大気湿度が水稻の生育ならびに生理に及ぼす影響

第6報 大気湿度が水稻模擬個体群の 光合成速度に及ぼす影響

平井源一・中山登・北宅善昭*・稲野藤一郎*
中條博良*・湊公美**・田中修**

(大阪学院大学, *大阪府立大学農学部, **甲南大学理学部)

平成元年1月30日受理

要旨: 大気湿度が水稻個体群の光合成速度に及ぼす影響を明らかにするために、模擬個体群 (120×60 cm, 栽植密度約 40 本/dm², 葉面積指数 6~7, 草高約 30 cm, 葉齢約 6) を用い、22, 28, 34°C の気温で、大気の相対湿度の変更に伴う光合成速度の差異を人工光下で調べた。さらに、大気の相対湿度が模擬個体群上層部の葉身の気孔開度、葉温に及ぼす影響を調べ、これらと模擬個体群の光合成速度との関係を検討した。その結果は次の通りである。

1. 水稻模擬個体群の光合成速度は、相対湿度の上昇、下降に伴い、速やかに増大、減少した。相対湿度 60% における光合成速度は気温の上昇に伴い増大したが、90% においては、気温 28°C までは増大し、34°C になると減少した。

2. 相対湿度の上昇、下降に伴い、模擬個体群の上層部における葉身の気孔開度は速やかに増大、減少し、その傾向は気温が高いと著しかった。一方、葉身は概して気温より低く、相対湿度の上昇、下降に伴い速やかに上昇、下降した。葉温と気温の差は、両湿度条件ともに気温が高い程大きくなり、その傾向は相対湿度 60% で著しかった。

以上のように、大気の相対湿度は模擬個体群の光合成、気孔開度および葉温に速やかに影響することが明らかになった。また、光合成速度と気孔開度、葉温との関係を検討した結果、相対湿度の変更に伴う光合成速度の変化には、葉温が適温域内にある場合は主として気孔開度が関与し、適温域外にある場合は、さらに葉温が関与すると考えられた。

キーワード: 気孔開度、光合成速度、個体群、水稻、相対湿度、葉温。

Studies on the Effect of the Relative Humidity of the Atmosphere on the Growth and Physiology of Rice Plants VI. Effect of ambient humidity on the photosynthetic rate of a rice plant population model: Gen-ichi HIRAI, Noboru NAKAYAMA, Yoshiaki KITAYA*, Toichiro INANO*, Hiroyoshi CHUJO*, Naomi MINATO** and Osamu TANAKA** (*Osaka Gakuin University, Suita 564, Japan; *The college of Agriculture, University of Osaka Prefecture, Sakai 591, Japan; **Department of Biology, Faculty of Science, Konan University, Kobe 658, Japan.*)

Abstract: The effect of ambient humidity on the photosynthetic rate of a rice plant population model (area: 120×60cm, Planting density: about 40 plants/dm², leaf area index: 6~7, plant height: about 30cm, plant age in leaf number: about 6) was investigated at the air temperatures of 22, 28 and 34°C under artificial light. The stomatal aperture and the leaf temperature of leaves in the upper part of the plant population were also determined. The results obtained are as follows.

1. The photosynthetic rate of a rice plant population responded quickly to the changes in the relative humidity: the rate increased with the rise of humidity and decreased with its fall.

2. The stomatal aperture and the leaf temperature in the upper part of a population also quickly changed in proportion to relative humidity.

These results suggested that the photosynthetic rate of a rice plant population responded quickly to humidity changes through the rapid change of stomatal aperture mainly, and also suggested that the increase of the leaf temperature with the increase of humidity enhanced the photosynthetic rate of the plant population at a low temperature (22°C) and suppressed the rate at a high temperature (34°C).

Key words: Leaf temperature, Photosynthetic rate, Population, Relative humidity, Rice, Stomatal aperture.

平井らは、これまで大気湿度が水稻の生長ならびに生理に及ぼす影響について調べ、高湿度条件では低湿度条件と比較して、出葉速度が速まり⁸⁾、葉面積、葉身長が増大し⁹⁾、葉の老化が遅延する¹¹⁾ ことなどを明らかにした。さらに、これらの影響は、高

湿度条件における光合成速度の高まりに起因することを示唆した¹⁰⁾。光合成測定時の高湿度条件で光合成速度の高まることは他にも報告されている^{17,18,19,21)}。しかし、これらの知見はいずれも単葉または個体数の比較的少ない実験条件で得られた結

果であり、個体群を対象とした研究はほとんど見られない。近年、単葉で得られた結果からシミュレーションにより個体群の光合成を評価しようとする研究¹³⁾もあるが、未だ充分ではない。そこで本報では、実際に水稻個体群を作り、単葉で得られた知見が個体群にも当てはまるかどうかを調べた。さらに、大気湿度の変更に伴う光合成速度の変化と葉温および気孔開度の変動との関係を検討し、光合成速度の変化の要因を明らかにしようとした。

材料と方法

(1) 供試個体群の育成

礫を入れたプラスチック製の育苗箱 (60×30 cm, 深さ 3 cm) に、供試品種晴々の催芽種子を一箱当たり 25 グラム (約 950 粒) 播種した。発芽から光合成測定までの約 2 週間は、自然光の下、気温約 30°C、相対湿度約 60% に制御した温室内で木村氏 B 液²⁾ を用い、礫耕法によって栽培した。その間に適宜間引きを行って、栽植密度 40~50 本/dm²、葉面積指数 6~7、草高約 30 cm、葉齢約 6 の個体群を育成した。

(2) 光合成速度の測定

上記の育苗箱 4 個を植物育成用風洞²²⁾ (育成室: 150×80 cm, 高さ 80 cm) 内に搬入して水稻模擬個体群を作った (以下、単に個体群)。風洞内の環境条件は、気温 28.0°C、相対湿度 60%、風速 0.5 m/sec とし、12 時間明期 (6~18 時: 光強度 0.3 cal/cm²/min) - 12 時間暗期 (18~6 時) の日長で 2 日間人工光 (東芝陽光ランプ) に馴化させた後、乱流理論に基づく空気力学的方法¹⁴⁾ により光合成速度を測定した (実験 1, 2)。この方法は、乱流境界層内における 2 高度間の CO₂ 濃度差に風速の垂直分布より求めた乱流拡散係数を乗じて、水稻個体群内への CO₂ 拡散速度を求め、これより光合成速度の値を算出するものである。なお、2 高度間の CO₂ 濃度差は水稻個体群の風上側前縁から 105 cm で、個体群上 2 cm と 6 cm との間で求めた。風速の測定には熱線風速計 (日本科学工業アネモマスター 6071)、CO₂ 濃度の測定には差型赤外線 CO₂ 分析計 (富士電気 ZALDA 262-11) を用いた。

(3) 葉温、気孔開度の測定

いずれの測定項目も水稻個体群の風上側前縁より 105 cm の位置において行った。葉温は個体群の上層部に繁茂する完全展開葉の葉身背軸面の中央部に熱電対 (RKC, model ST50) を 1 葉当たり 1 点、5

葉に接着し、得られたおのおのの温度を平均して求めた (実験 3, 4)。気孔開度は完全展開した先端葉の葉身背軸面中央部に石原の改良浸潤液¹⁶⁾ を滴下して求めた。なお、1 回の測定には 5~6 個体を用いた (実験 5, 6)。

(4) 実験条件の制御

風速 1 m/sec、光強度 0.3 cal/cm²/min とし、相対湿度は 60% と 90% に設定した。相対湿度の上昇あるいは下降にはそれぞれ約 10 分を要した。実験時の気温および湿度の制御は育成室内風下側、高さ約 50 cm (個体群上約 20 cm) の位置に吊下型熱電対乾湿計を設置して行い、制御状況は、設定気温 ± 1.0°C、設定湿度 ± 3% であった。

実験結果

(1) 大気の相対湿度が光合成速度に及ぼす影響 (実験 1, 2)

気温 28°C の下で、植物育成用風洞内の相対湿度を 90 分間隔で 60%—90%—60% に変更した場合 (実験 1) における光合成速度の推移を第 1 図に示した。相対湿度を 60% から 90% にすると、光合成速度は約 7 g CO₂/m²/hr から湿度変更開始後速やかに増大を始め、60 分後に約 9.5 g CO₂/m²/hr となってほぼ平衡に達した。さらに、90 分後に 60% にすると光合成速度は速やかに減少し、18 分後には約 7.5 g CO₂/m²/hr でほぼ平衡に達した。異なる個体群を用い、さらに 3 回反復したが、いずれも

Fig. 1. Effect of relative humidity (R.H.) on the photosynthetic rate (Pn) of a rice plant population. Planting density: 41.7 plants/dm², Leaf area index: 6.2, Plant height: 25cm, Plant age: 6.0. Air velocity, air temperature and light intensity at 20cm above the population were 1.0m/sec, 28°C and 0.3cal/cm²/min, respectively. The humidity was changed 90-(↑) and 180-min(↓) after the start of determination.

Fig. 2. Effect of relative humidity (R.H.) on the photosynthetic rate (Pn) of a rice plant population under different air temperature (T_a). Planting density: 50.5 plants/dm², Leaf area index: 4.4, Plant height: 32cm, Plant age: 6.0. Air velocity and light intensity were 1.0m/sec and 0.3cal/cm²/min. The humidity was changed 60-min (↑) after the start of determination.

ほぼ同様な結果を得た。

以上から、水稻個体群の光合成速度は、気温 28°C では相対湿度の上昇、下降に伴って速やかに増大、減少することが明らかとなったので、次に気温を変えて個体群光合成速度に及ぼす湿度の影響を比較した(実験 2)。その結果は第 2 図に示すように、気温 22, 28, 34°C で、それぞれ相対湿度を 60% から 90% に上昇させた場合、いずれの気温でも光合成速度は速やかに増大した。また、気温 28°C では 22°C に比べて、光合成速度はいずれの相対湿度でも大きかった。一方、気温 34°C の場合には 28°C に比べて、相対湿度 60% では光合成速度はほぼ同程度であったが、90% では小さかった。同一個体群を用い、さらに 3 回反復したが、いずれもほぼ同様な結果を得た。

(2) 大気の相対湿度が個体群上層部の葉温に及ぼす影響 (実験 3, 4)

相対湿度の変更に伴う個体群上層部の葉温の変動を気温 28°C で経時的に調べた(実験 3)。第 3 図に示すように、相対湿度を 60% から 90% に変更すると、葉温は相対湿度の上昇とほぼ同時に上昇を始め、10 分後には約 23°C から約 27°C となり平衡に達した。さらに 90 分後に相対湿度を 60% に変えると、ほぼ同時に葉温は低下を始め、10 分後には実験開始時と同様に約 23°C になった。

以上の結果、個体群上層部の葉温は相対湿度の上昇、下降に伴って速やかに上昇、下降することが明らかになった。

そこで 22, 28, 34°C の各気温において、個体群上層部の葉温が相対湿度の変更によりどの程度異なるかを、おのおのの湿度条件に 60 分おいた後に調べた(実験 4)。その結果は第 1 表に示すように、

Fig. 3. Effect of relative humidity (R.H.) on leaf temperature (T_l) of leaves in the upper part of a rice plant population. Planting density: 48.6 plants/dm², Leaf area index: 6.1, Plant height: 26cm, Plant age: 5.3. Air velocity, air temperature and light intensity were 1.0m/sec, 28°C and 0.3cal/cm²/min, respectively.

葉温は相対湿度 60% では設定気温よりも低く、その差は設定気温が高いほど大きく、34°C では 5°C に達した。一方、相対湿度 90% の場合には、設定気温との差は小さく、22°C では設定気温よりもわずかに高く、28, 34°C ではやや低かった。

(3) 大気の相対湿度が個体群上層部の葉身の気孔開度に及ぼす影響 (実験 5, 6)

水稻個体群上層部の葉身について、相対湿度の変更に伴い気孔開度がどのように変動するかを経時的に調べた(実験 5)。気温 28°C で、相対湿度を 60% から 90% に、さらに 90% から 60% に変更し、それぞれ湿度変更開始後 10 分、30 分、60 分、90 分に気孔開度を求めた。第 4 図に示すように気孔開度は湿度変更の 10 分後にはすでに変化しており、水稻葉身の気孔開度は相対湿度の上昇、下降に伴って速やかに増大、減少することが認められた。

次に、気温 22, 28, 34°C で相対湿度 60% および 90% の条件にそれぞれ 60 分置いた後、気孔開度を

Table 1. Effect of relative humidity on leaf temperature and stomatal aperture of leaves in the upper part of a rice plant population.

	Relative humidity (%)	Air temperature (°C)		
		22	28	34
Leaf temperature (°C)	60	19.8±0.6	23.7±0.2	29.0±0.3
	90	22.4±0.4	27.5±0.3	32.5±0.3
Stomatal aperture (infiltration score)	60	3.0±0.4	3.1±0.3	3.7±0.3
	90	3.1±0.5	4.0±0.4	4.1±0.3

Air velocity and light intensity were 1.0 m/sec and 0.3 cal/cm²/min. For other conditions, see the legend for Fig. 4.

Fig. 4. Effect of relative humidity (R.H.) on stomatal aperture of leaves in the upper part of a rice plant population. The population was kept under relative humidity of 60% for 3 days before the measurement. Planting density: 47.6 plants/dm², Leaf area index: 6.9, Plant height: 33cm, Plant age: 6.7. Stomatal aperture was measured by using the infiltration method. Air velocity, air temperature and light intensity were 1.0m/sec, 28°C and 0.3cal/cm²/min, respectively.

調べた (実験 6)。その結果は第 1 表に示すように、どの気温においても気孔開度は相対湿度 60% より 90% の場合に大きかった。また、相対湿度 60% では気温が高まるほど気孔開度は増大し、90% では 22°C の場合に比べて 28°C では大きく増大したが、28°C と 34°C との間にはほとんど差が認められなかった。

考 察

本研究では大気相対湿度が水稻模擬個体群の光合成速度に及ぼす影響について調べた。その結果、水稻模擬個体群の光合成速度は、気温 28°C では、相対湿度が上昇すると速やかに増大し、下降すると速やかに減少することが明らかになった (第 1 図)。さらに、相対湿度の上昇に伴う光合成速度の増大は 22°C、34°C でも認められた (第 2 図)。したがっ

て、従来、大気湿度が水稻の光合成速度に及ぼす影響について単葉または少数の個体群で得られていた知見^{10,17,18,19,21)} は、気温 22°C から 34°C の範囲では本研究で供試した模擬個体群にも当てはまり、水田の水稻個体群の光合成速度も大気湿度の影響を受けていると推察される。

水稻個体群の光合成は、その大部分を個体群上層の葉に依存しているといわれている¹³⁾。そこで、模擬個体群上層部の葉身の気孔開度、葉温を測定したところ、共に相対湿度の変更に伴い速やかに変動した (第 3, 4 図)。したがって、相対湿度の変更に伴って光合成速度が速やかに変化したのは、模擬個体群上層の気孔開度または葉温が湿度変更に伴って速やかに変動したことに基づいているものと推察される。大気湿度と気孔の開閉との関係について、長谷川⁶⁾ は相対湿度の低い場合に比べ高い場合の方が気孔開度は大きいと述べ、Lange ら²⁰⁾ は相対湿度の変動に伴い気孔が速やかに開閉することを報告している。また、Aston¹⁾、平沢ら¹²⁾ も、飽差や大気湿度の変動は葉身の含水量、または水ポテンシャルを介さず気孔の拡散伝導度に直接影響すると報告しており、気孔は直接的に湿度変動に反応することを示唆している。一方、大気湿度と葉温との関係については、湿度の上昇、下降が葉身からの蒸散をそれぞれ抑制、促進し、葉温を上昇、下降させることが知られている^{3,4,5,7)}。本研究においても低湿条件での葉温低下は、設定気温との差で最大 5°C となった。このような葉温変動が速やかに生じたのは、葉身からの蒸散が周囲湿度の変動に即応していることに基づくと考えられる。

本研究において、設定気温が 28°C の場合、葉温は相対湿度 60% では 23.7°C、90% では 27.5°C であった (第 1 表)。葉温がこれらの温度の範囲内にある場合、個体の光合成速度にほとんど差のないこ

とがすでに報告されている¹³⁾。また、水稻葉身の気孔開度と光合成速度との間にはきわめて高い正の相関関係が認められている¹⁵⁾。したがって、第2図において、設定気温 28°C で相対湿度が上昇すると、光合成速度が顕著に増大したのは、葉温の変動に基づくよりも、主として気孔開度が3.1から4.0に増大したことに基づくと考えられる。

次に、設定気温が34°Cの場合、相対湿度60%では葉温は29.0°Cであり、光合成速度は設定気温28°C・相対湿度60%の場合とほぼ同程度であった。しかし、相対湿度90%では葉温は32.5°Cであり、設定気温28°C・相対湿度90%の場合に比べて、気孔開度はほぼ同程度であったにもかかわらず、光合成速度は著しく減少した。この結果は、葉温32.5°Cが光合成の適温域よりも高い温度であることを示している。

一方、設定気温が22°Cの場合、両湿度の気孔開度の間にはほとんど差異が見られないにもかかわらず、光合成速度は相対湿度90%に比べ60%で明らかに小さかった。この結果は、相対湿度60%における葉温(19.8°C)は90%における葉温(22.4°C)に比べて光合成の適温でないことを示している。堀江¹³⁾は水稻個葉において、光合成の適温域より低温では、湿度の低下によって光合成速度が減少し、この減少は主として葉温の低下に基づくとしており、本実験結果はこれにほぼ一致している。

以上の結果から、大気湿度の変更に伴う光合成速度の変化は葉温が光合成適温域にある場合には主として気孔開度に依存するが、低温域や高温域では、大気湿度の変更に伴い葉温が適温の域外になると光合成速度に葉温の影響が加わるものと考えられる。

なお、設定気温34°Cの場合、相対湿度60%から90%にすると、先に考察したように葉温が適温域外になり(32.5°C)、光合成速度は減少すると考えられるにもかかわらず増大した。この増大は気孔開度が3.7から4.1に増大したことに基づくと考えられ、上記の結果は、光合成の適温域を検討する場合に気孔開度を考慮する必要があることを示している。

本研究では大気湿度の変更に伴う光合成速度に及ぼす影響を気孔開度、葉温との関係で検討するため、2段階の相対湿度を用いた。しかし、大気湿度と光合成との関係をさらに明確にするためには、湿度の指標として絶対湿度あるいは飽差を用いて検討する必要がある。また、個体群内と個体群外との間の大

気の拡散は、個体群の形状、または風速などによって変化することが予測され、湿度変更に伴う気孔開度や葉温の変動程度にも差異の生じることが考えられる。したがって、個体群における大気湿度と光合成速度との関係は異なる風速の下で、葉面積指数、草丈などの条件も加味してさらに検討する必要もある。

謝辞：本研究を行うに当たり、大阪府立大学学長矢吹万寿博士から種々指導を賜わった。ここに深謝申し上げます。

引用文献

1. Aston, M.J. 1976. Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower (*Helianthus annuus*). Aust. J. Plant Physiol., 3: 489—501.
2. 馬場 赴・高橋保夫 1957. 砂耕法と水耕法. 戸荻義次編, 作物試験法. 農業技術協会, 東京, 157—185.
3. van Bavel, C.H.M., F.S. Nakayama and W.L. Ehler 1965. Measuring transpiration resistance of leaves. Plant Physiol., 40: 535—540.
4. 長谷場徹也・伊藤代次郎 1975. 蒸散に関する研究. (7) 蒸散量と葉温との関係. 農業気象 30: 173—182.
5. Haseba, T. and D. Ito 1982. Leaf temperature in relation to meteorological factors. (2) Leaf temperature variation with air temperature and humidity. J. Agric. Meteorol. 38: 269—277.
6. 長谷川史郎 1977. C₃植物とC₄植物に関する農業気候学的研究. (3) 蒸散量ならびに葉温. 農業気象 33: 129—136.
7. ———・1978. ———・(4) イネとヒエの葉温と蒸散量の日変化. 農業気象 34: 119—124.
8. 平井源一・鈴木 彰・高橋 誠・山内秋子・上野英司 1982. 大気湿度が水稻の生育ならびに生理に及ぼす影響. 第1報 湿度が幼苗の出葉速度と葉の形態形成に及ぼす影響. 日作紀 51: 301—309.
9. ———・高橋 誠・嶋村直樹・上野英司 1983. ———. 第2報 大気湿度が水稻幼苗の乾物生産に及ぼす影響. 日作紀 52: 259—265.
10. ———・———・田中 修・嶋村直樹・中山 登 1984. ———. 第3報 大気湿度が水稻の光合成速度に及ぼす影響. 日作紀 53: 261—267.
11. ———・田中 修・高橋 誠・越 奏子 1985. ———. 第5報 水稻葉の老化に及ぼす影響. 日作紀 54: 146—151.
12. 平沢 正・飯田幸彦・石原 邦 1988. 水稻葉身の拡散伝導度, 光合成に及ぼす葉の水ポテンシャルと空気湿度の影響の相互関係. 日作紀 57: 112—118.
13. 堀江 武 1981. 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農技研報 A28: 1—169.
14. 井上栄一・谷 信輝・今井和彦・磯部誠之 1958. 麦畑における炭素同化作用の空気力学的測定. 農業気象 13: 121—125.

15. 石原 邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良 1972. 水稻葉における気孔の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.
16. ———・平沢 正・飯田 修・小倉忠治 1979. 水稻葉身の小さい気孔開度の測定法—改良浸潤法について—. 日作紀 48: 319—320.
17. ———・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.
18. 川満芳信・縣 和一 1987. 空気湿度がイネ科 C_3 , C_4 植物の光合成・物質生産に及ぼす影響. 日作紀 56 (別2): 339—340.
19. 黒田栄喜・玖村敦彦 1983. 圃場条件下における葉層個葉の光合成活動の実態とその解析. 第5報 水稻個葉の $G_s \cdot CER$ におよぼす加湿処理の影響について. 日作紀 52 (別1): 213—214.
20. Lange, O.L., R. Lösch, E.D. Schulze and L. Kappen 1971. Responses of stomata to change in humidity. *Planta (Berl.)* 100: 76—86.
21. 斉藤邦行・石原 邦 1978. 水稻葉身の光合成速度に及ぼす飽差の影響—光利用効率, CO_2 利用効率に着目して—. 日作紀 56: 163—170.
22. 矢吹万寿・宮川秀夫 1970. 風速と光合成に関する研究. 第2報 風速と光合成との関係. 農業気象 26: 137—141.