コムギの光合成と物質生産に関する研究

第3報 生育に伴うコムギ個体群の光合成能力ならびに呼吸能力の推移

高 清 吉・玖 村 敦 彦・村 田 吉 男

(東京大学農学部)

昭和52年5月4日受理

作物個体群の光合成・呼吸の量は個体群自体の光合成・呼吸上の能力と環境条件との両者によって規定される。したがって、作物の生産過程を光合成・呼吸の推移の面から明らかにするためには、環境の側の時期的推移とともに、作物自体の能力の推移を明らかにすることが必要である。

コムギ個体群の光合成能力の推移についてはすでに THOMAS and HILL¹⁸⁾、清水・津野¹⁴⁾ および PUCKRIDGE¹⁰⁾ の報告がある。しかし、これらのうち、全生育期にわたる調査を行なっているのは PUCKRIDGE だけであって、他は生育の前半の調査を欠いている。しかも、PUCKRIDGE の調査も世界のコムギの栽培地帯の中ではかなり暖かいほうに位置する南オーストラリアの Adelaide において実施されたものである。日本のように冬の寒さがかなり厳しい地域では、当然これとは違った経過がみられるものと推察される。

そこで、著者らはあらためて本邦の条件の下でコムギ個体群の光合成能力および呼吸能力を全生育期にわたって調査するとともに、それらに関連すると思われる諸要因についても検討した。本報告はこの試験の結果を取りまとめたものである。

材料および方法

栽培法並びに CO₂ 交換の測定法：本報において検討に供したデータは、第1報³⁾の試験（1969～70年実施）においてえたものの一部と、1971～72年にほぼ同様な方法で行なった試験のデータの一部である。1969～70年に実施した試験の材料・方法については第1報³⁾に記述した通りである。1971～72年度の試験の材料・方法も、1969～70年度の試験とほぼ同様である。

個体群光合成能力の求め方：まず、生育各期の日射強度とみかけの光合成の日変化のデータを光—光合成曲線のかたちで整理した。しかるのち、この曲線のうえで、0.6 ly·min⁻¹ の下での単位地面積当りの個体群の光合成速度を読み取り、これをもって個体群光合成能力と定めた。

冬季には、個体群は 0.51～0.55 ly·min⁻¹ の下ですでに光飽和に達する³⁾ことから、冬季に 0.6 ly·min⁻¹ 以上の日射強度がえられない場合にはその日の最高の日射強度の下での光合成の値をもって個体群光合成能力の値とした。

第1報³⁾で述べたように、日射強度が同じであっても低夜温の後作用による抑制などのため、午前と午後の光合成の値が異なる場合がある。このような場合、抑制のなるべくない状態の下での値をえるため、冬季には午後の値を、また、春季以降においては午前の値を個体群光合成能力の値として採用した。個体群光合成能力がえられたときの気温は冬季には 8～17°C、春季以降には 12～22°C の範囲に入った場合が多い。コムギの光合成の最適温度としては、低温下で生育した場合 10～16°C、温暖な条件下で生育した場合 20～23°C という値が報告されている^{1,13,17)}。しかも、光合成の適温は、一般に生育温度が変化するにつれて、それに対応して変化するらしい^{5,6,7,8,15,19)}。これらのことを考慮すると、前述の手続きによりえられた個体群光合成の値はほぼ好適な温度の下での値と考えてよいであろう。

以上述べてきたように、本報での“個体群光合成能力”は、一定の日射強度の下での、かつ、日射以外の環境要因による制約がない、もしくは少ないと考えられる場合の光合成の値である。なお、個体群光合成能力の大きさはすべてみかけの値で表示した。

個体群呼吸能力の求め方：一般に、呼吸速度は温度によりつよく影響されるが、第1報³⁾の結果から、コムギの場合にも野外条件での呼吸速度の時期的推移が気温によって強く規定されていることが示された。コムギの呼吸の温度係数の正確な値を求めるために、1972年2月9日と3月3日の夜間において温度規制の可能な同化箱を用いて気温を低温側から高温側に段階的に切替えて圃場のコムギ個体群の呼吸速度を測定した。この結果から、前記2つの時期における個体群の呼吸の温度係数を算出したところ、5～25°Cの温度範囲でその値は2.0前後の値をとった。既往の文献にお

Table 1-1. Photosynthetic capacity of wheat stand and environmental conditions at the time of measurement in the 1969-70 experiment.

Date	Photosynthetic capacity of stand gCO ₂ m ⁻² hr ⁻¹	Solar radiation intensity ly min ⁻¹	Air temperature °C
Dec. 1	0.3	0.60	24
Dec. 13, 16	0.7	0.55	17
Dec. 29	0.8	0.54	12
Jan. 9	0.9	0.60	13
Jan. 23	0.7	0.51	15
Feb. 9	1.2	0.60	11
Feb. 20	1.6	0.60	14
Mar. 7~9	1.7	0.60	12
Mar. 21~23	2.4	0.60	12
Apr. 5, 6	4.1	0.60	12
Apr. 21, 23	4.3	0.60	16
May 3, 4	4.8	0.60	17
May 18, 19	4.0	0.60	20
May 30, 31	1.8	0.60	22
Jun. 13	-0.04	0.60	31

いてもコムギの呼吸の温度係数として2.0前後の値が報告されている^{2,12)}.

本研究では、野外条件下の夜間の呼吸速度の値をもとに呼吸の温度係数を2.0として10°Cの下での単位土地面積当りの個体群の呼吸速度を算出し、この値をもって“個体群呼吸能力”とみなすこととした。

個体群光合成能力に対する穂の寄与程度についての検討方法：ふたつの方法で検討した。ひとつは、同じ葉面積指数(LAI)の下での光合成量を穂のない出穂前と穂のある出穂後について比較する方法である。もうひとつは、開花期に穂を切除して、穂切除前後の光合成の大きさを比較する方法である。後者の試験は1972年の4月30日から5月1日にかけて実施した。

個体群の光合成および呼吸速度を求めるさいには、第2報⁴⁾に記述した方法により土壌呼吸量(根の呼吸量を含む)を推定し、その値を測定したCO₂交換量から差し引いて求めた。LAIを求めるさいには、黄緑色の葉の面積は緑葉の面積の1/2と評価した。個体群の単位乾物当りの呼吸速度は枯死部を除いた植物体の乾重を使って求めた。

結果および考察

1. 気象条件の推移

第1図は、試験実施地点から約2.5 km隔ったところにある気象庁の東京管区気象台のデータから半月毎

Table 1-2. Photosynthetic capacity of wheat stand and environmental conditions at the time of measurement in the 1971-72 experiment.

Date	Photosynthetic capacity of stand gCO ₂ m ⁻² hr ⁻¹	Solar radiation intensity ly min ⁻¹	Air temperature °C
Dec. 13, 15, 16	0.3	0.60	13
Dec. 28	0.4	0.60	17
Feb. 8, 9	1.8	0.60	8
Mar. 2~5	2.9	0.60	9
Apr. 28~30	4.8	0.60	18
May 27, 28	0.3	0.60	21
Jun. 11	-0.2	0.60	33

の日平均気温を算出し図示したものである。1971~72年の試験では1969~70年の試験に比べ、11月と2月の月の一時期を除き、秋から春の始めにかけての気温が全般的に高い。特に、春における気温の上昇が早い時期に始まっているのが特徴である。

2. 個体群光合成能力の推移とその解析

個体群光合成能力の推移を第2図に示した。両試験とも、個体群光合成能力は、生育のすすみに伴ってはじめるやかに、後急速に増大して開花期(5月上旬)頃に最大値に達し、その後急速に低下している。しかし、両試験の結果の間にはかなりの違いがある。もつとも顕著な相違点は、1971~72年の試験において個体群光合成能力の春における急上昇がより早くからみられることである。

本試験では、前述のように、個体群光合成能力は開花期に最大値を示した。THOMAS and HILL¹⁸⁾の試験およびPUCKRIDGE¹⁰⁾の平均的な雨量の年の試験でも、同様な傾向が認められている。しかし、清水・津野¹⁴⁾の試験では、個体群光合成能力の最大値が本試験より早い時期に現われている。

第2図をみると、それぞれの試験において個体群光

Fig. 1. Seasonal change in daily mean air temperature.

合成能力は LAI とほぼ並行的に推移している。このことから、個体群光合成能力を規定する植物側の要因として、まず、LAI が考えられる。次に、穂も個体群光合成能力に関係することが考えられるので、出穂の前と後のデータを区別して、LAI と個体群光合成能力との関係を示したのが第3図である。まず、出穂前についてみると、個体群光合成能力は LAI の増加に伴いほぼ直線的に増大し、LAI 4~5 で頭打ちするように見える。両試験の点はほぼ同一の線のうえに分布する。このことは、両試験における個体群光合成能力の時期的推移の前記の違いが LAI の時期的推移の違いによったといえよう。

WAND and WEI²⁰⁾, PUCKRIDGE and RATKOWSKY

¹¹⁾ および IWAKI *et al.*²⁾ の報告でも、コムギの個体群光合成能力が LAI 4~5 で頭打ちしており、この点において本試験の結果は既往の諸研究の結果と一致している。

同一の LAI の下での個体群光合成能力を出穂の前と後について比較すると、LAI 3~6 においては出

Fig. 3. The relationship between LAI and photosynthetic capacity of wheat stand. —○—, before heading; —●—, after heading in the 1969-70 experiment; —□—, before heading; —■—, after heading in the 1971-72 experiment.

穂後の値が出穂前の値に比べ若干大きい。出穂前後において単位葉面積当りの光合成速度が変化しない程度とすると、このことは個体群光合成能力に対し穂がある程度寄与していることを示すものといえよう。この寄与の程度は、第3図から計算すると、LAI 4 では約20%、同じく6では約10%という値となる。LAI 2以下では出穂前後の個体群光合成能力において差異がみられない。これは、出穂後 LAI が2よりも小さくなる時期には葉の老化がすでにかなりすすんでいたためと思われる。

穂を切除することによって個体群光合成能力に対する穂の寄与度を調べた結果を第4図に示した。4月30日つまり穂切除前に比べて穂切除後の5月1日には、日射強度の全領域において光合成が若干低下している。このことも、穂が個体群光合成能力にある程度寄与していることを示すものとみられる。第4図から、 $0.6 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ の日射強度の下での個体群光合成に対する穂の貢献の程度を計算してみると約8%という値がえられる。

個体群光合成に対するコムギの穂の寄与を検討した IWAKI *et al.*²⁾ の結果でも、LAI 2.8 の下でコムギの穂が個体群光合成に対して約21%寄与している。また、PUCKRIDGE⁹⁾ は、 $0.6 \sim 0.9 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ の日射強度の下でコムギ個体群の光合成が穂の切除によって約15%低下したことを報告している。以上のように、コムギの穂の個体群光合成への寄与についての研究結果は、本研究の結果を含めてほぼ一致している。つまり、大略10~20%程度の貢献があるとみて差し支えないであろう。

Fig. 2. Changes with growth in LAI, photosynthetic capacity and respiratory capacity of wheat stand.

—□—, —○—, —△—: LAI, photosynthetic capacity and respiratory capacity of stand in the 1969-70 experiment, respectively; —■—, —●—, —▲—: LAI, photosynthetic capacity and respiratory capacity of stand in the 1971-72 experiment, respectively; arrows: heading time.

Fig. 4. The effect of ear removal on apparent photosynthesis of wheat stand at flowering.

--○--, the relationship between solar radiation intensity and apparent photosynthetic rate; —●—, that after ear removal in the 1971-72 experiment.

3. 個体群呼吸能力の推移

個体群呼吸能力の推移は、第2図に示されている。個体群呼吸能力は、両試験においてほぼ似た推移を示した。すなわち、個体群呼吸能力は、生育のすすみに伴って、はじめゆるやかに、後急速に増大し、開花期ないしその少し前頃に最大値を示し、その後急速に低下した。

材料および方法の項で記述したように、ここでの個体群呼吸能力の値は地下部の呼吸を含んでいないから、実際より小さく評価されている。しかしながら、第2報⁴⁾に示したように、全生育期にわたって植物体中に占める根の割合は大きいものでない。したがって、上記した個体群呼吸能力の時期的推移の傾向は、真の個体群呼吸能力のそれと本質的に異なるものではないと思われる。

個体群呼吸能力は、単位土地面積当りの個体群の総乾重（以下、個体群の大きさという）、と組織単位乾重当りの呼吸速度（以下、組織の呼吸活性という）の積として考えることができる。そこで、個体群呼吸能力を地上部の乾重で除して求めた組織の呼吸活性の推移を第5図に示した。組織の呼吸活性は冬季の間ほぼ一定した値を示し、2月中旬頃から増加し始め、個体群の急生が始まる3月上旬・中旬に最大値に達し、その後低下した。

PUCKRIDGE and RATKOWSKY¹¹⁾ が比較的暖かい南オーストラリアの Adelaide で実施した試験では、

Fig. 5. Changes with growth in respiratory activity of wheat plant.

—○—, the 1969-70 experiment; —●—, the 1971-72 experiment.

コムギの組織の呼吸活性は生育初期高く、生育のすすみに伴い単調に下降している。武田・宇田川¹⁶⁾が比較的寒い埼玉県北本市で実施した試験では、コムギの葉身の単位葉面積当りの呼吸速度が生育のすすみに伴い単調に下降していない。本試験でみられた、生育のすすみに伴い単調に下降しない組織の呼吸活性の推移は、コムギが生育の前半を低温の下で過ごすことと関連するものと思われる。

個体群呼吸能力の推移を、第2報⁴⁾に示した個体群の大きさの推移、および第5図に示した組織の呼吸活性の推移と比較すると、その動きは生育前半にはおもに個体群の大きさによって、また、生育後半にはおもに組織の呼吸活性によって規定されているように思われる。

摘 要

1969~70年と1971~72年の生育期におけるコムギ個体群の光合成能力 ($0.6 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ の日射強度、適温附近の温度下での単位土地面積当りのみかけの光合成速度) と呼吸能力 (10°C の下での単位土地面積当りの呼吸速度) の生育に伴う推移、とそれらに関連する要因について検討した。結果は次のごとくである。

1. 両生育年度とも、個体群光合成能力は、生育のすすみに伴ってはじめゆるやかに後急速に増大して開花期頃に最大値に達し、その後急速に低下した。
2. 両生育年度とも、生育のすすみに伴って、個体群光合成能力は LAI とほぼ並行的に推移した。
3. 生育各期の LAI と個体群光合成能力との量的関係を検討した。個体群光合成能力は LAI が小さい範囲ではその増加に伴いほぼ直線的に増大し、LAI 4~5 で頭打ちとなった。
4. 出穂前と出穂後の個体群光合成能力を同じ LAI の下で比較すること、並びに、穂を人為的に切除し、それによる光合成の低下程度を調べることによって個体群光合成能力に対する穂の寄与について検討

した。この結果、穂が個体群光合成能力に10~20%程度寄与していることが認められた。

5. 個体群呼吸能力は生育のすすみに伴って増大して開花期ないしその若干前に最大値を示し、その後急速に低下した。

6. 植物体の組織の呼吸活性(10°Cの下での組織単位乾重当りの呼吸速度)は冬季の間はほぼ一定した値を示し、2月中旬頃から増加し始め、個体群が急生長する3月の上・中旬に最大値に達し、その後低下した。

7. 前述のような個体群呼吸能力の時期的推移は、生育前半にはおもに個体群の組織の量の動きに、生育後半にはおもに組織の呼吸活性の動きに関連していた。

引用文献

1. BARTA, A. L. and H. F. HODGES 1970. Characterization of photosynthesis in cold hardening winter wheat. *Crop Sci.* **10**: 535—538.
2. IWAKI, H., G. TAKEDA and T. UDAGAWA 1976. Ecological studies on the photosynthesis of winter cereals. II. Photosynthesis of wheat and rye plants under field conditions. *Proc. Crop Sci. Japan* **45**: 32—39.
3. 高 清吉・玖村敦彦 1973. コムギの光合成と物質生産に関する研究. 第1報 生育各期における個体群のCO₂交換の日変化の特徴. *日作紀* **42**: 227—235.
4. ———— 1975. ————. 第2報 個体群の物質収支と日射エネルギー利用効率について. *日作紀* **44**: 335—342.
5. 楠元 司 1957. 植物群落に於ける植物生産に関する生理生態学的研究. 第3報 常緑広葉樹の温度—光合成曲線の生態学的考察. *日生態誌* **7**: 126—130.
6. MOONEY, H. A. and A. T. HARRISON 1970. The influence of conditioning temperature on subsequent temperature-related photosynthetic capacity in higher plants. In: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proceedings of IBP/PP technical meeting, Trebon, 14—21 September 1969. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen*, pp. 411—418.
7. ———— and W. WEST 1964. Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. *Amer. J. Bot.* **51**: 825—827.
8. PISEK, H. A. und E. WINKLER 1959. Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link.), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). *Planta* **53**: 532—550.
9. PUCKRIDGE, D. W. 1969. Photosynthesis of wheat under field conditions. II. Effect of defoliation on the carbon dioxide uptake of the community. *Aust. J. agric. Res.* **20**: 623—634.
10. ———— 1971. ————. III. Seasonal trends in carbon dioxide uptake of crop communities. *Aust. J. agric. Res.* **22**: 1—9.
11. ———— and D. A. RATKOWSKY 1971. ————. IV. The influence of density and leaf area index on the response to radiation. *Aust. J. agric. Res.* **22**: 11—20.
12. SAWADA, S. 1970. An ecophysiological analysis of the difference between growth rates of young wheat seedlings grown in various seasons. *Jour. Fac. Sci. Univ. Tokyo III*, **10**: 233—263.
13. ———— and S. MIYACHI 1974. Effects of growth temperature on photosynthetic carbon metabolism in green plants. I. Photosynthetic activities of various plants acclimatized to varied temperatures. *Plant and Cell Physiol.* **15**: 111—120.
14. 清水 強・津野幸人 1957. 主要作物の収量予測に関する研究. 第2報 圃場条件下における麦類の光合作用. *日作紀* **26**: 100—102.
15. STRAIN, B. R. and V. C. CHASE 1966. Effect of past and prevailing temperatures on the carbon dioxide exchange capacities of some woody desert perennials. *Ecology* **47**: 1043—1045.
16. 武田元吉・宇田川武俊 1972. 数種冬作物の光合成能力. *日作紀* **41** 別号 1: 11—12.
17. ————・岩城英夫 1973. 数種の禾本科冬作物の葉温と光合成との関係. *日作紀* **42** 別号 1: 103—104.
18. THOMAS, M. D. and G. R. HILL 1937. The

- continuous measurement of photosynthesis, respiration, and transpiration of alfalfa and wheat growing under field conditions. *Plant Physiol.* **12**: 285—307.
19. WAGER, H. G. 1941. On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. *New Phytol.* **40**: 1—19.
20. WANG, T. D. and J. WEI 1964. The CO_2 assimilation rate of plant communities as a function of leaf area index. *Acta Bot. Sinica* **12**: 154—158.

Studies on Matter Production in Wheat Plant

III. Changes with growth in photosynthetic capacity and respiratory capacity of wheat stand

Seikichi KOH, Atsuhiko KUMURA and Yoshio MURATA
(Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113)

Summary

Using the data on diurnal changes of CO_2 exchange and environmental factors obtained at each stage of growth in two experiments of 1969–70 and 1971–72, the authors investigated the developmental changes in photosynthetic capacity and respiratory capacity of wheat stand and their related factors. The results obtained are summarized as follows:

1. In both experiments, photosynthetic capacity of wheat stand (rate of net CO_2 uptake per unit land area at the radiation level of 0.6 ly min^{-1} and at comparatively favourable temperatures) gradually increased in winter and then rapidly attained the maximum value (ca. $5 \text{ gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ hr}^{-1}$) at flowering, and thereafter decreased rapidly (Fig. 2).
2. The time trend in photosynthetic capacity was closely related with that of LAI throughout the whole growth period in the two experiments (Fig. 2).
3. From the investigation of LAI—photosynthetic capacity curve, which was drawn from the data obtained at various times of growth, it was shown that photosynthetic capacity increased with increasing LAI in its range up to 4—5. Above this range of LAI, photosynthetic capacity did not seem to increase with increasing LAI (Fig. 3).
4. According to two comparisons, namely, one between photosynthetic capacity of stand before and after heading, and the other between apparent photosynthetic rate of stand before and after ear removal, wheat ears contributed to the photosynthetic capacity of stand by 10—20% (Fig. 3, 4).
5. The respiratory capacity of stand (rate of CO_2 release per unit land area at 10°C temperature) increased with growth and attained the maximum value (ca. $0.4 \text{ gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ hr}^{-1}$, 1969–70; ca. $0.3 \text{ gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ hr}^{-1}$, 1971–72) at flowering or a little earlier, and thereafter decreased rapidly (Fig. 2).
6. The respiratory activity of plant (rate of CO_2 release per unit plant dry weight under 10°C temperature) remained relatively low and constant during winter. Then, the activity began to increase at the middle of February and attained the maximum value at the beginning or middle of March when the stand just started to grow vigorously, decreasing thereafter with the progress of growth (Fig. 5).
7. In the former half of the growth period, the change with growth in respiratory capacity of stand was mainly attributed to that in total plant dry weight per unit land area, and in the latter half, to that in respiratory activity of plant (Fig. 2, 5).