

原著論文

キュウリ葉における水ストレスの非破壊計測に関する研究

—分光反射率、気孔コンダクタンス、PSII Yield および形状の変化の比較—

藤野素子・遠藤良輔・大政謙次

東京大学大学院農学生命科学研究科 〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1

要旨

キュウリ葉の水ストレスを非破壊で検知するために、分光反射率、気孔コンダクタンスおよびクロロフィル蛍光パラメータの一つであるPSII Yield (Φ_{PSII}) の計測を行い、また、萎れに伴う個体としての形状変化も加えて、これらの計測法の有効性を比較検討した。このとき、水ストレスの指標として、水ポテンシャルを用いたが、浸透ポテンシャルや圧ポテンシャル、乾物重あたりの含水量、水欠差および単位面積あたりの水分量などの指標とも比較した。その結果、水ストレスをうけた後、灌水により回復可能なキュウリ葉の水ポテンシャルは、おおよそ-1.5MPaまでであった。また、-0.3~-0.8MPaのあいだで、葉の気孔コンダクタンスや個体としての形状(葉の萎れ)が圧ポテンシャルの変化に伴って変化した。気孔コンダクタンスや萎れに比べて、 Φ_{PSII} の水ストレスに対する影響は小さく、浸透ポテンシャルの変化が現れる-0.5MPa以下で、浸透ポテンシャルの低下に伴って変化した。一方、葉の分光反射率比については、葉がひどく枯れた状態である-7.0MPaまでの範囲では、水ポテンシャルとの相関関係があったが、回復可能な水ストレス状態である-1.2MPaまでの範囲では、ほとんど変化が認められなかった。

キーワード

PSII Yield (Φ_{PSII})、形状、気孔コンダクタンス、分光反射率、水ポテンシャル

はじめに

植物体内の水分状態は、根からの吸水と蒸散による損失の均衡によって決定されており、土壌の乾燥等による水分吸収の低下のみならず、蒸散の著しく盛んな条件下においても水分の欠乏状態が生じる(Jones 1992, Kramer and Boyer 1995)。このため、植物工場やプレジジョン・ファーミングなどにおいて、精密な水分管理を必要とする場合には、植物の適切な水分状態の把握が重要とされる。

破壊的な方法であるが、植物の水分状態を正確に測定するために用いられてきた手法には、大別して二つある。一つは水分量の測定で、含水量あるいは相対含水率として表される。もう一つは、

エネルギー量である水ポテンシャルを測定するものである(大政・丸山 1992, Kramer and Boyer 1995)。大気-植物-土壌系において、植物体内での水の移動がエネルギーの高低によって決定されること、および植物の生理状態が水のエネルギーに深く依存していることから、植物の水分状態を把握するには、水ポテンシャルの使用がより適切であると考えられている。

水ポテンシャルと植物の生理反応についての既往の研究は、Kramer and Boyer(1995)などにまとめられているが、我が国でも、多くの研究例が報告されている。例えば、平沢・石原(1978)は、水稻において、水ポテンシャル、水欠差、単位面積あたりの含水量を、相互に比較検討し、水ポテ

ンシヤルが、水稻葉身の体内水分を的確に表す指標であると考察している。また、水ストレスの光合成への影響については、水稻葉身およびヒマワリ葉において、水ポテンシャルが $-0.5 \sim -0.6$ MPa以上では葉内への CO_2 供給速度の減少が主たる要因であり、 $-0.5 \sim -0.6$ MPa以下では葉肉細胞の光合成系の活性低下が主たる要因であることを明らかにしている(平沢ら1988, 1989)。また、野並(1998, 1999)は、水ポテンシャルを用いた農作物の水分生理についての基礎的な研究や高品質化のための水分管理法などについて報告している。

水ストレスに対する気孔反応は、水ストレスが植物体内の水ポテンシャルや種々の生理機能に影響を与え、その後、その影響によって気孔が反応する機能(Feedback mechanism)と、湿度に対する反応のように、湿度変化が、直接、気孔反応を引き起こすという機能(Feedforward mechanism to humidity)がある(Farquhar 1978, Raschke 1979, Schulze et al. 1987, 大政・丸山 1990)。しかし、植物個体での気孔の開閉には、これらの機能が複雑に作用しており、湿度変化に対する気孔反応一つをとってみても、生理機能の影響を示唆する報告もある(Shackel and Brinckmann 1984, Schulze 1986)。また、急激な水ポテンシャルの低下時のように、孔辺細胞と表皮細胞に一時的な圧ポテンシャルの変化が生じ、気孔開口が引き起こされる場合もある(大政・丸山 1990)。しかし、多くの場合、水ポテンシャルの低下に伴って気孔が閉じることが報告されている(Kanemasu and Tanner, 1969; Boyer, 1970; Ackerson et al., 1977; Graan and Boyer, 1990)。

一方、クロロフィル蛍光解析により、水ストレスによる影響を調べた幾つかの報告がある(Stuhlfauth et al. 1988, 1990, Omasa et al. 1991, Scheuermann et al. 1991, Jefferies 1994, Biehler and Fock 1996, Tobe and Omasa 1999)。例えば、Tobe and Omasa (1999)は、インゲン葉の実験において、 -0.9 MPa以下の水ポテンシャルの低下に伴って蛍光パラメータ(例えばPSII Yield)が変化し、その変化は葉齢によって異なるということを示している。

分光反射を利用した植物の水分状態の診断に関する研究についても幾つかの報告がある(Hunt et

al. 1987, 青木ら 1988, Bowman 1989, Hunt and Rock, 1989, Inoue et al. 1993)。例えば、青木ら(1988)は、近赤外光域の反射スペクトルを利用して、単位葉面積あたりの水分量を推定するための検証を行い、 $1650\text{nm}/1430\text{nm}$ の反射率比と単位葉面積あたりの水分量とが最も相関が高いと報告している。また、Inoue et al. (1993)は、トウモロコシ、ラッカセイ、ダイズおよびコムギにおいて、相対含水率および単位葉面積あたり水分量が、分光反射率と関係があることを報告している。一方、Bowman(1989)は、ワタを用いて水分量と反射率の関係を解析し、生理的に意味のある範囲での水分変化を分光反射の計測で検知することはできないと報告している。

このように、植物の水分状態を非破壊計測するために多くの研究が行われてきたが、上記で述べた、異なる計測法で得た結果を同じ条件で比較し、総合的に評価した研究はみあたらない。また、分光反射による研究においては、水ポテンシャルとの関係の解析が不十分で、生育状態での葉内の水分状態の変化との関係について適切な考察がされていない。そこで、本研究では、葉の分光反射率、気孔コンダクタンスおよびクロロフィル蛍光パラメータの一つであるPSII Yield(Φ_{PSII})の計測を行い、また、萎れに伴う個体としての形状変化を含めて、これらの計測法の有効性を比較検討した。このとき、水ストレスの指標として、水ポテンシャルの他に、浸透ポテンシャルや圧ポテンシャル、乾物重あたりの含水量、水欠差および単位面積あたりの水分量なども測定し、早い段階の水ストレスを検知するのに適した非破壊計測法について検討した。

材料および方法

供試植物

供試植物として、キュウリ(*Cucumis sativas* L. cv Hokushin)の鉢植えを用いた。キュウリは、パーミキュライト：パーライトの容積比が1:1の培養土を充填した、直径12cmのポットに定植し、播種から実験終了まで人工光温室で生育させた。実験には、播種後4週間経過して約0.5mに成長したものを使用した。人工光温室の条件

は、日中の温度が30℃、夜間温度が25℃、日中の相対湿度が45%、夜間の相対湿度が70%で、明期は1日12時間であった。光源には蛍光灯を使用し、植物体直上部でのPPFは700 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。播種後から実験開始前日までの灌水は、1日に2回定時刻に行い、播種後2週間は大塚ハウスB処方養液を100mlずつ、その後実験開始前日までは大塚ハウスB処方養液を150mlずつ与えた。

非破壊計測の方法

実験は、数鉢のキュウリへの灌水を同時に停止して、その後の水ストレス下での葉の分光反射率、気孔コンダクタンス、およびPSII Yield (Φ_{PSII})の非破壊計測を行った。また、萎れによる個体形状の変化をデジタルカメラで撮影した。

分光反射の計測には、分光放射計(MSR-7000, オプトリサーチ社製)を使用した。そして、12Vのハロゲンランプが内蔵されている積分球アタッチメント(試料の計測範囲は直径2cmの円形)に葉を挟んで計測した。分光反射率は、葉の分光反射と基準となる白色板の分光反射との比により求めた。現場での分光反射の計測では、光源や検出器の状態、基準となる白色板や試料の計測時のわずかなずれなどの影響を排除するため、異なる波長の比、特に、葉からの反射が大きく、安定している800~900nmとの比をとる方法が一般的である。そこで、本研究では、850nmの分光反射率に対する、他の特徴的な波長(680nmや1450nmなど)との分光反射率の比について調べた。なお、本論文では、例えば、850nmにおける分光反射率をR850と表わし、850nmの分光反射率に対する680nmの分光反射率の比をR680/R850と表した。

気孔コンダクタンスは、蒸散速度から求められ、気孔開度の指標となる。本研究では、蒸散ポロメータ(Steady State Porometer: LI-1600, LI-COR社製)を用いて、付属のキュベットで葉をはさみ、気孔コンダクタンスを計測した。

Φ_{PSII} の計測には、光合成収率測定器(MINI-PAM, WALZ社製)を使用した。 Φ_{PSII} とは、PSII effective quantum yield のことで、光合成の電子伝達速度と相関があるとされているパラメータである(Genty et al. 1989)。 Φ_{PSII} は、暗処

理なしで計測できるため、屋外で光合成活性を調べるときによく用いられ、実際の栽培現場などで利用されている。本実験で使用する際には、自然光などの光を遮らないように、葉の表面に60°の位置でファイバーを固定するリーフクリップを用いて計測した。

水分指標の測定方法

葉について、分光反射率、気孔コンダクタンス、およびPSII Yield (Φ_{PSII})の非破壊計測と写真撮影を終えた後、各種の水分指標(水ポテンシヤル、浸透ポテンシヤル、乾物重あたりの含水量(Water content: WC)、水欠差(Water saturation deficit: WSD)、および単位面積あたりの水分量(Leaf water content per unit leaf area: LWC)の測定を行った。水ポテンシヤルの測定には、熱電対法やプレッシャーチャンバー法等、様々な手法が開発されているが、本研究では、Boyer and Knippling (1965)が開発した等圧式熱電対法を用いた。

1枚の葉から、全部で4つの葉片をリーフパンチ(1.77cm²)で切り抜いた。そして、葉片の1つを、水ポテンシヤル測定のために、等圧式サイクロメータのサンプルチャンバー内に切り抜いた後、素早く封入した。また、残りの3つの葉片は、切り抜いた直後に電子天秤で新鮮重(g)を測定した。新鮮重を測定した後の葉片は、水欠差を算出するため、水中につけて4時間放置した後に、再び電子天秤で秤量して膨潤時の生体重を求めた。その後は、80℃で重量変化がなくなるまで通風乾燥させた後、乾物重を秤量した。

また、水ポテンシヤルの測定後、浸透ポテンシヤルを測定するために、一度凍結してから解凍した葉片を、等圧式サイクロメータを用いて、水ポテンシヤルと同じ要領で測定した。水ポテンシヤル Ψ_w 、浸透ポテンシヤル Ψ_s および圧ポテンシヤル Ψ_p には、 $\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$ という関係が成り立っている(Turner 1981, 大政・丸山 1992)。このため、水ポテンシヤルと浸透ポテンシヤルを測定した後、計算により圧ポテンシヤルを求めた。

乾物重あたりの含水量(WC)、水欠差(WSD)、および単位葉面積あたりの水分量(LWC)について

は、それぞれ下記の式により算出し、3つのサンプルの平均を求めた。

$$WSD(\%) = (SW-FW)/(SW-DW) \times 100$$

$$LWC(g/cm^2) = (FW-DW)/A$$

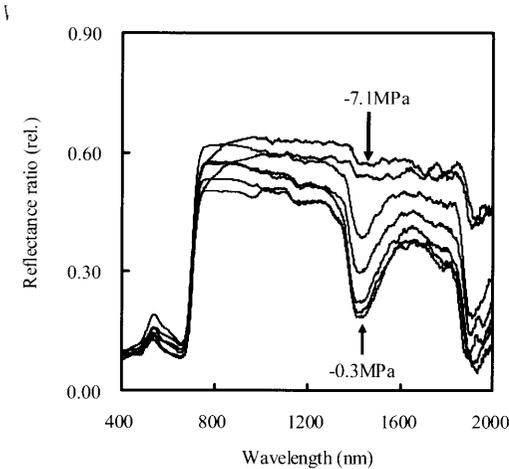


Fig.1 Changes in spectral reflectance of cucumber leaves during dehydration after cutting off watering into pot. The spectral reflectance increased with decrease of water potential. Each line shows spectral reflectance of -0.3MPa, -0.6MPa, -1.0MPa, -1.6MPa, -3.2MPa, -6.5MPa and -7.1MPa in sequence.

ここで、FWは切り抜いた葉片の新鮮重量(g)、DWは葉片の乾燥重量(g)、SWは葉片を水中につけて最大含水量まで吸水させたときの重量(g)、Aは葉面積(cm²)を示している。なお、葉齢や葉位などが異なると、葉内の水分量など様々な値が異なってくるということが報告されている(平沢・石原1978, Tobe and Omasa, 1999)。このような影響を省くため、測定に用いる葉は、同位の葉に限定し、本実験では中位に位置する第6葉を用いた。

結果及び考察

Fig. 1に、-0.3MPaから-7.1MPaまでの水ポテンシャルの変化に伴った、葉の分光反射スペクトル変化の例を示す。水ポテンシャルの低下に伴い、ほぼ全ての波長域で反射率が増大した。中でも、水の大きな吸収帯である1,450nmおよび1,940nm

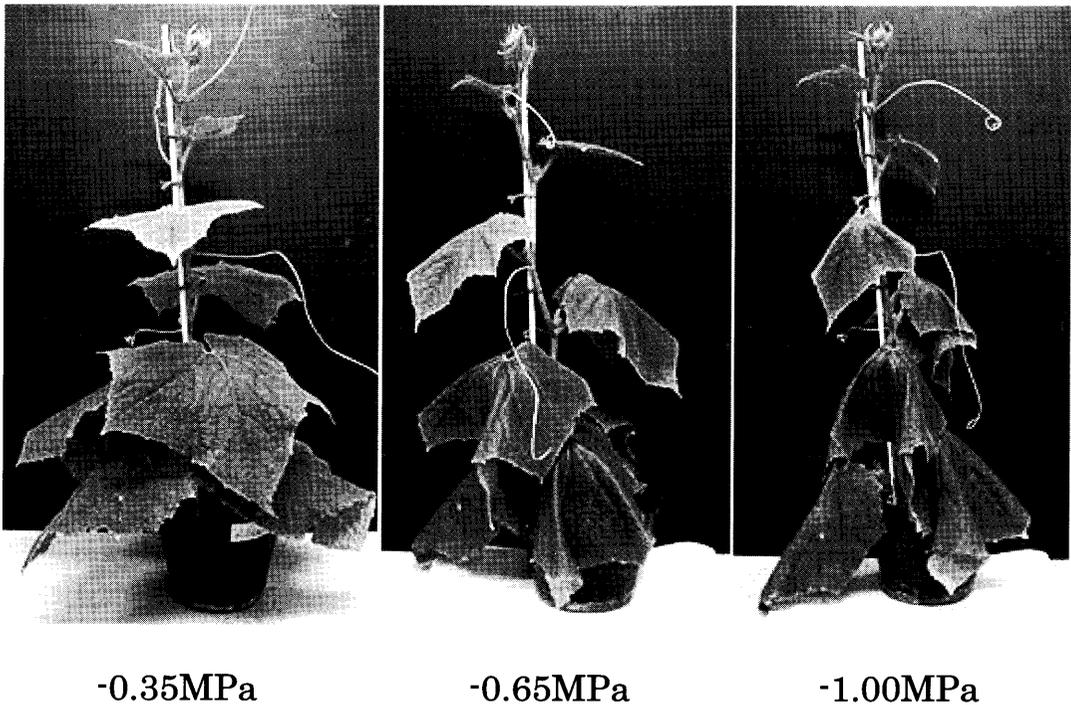


Fig.2 Photographs of cucumber plants during the dehydration.

付近での反射率の増大が特に大きかった。

Fig. 2 は、水ポテンシャルが、 -0.35MPa 、 -0.65MPa および -1.0MPa のときのキュウリ個体の写真である。葉は、 -0.35MPa のときを正常とすると、水ポテンシャルの低下に伴って萎れはじめ、 -0.65MPa では先端部の葉を除いて、葉の先端が垂れ下がった状態、 -1.0MPa では葉柄部から垂れ下がった状態になった。水ストレスがさらに進行すると、葉の萎れが進行し、おおよそ、 -1.5MPa をこえると、灌水しても回復不可能な状態になった。これ以上の水ポテンシャルの低下は、葉の乾燥化を促進し、 -5.0MPa 以下の葉では、触れると碎けてしまうほどに乾燥が進んだ状態であった。

Fig. 3に、Fig. 1に示した水ポテンシャルの範囲での分光反射率比との関係を示す。ここでは、Fig. 1に示された葉の分光反射の特性から、可視域の 550nm (緑の反射の大きい帯域)と 680nm (クロロフィルaの吸収帯域)、近赤外域の $1,200\text{nm}$ (反射の大きい帯域)、 $1,450\text{nm}$ (水の大きな吸収帯域)、 $1,650\text{nm}$ (水の大きな吸収帯域である $1,450\text{nm}$ と $1,940\text{nm}$ の中間帯域)を選び、 850nm (近赤外の反射の大きい帯域)との分光反射率比として示した。水の大きな吸収帯域との比である $R1450/R850$ が最も水ポテンシャルとの相関が高かった ($R^2=0.91$)。次いで、 $R1650/R850$ が高く ($R^2=0.71$)、 $R1200/R850$ では $R^2=0.50$ であった。しかし、可視

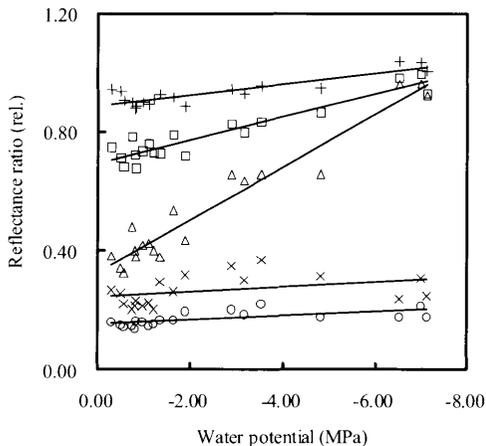


Fig.3 Relationships between spectral reflectance ratio and water potential of cucumber leaves in wide range of water potential above -7.1MPa . Symbols: \times , $R550/R850$; \circ , $R680/R850$; $+$, $R1,200/R850$; Δ , $R1,450/R850$; \square , $R1,650/R850$

光との比 $R550/R850$ や $R680/R850$ では、水ポテンシャルとの間に相関関係が認められなかった ($R^2=0.16, 0.15$).

Fig. 4に、キュウリ葉における、水ポテンシャルと浸透ポテンシャルあるいは圧ポテンシャルとの関係を示す。水ポテンシャルの低下に伴い、はじめは圧ポテンシャルが低下し、その後は、浸透ポテンシャルが低下している。具体的には、水ポテンシャルが -0.5MPa までは、水ポテンシャルの低下は、圧ポテンシャルの低下に依存していた。 -0.5MPa をこえると、除々に浸透ポテンシャルの低下が大きくなり、それに伴って、圧ポテンシャルの低下が緩やかになった。そして、圧ポテンシャルは、 -0.8MPa でおおよそ 0MPa になった。その後の水ポテンシャルの変化は、浸透ポテンシャルの低下に依存した。参考のために、葉の水ポテンシャルと水分量との関係を調べたところ (Fig. 5)、水ポテンシャルと水欠差 (WSD) には高い相関関係があった ($R^2=0.91$)。しかし、既往の報告によると、水ポテンシャルとWSDには相関関係がみられるものの、植物種や生育条件、及び葉位が異なるとこれらの関係は変化することが報告されている (Ackerson et al., 1977a; Sanchez-Diaz and Kramer, 1971)。また、乾物重あたりの含水量 (WC) にも相関があったが ($R^2=0.73$)、単位葉面積あたりの水分量 (LWC) に

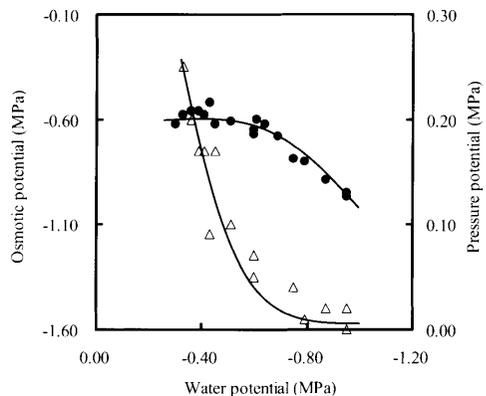


Fig.4 Relationships between osmotic potential, pressure potential and water potential of cucumber leaves during the dehydration. Symbols: Δ , Pressure potential; \bullet , Osmotic potential

は相関が認められなかった ($R^2=0.27$). LWCに相関が認められなかった理由としては、水分欠乏による葉の縮みのため、葉の厚みが増加したことが理由として考えられた。

前述したように、水ポテンシャルの低下が -1.5MPa をこえると、灌水しても回復不可能な状態になった。また、これ以上の水ポテンシャルの低下は、葉の乾燥化を促進し、 -5.0MPa 以下の葉では、触れると砕けてしまうほど乾燥が進んだ状態であった。このため、実際の栽培を考えると、Fig.2の写真やFig.4の水ポテンシャルと圧ポテンシャル、浸透ポテンシャルの関係から判断して、おおよそ -1.0MPa までの水ポテンシャルの状態でしか意味をもたない。そこで、水ポテンシャルが $-0.3 \sim -1.2\text{MPa}$ までの範囲で、水ポテンシャルと分光反射率比の関係について調べた (Fig.6)。この結果、Fig.3に示した分光反射率比において、どの場合にも水ポテンシャルの低下に伴った変化

が現われず、Fig.3で相関の高かった R1450/R850、R1650/R850でも、全く相関がなかった ($R^2=0.07, 0.00$)。このことは、 $1,450\text{nm}$ や $1,650\text{nm}$ といった水の吸収帯の分光反射率に関係する単位葉面積あたりの水分量 (LWC) が、この水ポテンシャルの範囲でほとんど変化しないことから支持される (Fig.5)。このことから、青木ら (1988) や Inoue et al. (1993) により、これまで水ストレスの診断に有効であるとされてきた、水の吸収帯の葉面反射率は、葉が枯れかかった、過度の水ストレスの診断では有効であるが、正常な生育範囲の水ストレスの診断には適さないことがわかった。この結果は、Bowman (1989) の報告を支持するものである。ただし、Fig.2に示したように、萎れにより個体形状が変化することから、形状変化の計測に、可視から近赤外の波長を使用することは有効である。この場合の波長の選択は、背景からの植物抽出に有効な、また、CCDカメラなどの感度特性を考慮して、葉からの反射の大きい波長域 (例えば、 $800 \sim 900\text{nm}$) を使用するのが有効である (Matsui and Eguchi 1978, 大政ら 1988, Omasa 1990)。

次に、水ポテンシャルと気孔コンダクタンスおよび Φ_{PSII} の関係を Fig.7に示す。気孔コンダクタンスは、水ストレスの早い段階から低下をはじめ、水ポテンシャルが -0.5MPa になるまで急

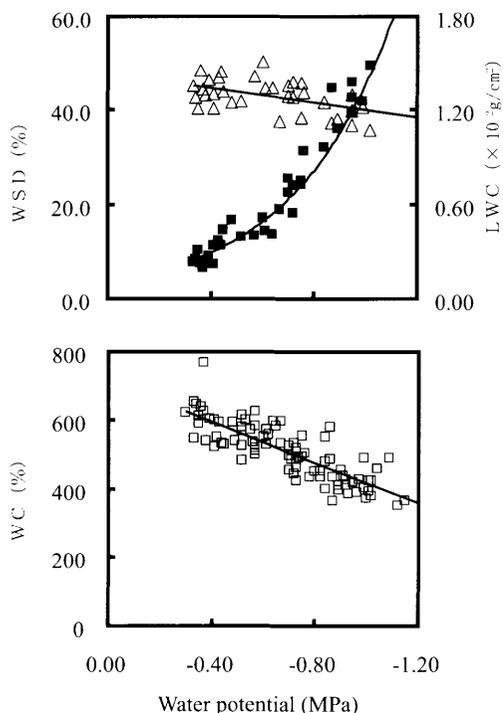


Fig.5 Relationships between water content per dry matter (WC), water saturation deficit (WSD), water content per leaf area (LWC) and water potential of cucumber leaves during dehydration. Symbols: □, WC; ■, WSD; △, LWC

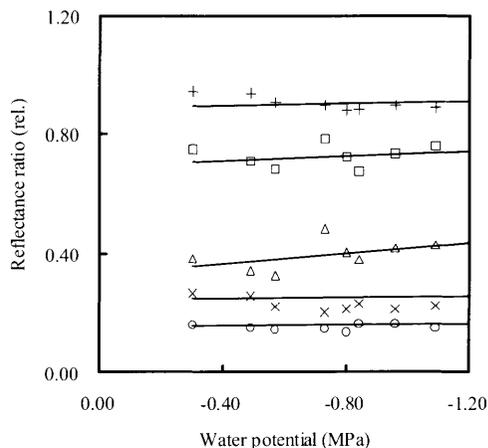


Fig.6 Relationships between spectral reflectance ratio and water potential above -1.2MPa of cucumber leaves. Symbols are the same as those in Fig.3.

激に低下し、気孔がかなり閉鎖した状態になった。その後も、気孔コンダクタンスは徐々に低下し、 -0.8MPa 以下では、気孔がほぼ完全に閉鎖した状態になった。この水ポテンシャルと気孔コンダクタンスの関係は、Fig. 4 に示した水ポテンシャルと圧ポテンシャルとの関係に近似していた。このことは、気孔コンダクタンスの変化が、水ポテンシャルの中でも、特に、圧ポテンシャルの変化に伴って変化したことを示唆している。気孔コンダクタンスが影響を受け始める水ポテンシャルは、植物種や葉齢、生育環境などによって異なる(Kramer and Boyer 1995)。実験材料として用いたキュウリ葉は、他の植物に比べて、気孔開度が影響を受け始める水ポテンシャルの閾値がかなり高い。このことは、キュウリ葉の気孔は、水ポテンシャルのわずかな低下に敏感に反応して閉鎖することを示している。

Φ_{PSII} については、水ポテンシャルが $-0.3 \sim -0.5\text{MPa}$ のときには Φ_{PSII} 値の変化は見られなかったが、水ポテンシャルがそれ以下になると、 Φ_{PSII} 値が徐々に低下しはじめた。さらに、水ポテンシャルが -0.7MPa 以下になると、 Φ_{PSII} 値の低下が大きくなり、一定の割合で低下する傾向が認められた。この水ポテンシャルと Φ_{PSII} 値の関係は、Fig. 4 に示した水ポテンシャルと浸透ポテンシャルとの関係に近似していた。このことは、 Φ_{PSII} 値の変化が、水ポテンシャルの中でも、

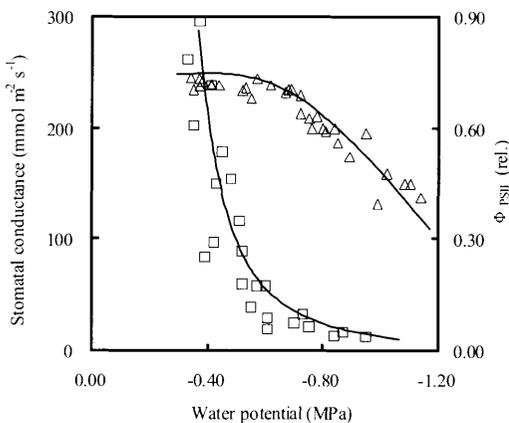


Fig.7 Relationships between stomatal conductance, PSII Yield (Φ_{PSII}) and water potential of cucumber leaves during the dehydration. Symbols: □, Stomatal conductance; △, Φ_{PSII}

特に、浸透ポテンシャルの変化に伴って変化したことを示唆している。Tobe and Omasa (1999) は、インゲンの中位葉を用いたときの水ポテンシャルと Φ_{PSII} の関係について検討し、水ポテンシャルが -1.0MPa よりも大きいときには同様の傾向があることを示している。しかし、 -1.0MPa 以下になると、 Φ_{PSII} の低下が緩やかになるが、本実験では、水ポテンシャルの測定範囲の関係で、このことが十分には認識できなかった。なお、 Φ_{PSII} 値の低下は、光合成の電子伝達速度の低下に関係している。

以上の結果から、キュウリ葉での、水ストレスによる変化は次のような段階を経るものと考えられた。(1)水ポテンシャルが、 -0.3 から -0.5MPa へ低下していくにつれて、葉の圧ポテンシャルが低下し、気孔が閉鎖していく。(2)水ポテンシャルが、 -0.5MPa からさらに低下すると、葉の浸透ポテンシャルが低下し、また、気孔開度が小さくなることにより CO_2 吸収が低下するために、次第に、光合成の電子伝達速度の指標である Φ_{PSII} 値が低下していく(このときの水ポテンシャルは、 $-0.5 \sim -1.0\text{MPa}$)。 (3)さらに水ストレスが進行して、葉内水分の保持能力が損なわれてくると(水ポテンシャルは -1.2MPa 以下)、ようやく分光反射の水の吸収帯域に変化が現われる。

以上のことから、キュウリ葉では、早期の水ストレス(水ポテンシャル値が $-0.3 \sim -0.8\text{MPa}$)の検知には、気孔コンダクタンスの計測が有効であり、中期の水ストレス(水ポテンシャル値が $-0.5 \sim -1.0\text{MPa}$)の検知には、 Φ_{PSII} の測定が有効であると結論された。また、分光反射計測(分光反射率比)については、回復可能な生育範囲を超えた範囲(水ポテンシャル値が -1.5MPa 以下)の、幅広い水分状態の変化を検知する際にのみ有用であり、キュウリ葉の早期の水ストレスを検知するには適していない計測法であることがわかった。なお、萎れによる個体形状の変化は、気孔コンダクタンスの変化と同様、葉の圧ポテンシャルの変化に伴って生じ、比較的早期の水ストレス診断に有効であることがわかった。

おわりに

キュウリ葉の水ストレスを非破壊で検知するために、分光反射率、気孔コンダクタンスおよびクロロフィル蛍光パラメータの一つであるPSII Yield(Φ_{PSII})の計測を行い、また、萎れに伴う個体としての形状変化も加えて、これらの計測法の有効性を比較検討した。このとき、水ストレスの指標として、水ポテンシャルを用いたが、浸透ポテンシャルや圧ポテンシャル、乾物重あたりの含水量、水欠差および単位面積あたりの水分量などの指標とも比較した。その結果、水ストレスをうけた後、灌水により回復可能なキュウリ葉の水ポテンシャルは、おおよそ-1.5MPaまでであった。また、-0.3~-0.8MPaのあいだで、葉の気孔コンダクタンスや個体としての形状(葉の萎れ)が圧ポテンシャルの変化に伴って変化した。気孔コンダクタンスや萎れに比べて、 Φ_{PSII} の水ストレスに対する影響は小さく、浸透ポテンシャルの変化が現れる-0.5MPa以下で、浸透ポテンシャルの低下に伴って変化した。一方、葉の分光反射率については、葉がひどく枯れた状態である-7.0MPaまでの範囲では、水ポテンシャルとの相関関係があったが、回復可能な水ストレス状態である-1.2MPaまでの範囲では、ほとんど変化が認められなかった。このことから、キュウリ葉では、早期の水ストレス(水ポテンシャル値が-0.3~-0.8MPa)の検知には、気孔コンダクタンスと萎れに伴う個体形状の計測が有効であり、中期の水ストレス(水ポテンシャル値が-0.5~-1.2MPa)の検知には、 Φ_{PSII} の測定が有効であると結論された。また、分光反射計測(分光反射率比)については、回復可能な生育範囲を超えた範囲(水ポテンシャル値が-1.5MPa以下)の、幅広い水分状態の変化を検知する際にのみ有用であり、キュウリ葉の早期の水ストレスを検知するには適していない計測法であることが示された。

引用文献

- Ackerson, R. C., D. R. Krieg, T. D. Miller, and R. E. Zartman (1977) Water relations of field grown cotton and sorghum: Temporal and diurnal changes in leaf water, osmotic, and turgor potentials. *Crop Science*, 17: 76-80.
- 青木正敏・矢吹万寿・戸塚 績 (1988) 葉の水分量の計測に有効な分光反射特性. *農業気象*. 44(2): 117-118.
- Biehler, K. and H. Fock (1996) Evidence for the contribution of the Mehler-peroxydase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. *Plant Physiol.* 112:265-272
- Bowman, W. D. (1989) The relationship between leaf water status, gas exchange, and spectral reflectance in cotton leaves. *Remote Sens. Environ.* 30: 249-255.
- Boyer, J.S. and E.B. Knipling (1965) Isopiestic technique for measuring leaf water potentials with a thermocouple psychrometer. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 54: 1044-1090
- Boyer, J. S. (1970) Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46: 236-239.
- Farquhar, G.D. (1978) Feedforward responses of stomata to humidity. *Aust. J. Plant Physiol.* 5:787-800
- Genty, B., Briantais, J. M. and Baker, N. R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* 990: 87-92
- Graan, T. and J.S. Boyer (1990) Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta* 181: 378-384.
- 平沢 正, 石原 邦 (1978) 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・葉面積当り含水量・水欠差について. *日本作物学会紀事*. 47(4): 655-663.
- 平沢 正・飯田幸彦・石原 邦 (1988) 水稻葉身の拡散伝導度, 光合成速度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. *日本作物学会紀事*. 57(1): 112-118.
- 平沢 正・飯田幸彦・石原 邦 (1989) 水稻葉身における空気湿度, 葉の水ポテンシャルの低下に伴う光合成速度の減少の主たる要因の検討. *日本作物学会紀事*. 58(3): 383-389.
- Hunt, Jr. E. R., B. N. Rock and P. S. Nobel (1987) Measurement of leaf relative water content by infrared reflectances. *Remote Sens. Environ.* 22: 429-435.
- Hunt, Jr. E. R. and B. N. Rock (1989) Detection of

- changes in leaf water content using near- and middle-infrared reflectances. *Remote Sens. Environ.* 30: 43-54.
- Inoue, Y., S. Morinaga and M. Shibayama (1993) Non-destructive estimation of water status of intact crop leaves based on spectral reflectance measurements. *Jpn. J. Crop Sci.* 62(3): 462-469.
- Jefferies, R.A. (1994) Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato (*Solanum tuberosum*) *Physiol. Plant.* 90:93-97
- Jones, H.G. (1992) 『Plants and Microclimate, 2nd ed』Cambridge University Press.
- Kanemasu, E.T. and C.B. Tanner (1969) Stomatal diffusion resistance of snap beans. I. Influence of leaf-water potential. *Plant Physiol.* 44: 1547-1552.
- Kramer, P.J. and J.S. Boyer (1995) 『Water Relations of Plants and Soils』 Academic Press.
- Matsui, T. and H. Eguchi (1978) Image processing of plants for evaluation of growth in relation to environment control. *Acta Hort.* 87:283-290.
- 野並 浩 (1998) 農作物の水分生理(連載記事). 農業および園芸. 73(1):61-66, 73(2):321-326, 73(3):417-422, 73(4):515-522, 73(5):609-617, 73(6):725-732, 73(7):822-828, 73(8):924-930, 73(9):1031-1037, 73(10):1133-1139, 73(11):1237-1243, 73(12):1327-1333.
- 野並 浩 (1999) 農作物の水分生理(連載記事). 農業および園芸. 74(1):74-81, 74(2):316-325, 74(3):412-418, 74(4):515-522, 74(5):623-631, 74(6):717-724, 74(7):822-828, 74(8):927-934, 74(9):1030-1038, 74(10):1134-1140., 74(11):1234-1242., 74(12):1325-1333.
- 大政謙次・近藤矩朗・井上頼直(編著) (1988)『植物の計測と診断』. 153-192. 朝倉書店
- 大政謙次・丸山幸夫 (1990) 非破壊顕微画像計測法による根の吸水機能変化に対する気孔とその周辺細胞の反応の検討. *農業気象.* 45(4): 259-264.
- 大政謙次・丸山幸夫 (1992) 水ポテンシャルの計測「光バイオインダストリー - 光応用による生物反応の制御-」. (照明学会編) 205-212, オーム社
- Omasa, K. (1990) Image instrumentation methods of plant analysis. 『Modern Methods of Plant Analysis. New Ser. Vol.11』(H.F. Linskens and J.F. Jackson, eds) 203-243. Springer
- Omasa, K., S. Maruyama, M.A. Matthews and J.S. Boyer (1991) Image diagnosis of photosynthesis in water-deficit plants. 『Mathematical and Control Applications in Agriculture and Horticulture』(Y. Hashimoto and W. Day, eds) 383-388, Pergamon Press.
- Raschke, K. (1979) Movements of stomata. 『Encyclopedia of Plant Physiology, New Ser. Vol.7』(W. Haupt and M.E. Feinleib, eds) 383-441, Springer.
- Sanchez-Diaz, M. F. and Kramer, P. J. (1971) Behavior of Corn and Sorghm under Water Stress and during Recovery. *Plant Physiol.* 48: 613-616.
- Scheuermann, K., K. Biehler, T. Stuhlfauth and H.P. Fock (1991) Simultaneous gas exchange and fluorescence measurements indicate differences in the response of sunflower, bean and maize to water stress. *Photosyn. Res.* 27: 187-197.
- Schulze, E.D. (1986) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37:247-274.
- Schulze, E.D., N.C. Turner, T. Gollan and K.A. Shackel (1987) Stomatal responses to air humidity and to soil drought. 『Stomatal Function』(E. Zeiger, G.D. Farquhar and I.R. Cowan, eds) 311-321, Stanford Univ. Press.
- Shackel, K. and E. Brinckmann (1984) In situ measurement of epidermal cell turgor, leaf water potential and gas exchange in *Tradescantia virginiana* L. *Plant Physiol.* 78:66-70
- Stuhlfauth, T., D.F. Sueltemeyer, S. Weinz and H.P. Fock (1988) Fluorescence quenching and gas exchange in a water stressed C3 plant, *Digitalis lanata*. *Plant Physiol.* 86:246-250
- Stuhlfauth, T., R. Scheuermann and H.P. Fock (1990) Light energy dissipation under water stress conditions. *Plant Physiol.* 92:1053-1061
- Tobe, K. and K. Omasa (1999) Leaf age dependence of chlorophyll fluorescence parameters in water-stressed leaves of *Phaseolus vulgaris* L.. *J. Agric. Meteorol.* 55(2): 155-163.
- Turner, N. C. (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil* 58: 339-366.

受付日：2002年5月2日

受理日：2002年8月22日

Nondestructive Instrumentation of Water-stressed Cucumber Leaves

-Comparison between Changes in Spectral Reflectance, Stomatal Conductance, PSII Yield and Shape-

Motoko Fujino, Ryosuke Endo and Kenji Omasa

*The University of Tokyo, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, Yayoi 1-1-1, Bunkyo,
Tokyo, 113-8657, Japan*

Summary

In order to study effective methods for nondestructive analysis of water-stressed leaves, changes in spectral reflectance, stomatal conductance, PSII Yield (Φ_{PSII}), and shape of cucumber leaves during dehydration were measured. Dehydration was induced by ceasing the regular watering of potted plants. The relationships between these changes and indexes of water stress, such as water potential, pressure potential, osmotic potential, water content per dry matter (WC), water saturation deficit (WSD), and water content per leaf area (LWC), were then examined. Leaves with water potential above about -1.5MPa recovered after re-watering but those with water potential below -1.5MPa did not recover and died. For water potential above -0.8MPa, changes in stomatal

conductance and shape relating to wilting were principally caused by changes in pressure potential. Changes in Φ_{PSII} depended on changes in osmotic potential for water potential below -0.5MPa. The ratio of reflectance at 1,450nm to reflectance at 850nm showed a good linear correlation ($R^2=0.91$) over a wide range of water potentials above -7.1MPa. However, only slight changes occurred in the ratio of spectral reflectance of recoverable leaves with water potential above -1.2MPa.

Keywords

cucumber, water potential, spectral reflection, stomatal conductance, Φ_{PSII}
