cmの高さになるよう切断予定部位の茎基部側約3cmと、それより上部側約3cmを麻ヒモで結んで準備した。測定時に切断面の高さで水稻個体を鎌で切断し、あらかじめ重量を測定しておいたコットンを茎切断面にのせ、さらにコットンの表面全体をラップで覆って、株全茎からの溢液のみが吸収されるようにした。コットン設置1時間後に、ラップごとコットンを回収し重量を測定して増加重量分を1時間当たりの個体の流出速度とした。

蒸散速度は別途準備したポットの材料10個体について、スーパーポロメーター（LT-1600、ライカ社製）を用いて同日の6:30から18:30まで1時間おきに、最上位展開葉を対象に測定した。その平均値に流出速度を測定した株の葉面積を乗じ、1時間当たりの個体の蒸散速度とした。なお流出速度の測定は3時間隔、蒸散速度の測定は1時間隔で行ったため、個体当たり吸水速度の推定値を求めるに際しては、日中の流出速度平均値をもとに蒸散測定時刻に対応する流出速度を比例配分計算によって求め、同時刻の個体当たりの蒸散速度平均値と合計して個体当たり時間当たり吸水速度とした。また蒸散速度測定と同時に気孔抵抗、葉温、キューベット温度、日射強度を測定した。

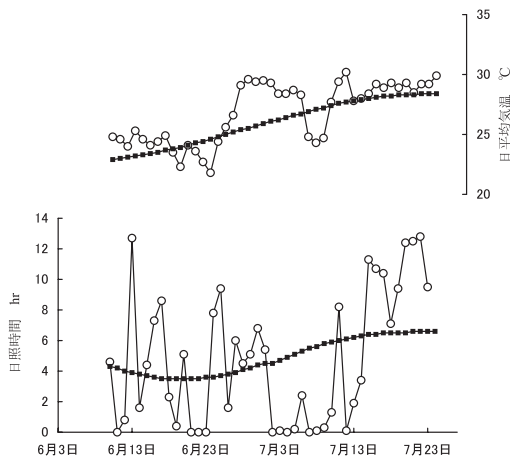
流出速度測定後、ポットから根を土壌ごと取り出

し、個体ごとの根を洗い出し、80℃、3日間通風乾燥後、重量を測定し根の乾物重とした。また、切断した地上部も個体ごとに葉身、茎、枯死部に分解し通風乾燥後の重量を測定し各器官乾物重とした。葉面積は、自動面積計（AAM-5 林電工製）で測定した。

結 果

1. 水稻生育期間における気象概況

第1図は本実験における水稻の生育期間中（6月10日～7月23日）の日平均気温と日照時間（直射日光が $0.12\text{KW}/\text{m}^2$ 以上で地表を照射した時間数）の推移を示したものである。本図の作成は鹿児島地方気象台公表のデータに依った。平年値は1971～2000年にわたる日平均気温の平均値である。移植日の6月10日以降における日々の日平均値の表示に加え6月7日を起点とした日平均値の3日間移動平均を実線により示した。6月18～24日の期間と、7月6～9日の期間で日平均気温は平年を下回ったが、その他の期間では平年値より高かった。日照時間の変動は大きいですが、6月10～12日、6月18～23日、および7月2～14日の各期間で平年値を下回った。とくに、7月2～14日の日照時間は、平年値の4割程度と極めて少なかった。しかし、他の期間では平年を上回り、期間全体では平年の約95%の日照時間であった。



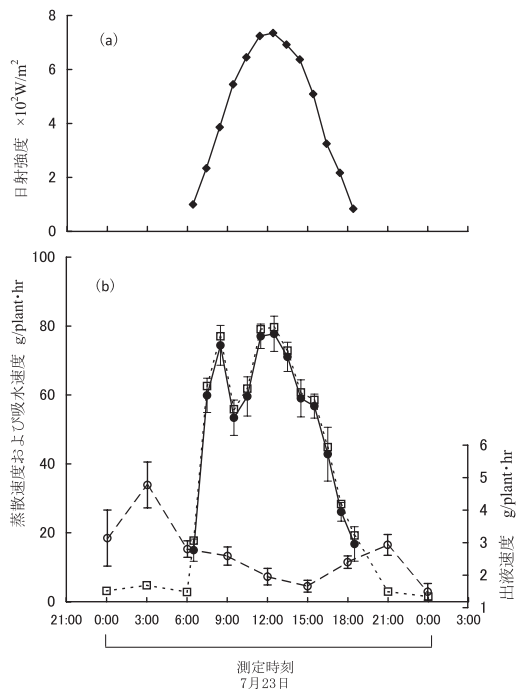
第1図. 生育期間の日平均気温と日照時間の推移 (2007/6/10～7/23)

注 一○一：2005年の日平均値、
一■一：平年（1971～2000）の日平均値

2. 出液速度と蒸散速度の日変化

第2図の(a)には日射強度の日変化を、(b)には水稻の出液速度、蒸散速度および吸水速度の日変化を示した。日射強度は6：30以降次第に増加し、ほぼ南中時に $7.35\text{W}/\text{m}^2$ に達したのち次第に低下する単頂曲線で、典型的な晴天日のパターンであった。出液速度は夜明け前の3：00に他の測定時刻の値と有意 ($p<0.05$) な差が認められ、約 $5\text{g}/\text{plant}\cdot\text{hr}$ の最大値を示した。その後時間の経過に伴って低下し、日中の15：00に当日の最大値とは有意に ($p<0.05$) 差がある $1.7\text{g}/\text{plant}\cdot\text{hr}$ の最小値となった。その後は再び緩やかに上昇し、21：00には15：00の値とは5%有意水準で差が認められたやや低いピークを示した。なお24：00には15：00と同程度の低い値であった。このように水稻の出液速度は一昼夜のうちで夜間に高く、日中とくに午後到低くなる変化を示した。

一方、6：30から1時間おきに測定した蒸散速度の日変化についてみると、日射強度が増加し始める6：30以降に蒸散速度は急速に増加し、日射強度が



第2図. 7月23日における日射強度および蒸散速度、吸水速度、出液速度の日変化

注. a) 日射強度； b) 蒸散速度 (●)，吸水速度 (□) および出液速度 (○)。
出液速度、蒸散速度の値に付したバーは標準誤差を示す。

最大値の半分に達した 8 : 30には蒸散速度が最大に近い74g/plant・hrを示した。その後 9 : 30~10 : 30に一旦20~30%程度の低下を示したのち再び増加し、日射強度がほぼ最大となった11 : 30~12 : 30には約77g/plant・hrの最大蒸散速度を示した。午後は日射強度の減少に伴って蒸散速度もしだいに低下し、18 : 30分に最低値となった。このように蒸散速度は日射強度の日変化と密接に対応した変化を示すが、9 : 30~10 : 30には蒸散速度が一旦低下したため、蒸散速度の日変化は2頂曲線的な変化となった。出液速度と蒸散速度の合計値として算出した吸水速度も、蒸散速度の大きさを反映して蒸散速度とほぼ類似の変化を示した。

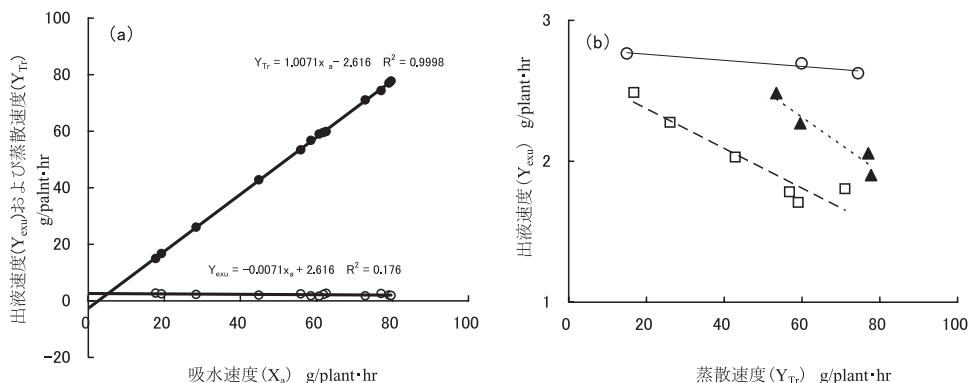
このように、蒸散速度は日射強度の増減と密接に対応して変化するのに対し、出液速度は逆に日射強度の増加に伴って低下を続け、高い蒸散速度を示す時間帯ではむしろ出液速度は低く、蒸散速度の最大値を過ぎた15時頃に出力速度は最低値となる変化を示した。また、6 : 00までと18 : 30以降の極少ない日射量の時間帯から夜間にかけては出力速度が吸水速度を上回っていたが、日中は吸水速度が出力速度を大きく上回っていた。

3. 蒸散速度と出液速度との関係

日の出から日没まで日射強度の変化と対応させたとき出力速度、蒸散速度はそれぞれ異なった変化を示したが、出力速度も蒸散速度も根から吸収された

水分が植物体内を通過して溢・排出される現象を捉えたものといえる。それらの量的な相互関係を知るため、第3図に蒸散速度と吸水速度および蒸散が行われている時間帯の出液速度と吸水速度の量的な関係を示した。第3-(a)図をみると、蒸散速度(Y_{Tr})の増加と吸水速度(x_a)の増加との間には極めて密接な($R^2=0.999$)正の相関関係が認められた。これに対し出液速度(Y_{cut})は x_a と弱い($R^2=0.176$)負の相関関係を示した。これらの結果は蒸散作用が始まる日の出頃には2.6g/plant・hr程度の水が根によって吸水補給されていることを示しているとともに、日中の Y_{Tr} の変化からみた場合、吸水された水のほぼすべてが蒸散に向けられるだけでなく、細胞・組織内に貯留する水分も僅かながら蒸散に向けられている可能性を示唆するものであった。また日中の Y_{cut} の変化は、日の出頃のその約2.6g/plant・hrをベースとして、 x_a の増加にともなって Y_{cut} は僅かずつ減少し、その減少割合は1日の平均で見た場合、 x_a の約0.7%で、日中の大きい Y_{Tr} を示す時間帯ほど Y_{cut} は小さくなることが分かった。

第3-(b)図は日中における Y_{Tr} と Y_{cut} との関係を示したものである。 Y_{cut} は Y_{Tr} の増大につれ総じて低下する傾向を示すが、 Y_{cut} と Y_{Tr} との関係は、蒸散の2頂曲線の日変化と対応して、測定時間帯別に3つの回帰直線で近似された。すなわち Y_{Tr} の増大に伴う Y_{cut} の低下度合いを示す回帰直線の傾きは①6 : 30~8 : 30の時間帯では-0.0022 ($R^2=0.919$)と小さ



第3図. 吸水速度と蒸散速度および出液速度との関係 (a), および時間帯別の蒸散速度と出液速度との関係 (b).

注. (a)図では●:蒸散速度, ○:出液速度を示す。

(b)図では○; 6 : 30- 8 : 30における値を示し、出液速度と蒸散速度との関係の回帰式は

$$Y_{cut} = -0.0022Y_{Tr} + 2.803 \quad (R^2 = 0.919),$$

$$\blacktriangle; 9 : 30-12 : 30の値を示し、両者の関係の回帰式は $Y_{cut} = -0.0198Y_{Tr} + 3.501 \quad (R^2 = 0.926),$$$

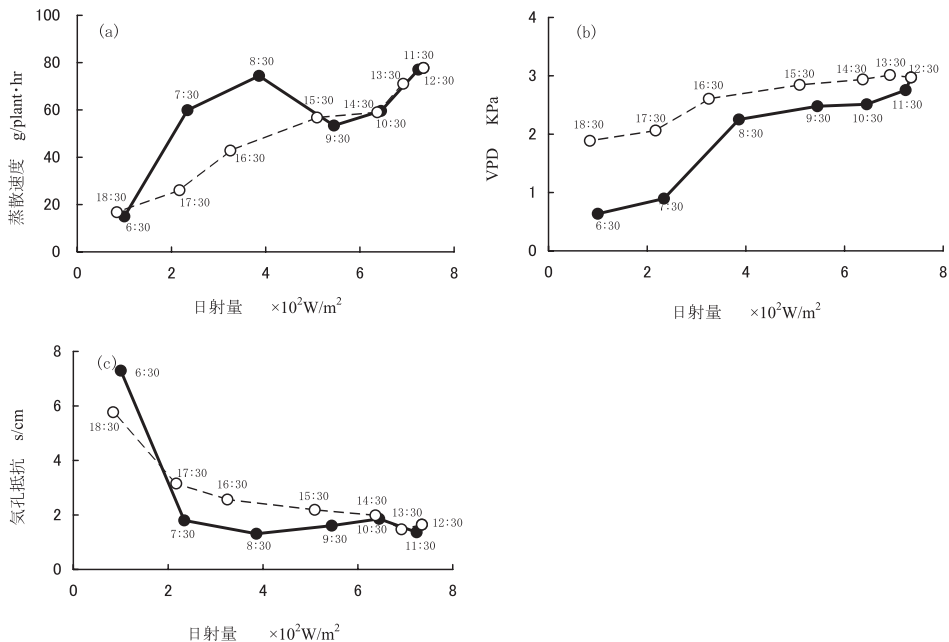
$$\square; 午後時間帯の値を示し、両者の関係の回帰式は $Y_{cut} = -0.0142Y_{Tr} + 2.660 \quad (R^2 = 0.904)$ であった。$$

なお、1日を通した全体の両者の関係の回帰式は $Y_{cut} = -0.0073Y_{Tr} + 2.609 \quad (R^2 = 0.188)$ であった。

かったのに対し、②9：30～12：30の時間帯では -0.0198 ($R^2=0.926$)と大きく、③13：30以降の時間帯では -0.0142 ($R^2=0.904$)を示した。このように Y_{Tr} の増大につれ Y_{cm} は低下するが早朝ではその低下程度が小さく、9：00前後から日中にかけては Y_{cm} の低下程度が最も大きく、午後の時間帯では夕方に向け低下した Y_{Tr} ともなって Y_{cm} の低下度合いも小さくなっていることがわかる。 Y_{Tr} が最も大きい低下を示した9：00～12：30の時間帯のうち、9：30と10：30の Y_{Tr} がかなり大きな低下を示していた。

このような蒸散の低下現象が生じる要因解明について検討することとする。はじめに日射量の増減に伴う Y_{Tr} の変化についてみると、第4-(a)図にみられるように、日射量の増加に対する Y_{Tr} の変化の様相は6：30～8：30までと9：30以降とは大きく異なり、日射当たりの蒸散量は6：30～8：30の間で大きい。日中の時間帯によってこのような差が生じる結果、1日を通してみると日射量と Y_{Tr} の関係には一種の履歴現象が認められた。また第4-(b)図に日射量の変化に対するVPD（測定時における葉温での飽和水蒸気圧とその時の気温での空気中の水蒸気圧との差）の変化を示した。早朝には相対湿度も高いためVPDも小さいが、日射の上昇とともに

に気温、葉温の上昇、相対湿度の低下などが関係しVPDが大きくなった。総じて相対湿度がやや高めに経過した午前中には日射量の増加にともなうVPDの変化が、午後と比べて低く推移した。VPDの増大は気孔閉鎖をもたらし Y_{Tr} の低下を招くが、問題の9：30、10：30の Y_{Tr} 測定時にはわずかながらVPDの上昇が認められた。しかし、第4-(c)図に示した日射量と気孔抵抗との関係を見ると、6：30～7：30の間でわずかな日射量の増加に伴い気孔抵抗は急激に小さくなり7：30以降ではすでに気孔抵抗が2以下を示し、1日を通じた最低値に近い値となっていて、14：30頃までは気孔抵抗がほぼ変わらない状態にあったといえよう。このようなことから考えて9：30、10：30の測定において Y_{Tr} が低下した原因は気孔の閉鎖によるものではないと予想される。しかもこの現象は Y_{cm} の低下割合が最も大きかった時間帯に属している(第3-(b)図)。その後14：30以降では日射量の減少にともなって徐々に気孔抵抗が増大した経緯がうかがえる。また、9：30～11：30の測定時に Y_{Tr} が一時的に低下する現象が生じた背景には、日の出後日射強度の増大につれ光合成による炭酸固定の増進や、葉肉細胞内で光合成産物の糖類などの蓄積との関わりも否定できないが、



第4図. 日射量と(a)蒸散速度, (b)葉温での飽和水蒸気圧とその葉の外圍空気温度の水蒸気圧との差 (VPD), および(c)気孔抵抗それぞれとの関係。記号は ●—●：午前, - - ○ - - : 午後 を示す

本実験では光合成速度、葉内の糖類など光合成産物を測定していない。

考 察

本研究は、根を媒介とした植物体内への水の供給・利用の場面について、出液速度および蒸散速度の日変化の測定から、1日のうちに変化する日射量や気温、VPDなどの環境要因によって根による吸水や植物体内における水の振る舞いの一端を明らかにしようとした。

ポットで湛水栽培した最高分げつ期の水稲品種「ヒノヒカリ」の出液速度は明瞭な日変化をすることが認められた。すなわち3:00頃に約5g/plant・hrの最大出液速度を示したのち、明け方に向かって低下し、日の出後に増加する蒸散速度とは逆に、なお徐々に低下を示して15:00頃に約1.7g/plant・hrの最少となった。夕方には蒸散速度の減少と呼応して出液速度は一転徐々に増加を示し、21:00頃に約3g/plant・hrの出液速度に回復した。この日変化の過程の中で、蒸散速度は日射強度の増大とともに増加したが、9:30~10:30には蒸散速度はいったん低下を示す2頂型曲線の日変化を示した。

出液速度の日変化については、接ぎ木および非接ぎ木キュウリ[24]、トマトとキュウリ[25]、トマト[26]、圃場栽培トウガラシ、メロン、ポット栽培メロン[28]、圃場栽培トウモロコシ[29]、小麦[7]、イネ[30]など各種作物で報告されている。これらの報告のほとんどは、午前中の比較的早い時間帯(8:00~11:00頃)に高い出液速度を示すイネ、コムギ、トウモロコシなどと正午頃の日中に高い出液速度を示すトマト、キュウリ、メロンなどの果菜類とでは最大の出液速度となる時間帯に幾分の違いはあるにしても、いずれも日中に出液が高まるという報告例が多い。本研究におけるイネの出液速度はむしろ夜間で高く、日中に低下を示す結果となり、既往の研究結果とは符合しなかった。このような結果となった理由は明らかではない。おそらく品種、気候・栽培条件、測定時の植物の発育段階、植物体内生理的要因などさまざまな原因が考えられるが、本研究における出液速度測定に際してはあらかじめ切断部位の上下3cm程の個所を紐で結束したことが影響していたとも考えられる。すなわち出液測定時には切断した葉鞘の切り口より約3cm下部が麻紐で縛られていたことにより、葉鞘の柔組織細胞や細胞間隙

を通過する上昇流が抑制され、根における吸水・通水機構のうちの根の表皮あるいは外皮から導管へと向かう放射方向の水の流れ[1]が強調された結果とも考えられる。

維管束植物であるイネの根の構造は茎や葉と同様に基本的には表皮組織系、維管束組織系、基本組織系からなり、最内部に維管束系と基本組織系で構成される中心柱を有し、その外側を1層の内皮細胞層が取り囲む。内皮細胞から外皮細胞に至る多層の柔細胞により基本組織系としての皮層が形成され、表皮細胞や根毛など根の表面を覆う表皮組織系へとつながっている。皮層には離生的細胞間隙がみられるほか、イネなどの沼沢植物では皮層細胞が崩壊してできる破生的細胞間隙が茎から根へと連絡する通気系も発達する。また内皮の細胞壁にはスペリンやリグニンが沈着した細長い帯状のカスパリー線が発達し、内皮細胞壁を通じた水や物質の移動を抑制する重要な役割を果たしているといわれている[11, 14]。基本的にはカスパリー線によって内皮を通る水の透過が完全に遮断されるわけではなく、原形質を通じた通過や内皮のところどころに細胞壁の肥厚を生じない通過細胞があって、皮層と維管束間の水の通過を可能にしていると考えられている[14]。一般的には根の表皮、根毛で取り込まれた水は皮層組織を放射状の経路で通過し、内皮を経て導管に輸送され、導管を通じて茎、葉など植物体の各部位の水ポテンシャル勾配にしたがって移動すると説明され[19, 20]、そのモデルも提唱されている[1]。

このような根の構造的成り立ちを考えると、皮層に取り込まれた水はすべて内皮細胞を通過して導管に移動したのち植物体各部位に輸送されるのか、あるいは水移動に抵抗の大きい内皮を通過するのは取り込まれた水の一部で、ほかは皮層組織を上昇する可能性はないのかなどについては検討される余地があると考えられるが、この点については今後の研究に待ちたい。

本研究における蒸散速度、出液速度の日変化の結果は、いずれも根を介した吸水に基づいたものと考えられるので、蒸散が盛んな日中に根から取り込まれた水(吸水量)のうち、蒸散、出液にそれぞれどれくらいの割合で使われるのかについて検討した。その結果量的な関係のみでみる限り、日中は吸水した水のほとんど全てが蒸散に利用されるだけでなく、体内細胞、組織中に保持されていた水が僅かながら蒸散に向けられており、その量はおおむね吸水量の1

%弱に相当するであろうことが推測された(第3-(a)図)。このことと密接に関係して、日中の蒸散速度増大に伴って出液速度の低下傾向が認められたが、その低下の仕方は時間帯により異なり、6:30~8:30の間では低下の程度が小さかったのに対し9:30~12:30の間では大きかった(第3-(b)図)。その後の午後の時間帯では夕方に向け蒸散速度の減少に伴って出液速度の回復する傾向が認められた(第3-(b)図)。平沢ら[18]は水稻品種「マンリョウ」を用い、重量法で蒸散量を評価するとともに、同じ時間帯にポトメーターによる吸水量測定をおこなって吸水量と蒸散量の日変化を調べ、両者の相互関係を論じている。それによると16:00ころまでは蒸散量が最大 $1\text{ g/dm}^2\cdot\text{hr}$ ほど吸水量を上回ることを示す実験データを報告している。平沢ら[18]のこの結果は16:00頃までは植物細胞・組織に保持されていた水分の一部が蒸散に関与していたことを示すもので、本研究で認められた結果もそれと矛盾しないといえる。日中、蒸散速度の増大に伴って植物体中に保持されている水が蒸散に向けられる量は極めてわずかであるが、そのような現象が生じていることは確かであろう。ただしその場合、蒸散に向けられた一部の細胞・組織内の水損失分は根からの吸水で補われ、当然のことながら細胞・組織内の水は常に動的に変化しているものと考えられる。しかし吸水速度、蒸散速度、出液速度の量的な関係でとらえる限り、細胞・組織内の水の動的な変動を把握することは困難である。ただ、第3-(b)図に示したように、蒸散速度と出液速度との時間帯別の相関関係が異なることから、植物細胞・組織中での水の保持され方は光合成をめぐる生理活性が時間帯によって動的に変化している可能性も考えられる。

本研究ではまた、蒸散速度が9:30~10:30の間で大きく減少しその後回復する2頂型曲線の日変化を描くことが認められた。上述したように吸水した水のほとんどが蒸散に使われていたこと、この時間帯の出液速度も約 $2.5\text{ g/plant}\cdot\text{hr}$ で15:00頃の最小値より大きかったことなどからこの時間帯における細胞・組織中では比較的高く水が保持されていたと考えられる。またその時間帯には日射強度の低下も、蒸散速度に影響を及ぼすVPDの増加も、またVPD変化の影響を受けやすい気孔抵抗の大きな変動も共に認められず、1日のうちではむしろ最小値に匹敵する気孔抵抗であったことから、気孔閉鎖は生じて

いなかったと考えられた(第4-(c)図)。それにも拘わらず、蒸散速度の低下が生じるという現象が認められた。このことは日射強度と蒸散速度との関係が午前と午後では大きく異なり、とくに8:30までの時間帯では日射強度に対する蒸散速度が格段に高いのに対し、9:30分以降の時間帯では日射強度が大きくても蒸散速度は低下するという履歴現象が認められた(第4-(a)図)ことから首肯される。晴天で生理活性の盛んな日中、とりわけ10時前後以降に気孔閉鎖を直接的原因としない蒸散速度の低下が生じる背景には、光合成活性の増大に伴って葉の細胞・組織内に光合成産物の一時的な蓄積が生じることが関わっているとも予想される。

従来、光合成速度の日変化については、光合成の日中低下現象(光合成の昼寝現象)がしばしば指摘されている[4, 5, 13]が、これも光合成の日変化を光強度との関係で整理した場合に認められる履歴現象と密接に関わっているといえる。蒸散速度の日変化を光強度との関係で整理して履歴現象を論じた報告例は少ない[3, 5, 20]。光合成に関する履歴現象をめぐる解釈として、日射の強い日中の時間帯に日射強度に応じた光合成速度が十分に発揮されないのは、葉の水ポテンシャル維持に根からの水供給が間に合わず、気孔閉鎖が生じるという捉え方もある[5, 20]。その一方で、人為的にVPDを小さくした場合には拡散伝導度も増大し光合成速度の飽和値も高まる[5]という報告もある。前者の例に比べ後者の例では外圍湿度環境が人為的に改善されているものの、根からの吸水を抑制する特別な処理が行われているわけではない。したがって、前者の例のように十分水がある状態でも吸水が間に合わないことが日中の光合成速度の低下を招くとにわかに結論付けられるとは言い難い。しかし後者の石原・斉藤の報告[5]では、VPDを小さく制御することで拡散伝導度が増加し光合成速度も増加したが、蒸散速度は低く保たれているという現象も生じており、光飽和条件下における拡散伝導度と光合成速度との関係は1日の日変化全体を通した両者の関係とはやや趣を異にし、光飽和条件下では浸透調節も含めた水要因の影響が推測されることを考察している[5]。この点に関しては葉の水ポテンシャル低下と関連させたカーボキシレーション・エフィシェンシー[6, 13]やRubisco活性[6]、葉内炭水化物の動向[9]などから検討されている例もあるが、いずれも光合成作用に主眼をおいたもので、蒸散作用との関連を含めて検討されている例は

ほとんどない。JIANG et al [22, 23]は土壤中に可溶性デンプンと硫酸を施用して根の生理活性を低下させる処理をした水稻とその処理を施してない対照水稻を用いて、両者の根の生理活性に差が認められることを確認すると共に、両者間の光合成速度、拡散伝導度などの日変化を比較している。対照区水稻では午前と午後の光合成速度に差がないのに対し、根の生理活性を低下させた区的水稻では午前と午後後の光合成速度が低かったが、Rubisco比活性の日変化には両処理水稻間で差はなく、Rubiscoの初期活性も日中高い活性レベルを示して午前と午後で活性に差がなかったことから、処理水稻における日中の光合成低下は蒸散の盛んな日中に拡散伝導度が低下した影響が大きいためと考察している。しかし彼らの対照区水稻でも拡散伝導度は日中に低下しているが、その点については触れられていない。このように拡散伝導度は光合成速度とも、蒸散速度とも密接に関わっているため、光合成の日中低下現象や本研究で観測されたような午前中の比較的VPDの小さい時間帯における蒸散速度の低下には、細胞・組織等への光合成産物の蓄積程度が拡散伝導度を抑制している場面も否定できず、この点の解明が進められる必要もあろう。

本研究においては、蒸散が行われる日中では蒸散速度が大きいほど出液速度が小さくなるという結果が得られたが、平沢ら[17]は、受動的吸水に左右される蒸散と能動的吸水に左右される出液とを直接関連づけて考えることは出来ないとの前提をおいた上で、葉面積ベースで表した蒸散が盛んな時の蒸散速度と出液速度の量的関係を比較し、出液速度は蒸散速度の1割弱と推定している。蒸散の行われている日中について測定時刻ごとに蒸散速度が出液速度の何倍に相当するかを本研究結果から算出してみると、日の出直後あるいは日没前の約5倍から、正午を中心とした時間帯で約40倍とかなり大きな変異を示し、日中全体の平均としては25倍ほどであった。平尾ら[15]はアジアイネ (*O. stiva*: Os) 4品種・系統とアフリカイネ (*O. glaberrima*: Og) 4系統を用い、播種後53日目に重量法により測定した蒸散速度と次の日に測定した出液速度との関係を比較し、OgはOsに比べ蒸散速度、出液速度はともに大きいことを指摘している。彼らのデータから蒸散速度が出液速度の何倍に相当しているかを推測してみると、Osでは26~46倍、Ogでは20~39倍となり、本研究結果とおおむね類似した値といえる。HIRASAWA et

al [20]は低照度条件下、高湿度環境下、あるいは土壌に可溶性デンプンを添加した条件下などでイネを育て、根の吸水能力を実験的に変えて蒸散速度と出液速度を比較し、両者が共に影響される場合とそうでない場合があることから両者の間では直接的な関係はないことを報告している。本研究ではまた、日中のそれぞれの時間帯の蒸散速度と出液速度との間で異なる関係が認められたが、日変化の過程の中で同じ蒸散速度であっても出液速度への影響の程度は時間帯に応じて異なっていること、換言すれば細胞・組織内への光合成産物蓄積の影響なども予想される。本研究のように蒸散速度と出液速度の関係を直接的に比較した例は少ないが、植物体内の水の動向が植物体内で営まれるほかの生理作用とどのような関係をもって成り立っているかを明らかにするために、更に詳細な実験的検討が待たれるところである。

引用文献

- [1] 荒木英樹：作物根系の水吸収パターン。根の研究, 11(2), 51-56 (2002)。
- [2] 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)。
- [3] 石原 邦・平沢 正・飯田 修・木村昌久：水稻葉身の蒸散速度、気孔開度、気孔伝導度、木部の水ポテンシャルおよび葉の水ポテンシャルの日変化。日作紀, 50(1), 25-37 (1981)。
- [4] 石原 邦・黒田栄喜：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(4), 458-464 (1986)。
- [5] 石原 邦・斉藤邦行：湛水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について。日作紀, 56(1), 8-17 (1987)。
- [6] KANECHI M., N. UCHIDA, T. YASUDA, and T. YAMAGUCHI: Non-stomatal inhibition associated with inactivation of rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded condition. *Plant & Cell Physiol.*, 37(4), 455-460 (1996)。
- [7] 小柳敦史：圃場におけるコムギ根系の能動的吸水に影響を与える諸要因。根の研究, 4, 39-42 (1995)。
- [8] 居 静・山本由徳・宮崎 彰・吉田徹志・王 余龍：中国産多収性水稻品種揚稲4号の出液速度と窒素吸収量に及ぼす肥料の種類と施肥量の影響。日作紀, 75(3), 249-256 (2006)。
- [9] SINGAAS E. L., ORT D. R., and DELUCIA E. H.: Diurnal regulation of photosynthesis in understory sapling. *New Phytol.*, 145, 39-49 (2000)。
- [10] 下田代智英・藤元優子・佐々木修・松元里志：西南暖地における普通期作水稻の出液速度と収量構成要素との関係。

- 鹿大農学術報告, 57, 5-12 (2007).
- [11]田中典幸: 作物の根に関する研究. 日作紀, 43(2), 291-316 (1974).
- [12]津野幸人・山口武視・鉈口浩之: 低夜温による水稻光合成の低下と根の活力との関係. 日作紀, 58(4), 598-604 (1989).
- [13]TENHUNEN, J.D., O.L. LANGE, J. GEBEL, W. BEYSCHLAG and J.A. WEBER: Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. *Planta*, 162, 193-203 (1984).
- [14]中山 剛: <http://www.biol.tsukuba.ac.jp/~algae/BotanyWEB>. (2005).
- [15]平尾健二・荒牧英樹・武藤元気・今村大二・磯谷昭雄: アフリカイネ, *Oryza glaberrima* Steud., の乾物生産および給水機能に関する種特性について. 福岡教育大学紀要, 55, 第3分冊, 43-52 (2006).
- [16]平沢 正・石原 邦: 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第1報 葉身の水ポテンシャル・葉面積当たり含水量・水欠差について. 日作紀, 47(4), 655-663 (1978).
- [17]平沢 正・荒木俊光・松田永一・石原 邦: 水稻葉身基部の出液速度について. 日作紀, 52(4), 574-581 (1983).
- [18]平沢 正・荒木俊光・石原 邦: 水稻の吸水速度と蒸散速度の相互関係について. 日作紀, 56(1), 38-43 (1987).
- [19]HIRASAWA T. and K. ISHIHARA: On resistance to water transport in crop plants for estimating water uptake ability under intense transpiration. *Jpn. J. Crop Sci.*, 60(1), 174-183 (1991).
- [20]HIRASAWA T., M. TSUCHIDA and K. ISHIHARA: Relationship between resistance to water transport and exudation rate and the effect of the resistance on the midday depression of stomatal aperture in rice plants. *Jpn. J. Crop Sci.*, 61(1), 145-152 (1992).
- [21]HIRASAWA T.: Root characteristics in the view of transpiration and photosynthesis. In ABE J. and MORITA S. eds. *Root system management that leads to maximize rice yields*. JSRR, Tokyo., 26-27 (1997).
- [22]JIANG D.A., T. HIRASAWA and K. ISHIHARA: Depression of photosynthesis in rice plant with low root activity following soluble starch application to the soil. *Jpn.J.Crop Sci.*, 63(3), 531-538 (1994).
- [23]JIANG D.A., T. HIRASAWA and K. ISHIHARA: The difference of diurnal change in photosynthesis in rice plants with different root activities induced by soluble starch application to the soil. *Jpn.J.Crop Sci.*, 63(3), 539-545 (1994).
- [24]MASUDA M., and K. GOMI: Diurnal changes of the exudation rate and the mineral concentration of grafted and non-grafted cucumbers. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, 51(3), 293-298 (1982).
- [25]榊田正治: トマトおよびキュウリの真昼と真夜中における木部いつ泌液の無機成分濃度. 園学雑, 58(3), 619-625 (1989).
- [26]榊田正治・島田吉裕: トマト木部いつ泌液における無機成分濃度の日変化およびその濃度に及ぼす光強度と苗齢の影響. 園学雑, 61(4), 839-845 (1993).
- [27]森田茂紀・阿部 淳: 出液速度の測定・評価法. 根の研究, 8, 117-119 (1999).
- [28]森田茂紀・豊田正範: メキシコ合衆国バハ・カリフォルニア州の沙漠地域で点滴灌漑栽培したトウガラシとメロンの収穫期における出液の速度と成分. 日作紀, 69(2), 217-223 (2000).
- [29]森田茂紀・岡本美輪・阿部 淳・山岸順子: 圃場で栽培したトウモロコシの出液速度と根量との関係. 日作紀, 69(1), 80-85 (2000).
- [30]森田茂紀・阿部 淳: 水田で栽培した水稻の出液速度の日変化および生育に伴う推移. 日作紀, 71(3), 383-388 (2002).
- [31]山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子: 登熟期における水稻茎基部からの出液中のアンモニア態窒素濃度ならびに出液中の珪酸:カルシウム比と根の呼吸速度との関係. 日作紀, 64(3), 529-536 (1995).
- [32]山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子: 水稻の茎基部からの出液速度に関与する要因の解析. 日作紀, 64(4), 703-708 (1995b).
- [33]山口武視・櫻井麻千子・中野淳一・田中朋之: 根域制限が水稻茎基部からの出液速度に及ぼす影響. 日作紀, 69(別2), 270-271 (2000).

Diurnal Change of Exudation Rate in Rice Plant (*Oryza sativa* L.) and its Relation to Transpiration Rate

Michio HAMADA^{3)*}, Kenta YAMADA^{1)**}, Tomohide SHIMOTASIRO¹⁾,
Satoshi MATSUMOTO²⁾, Akio SUMI³⁾ and Susumu HAKOYAMA^{†3)}

(¹⁾Laboratory of Crop Science, ²⁾Experimental Farm, ³⁾Laboratory of Tropical Crop Science)

Summary

To understand the water behavior in the rice plant (*Oryza sativa* L. cv. Hinohikari), the diurnal changes of exudation rate and transpiration rate were measured at the maximum tiller number stage on a clear day (23 July, 2005). Thirty two pots selected for measurements were maintained in a submerged condition and each pot had 2 plants. The exudation rate of 6 plants was measured at three-hour intervals. A supper-porometer (LI-1600, Li-Cor Co., Ltd.) was used for the measurement of the transpiration rate in the uppermost elongated leaf on main stem of another 10 individual plants. The maximum exudation rate (5g/plant·hr) was observed at pre-dawn, whereas the minimum rate (1.7g/plant·hr) was observed at 15:00. On the other hand, the transpiration rate increased rapidly with the increasing light intensity after sunrise and it reached a maximum at midday, but a temporary and slight depression of the rate were observed during 9:30-10:30 in spite of there being no sunlight depression nor any increase in stomatal resistance. It was suggested that the low transpiration rate observed at mid-morning had been brought about by a partial use of up-stream water for transpiration to compensate low leaf water potential caused by a temporary accumulation of the photosynthates in photosynthetic cells and around their tissues, in accordance with the abrupt activation of photosynthesis with increasing sunlight intensity during the morning clear days.

Key words: diurnal change, *Oryza sativa* L., exudation rate, transpiration rate

†: Correspondence to : Susumu HAKOYAMA (Laboratory of Tropical Crop Science)

Tel 099-285-8543, E-mail: hakoyama@agri.kagohima-u.ac.jp

* present address : Yame dissemination center for the improved agricultural methods, Chikugo prefectural office of Agriculture and Forestry, Yame 834-0005, Fukuoka.

** present address : Eisai seikaken Co., Ltd., Toriko, Nisihara, Aso 861-2401, Kmamoto.