



Title	乾物分配特性からみた春播コムギの生育相と生産力の評価
Author(s)	高橋, 肇; TAKAHASHI, Tadashi
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 19(1), 1-56
Issue Date	1994-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12158
Type	departmental bulletin paper
File Information	19(1)_p1-56.pdf



乾物分配特性からみた春播コムギの生育相と生産力の評価*

高橋 肇

(北海道大学農学部作物学講座)

(平成 5 年 9 月 6 日受理)

Growth Phases based on Dry Matter Partitioning and Evaluation of Productivity in Spring Wheat

Tadashi TAKAHASHI

(Laboratory of Crop Science, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, 060, Japan)

目 次

第 1 章 物質生産面からみた春播コムギの生育相	2
第 1 節 乾物分配率の規則性と生育相	2
第 2 節 乾物分配動向の回帰式による品種特性の評価	5
第 3 節 生育相の変動と気象要因との関係	8
第 2 章 光エネルギーの吸収とその転換効率からみた乾物生産特性	13
第 1 節 光合成有効放射の反射、透過および吸収特性と乾物生産	13
第 2 節 群落内における PAR の吸収分布と乾物生産	16
第 3 節 PAR 吸収特性の品種間差異	19
第 3 章 葉身における体内成分の消長と光合成能力	21
第 1 節 葉身の窒素および糖含有率と光エネルギー転換効率	21
第 2 節 生育に伴う光合成能力の変化	24
第 4 章 稈内における一時的貯蔵養分の蓄積・転流と登熟機構	27
第 1 節 節位別にみた稈内細胞内容物質と可溶性糖分の消長	27
第 2 節 貯蔵養分の消長と登熟機構	30
第 5 章 収穫指数およびバイオマス生産の品種間差異と環境反応	33

第 6 章 生育シミュレーションモデルの開発と生産力の評価	36
第 1 節 生長モデルの構成について	36
第 2 節 モデルによる計算値と実測値との比較	40
第 3 節 モデルによる気象反応と栽培法の評価	43
結 語	46
摘 要	47
引用文献	48
Summary	54

序 章

世界におけるコムギの収量は、近年、栽培技術の改善と品種改良により飛躍的に向上してきた。このうち栽培技術面では、耕うん、播種、収穫など、圃場管理作業の機械化による労働生産性の向上、ならびに化学肥料、除草剤、殺虫・殺菌剤および生長調節剤などによる一貫栽培体系の確立による収量性の向上があげられる。一方、品種改良面では、脱粒性の改善、病害抵抗性の向上、収量形質の選抜ばかりでなく、交雑育種による有用形質の導入が図られ、最もめざましい成果として農林 10 号に由来する半矮性遺伝子の導入による「緑の革命」をあげることができる。これは、半矮性遺伝子を世界中のコムギに導入することによって短稈化を計り、倒伏を防止するとともに収穫指数を向上させ、多肥密植を可能

* 本報は北海道大学大学院農学研究科博士論文である。

にし、短期間で飛躍的に収量増に成功した事例である。しかし、最近、先進国におけるコムギの増収効果は必ずしも伸びておらず、人口の急増に伴う21世紀の食糧の確保が将来的課題となっている現在、さらなる技術改善や品種改良が求められている。

ところで、従来、コムギの収量性については、収量構成要素や短稈・長稈といった比較的単純な形質に着目して品種改良が行われ、どちらかといえばスタティック（静的）な面での形質が着目されてきた。しかし、作物は、本来、その生活史の中で発育（形態形成）と生長（乾物生産）が同時並行的に進行し、生育は各生育相における形態的、生理・生態的諸特性と環境要因との相互作用として現われ、子実生産はこれらの累積結果として実現される。コムギにおいても、生育は、出芽、出穂・開花を経て成熟に至るが、その過程では生長点を軸とする器官の形成、それに伴う群落構造の変化、さらには光合成や同化産物の転流・蓄積が行われ、子実が形成される。従って、今後さらに収量性の向上を図るには、植物が本来もつダイナミック（動的）な側面に着目して、発育と生長の両面を体系的に把握することによりコムギの本質的な特性を究明し、新たなポテンシャルを探る必要がある。

そこで、本研究では、上記の目的を達成するための基礎的研究として、出芽から成熟に至るコムギの生育過程を発育、物質生産、群落構造および物質分配則の面から体系的に把握するとともに、得られた結果を基に生育シミュレーションモデルを開発し、そのダイナミクスを評価・比較することを試みた。

第1章では、コムギの生長点の分化に伴う葉身、穂および子実の生長とこれに伴う各器官への物質分配則から、本研究の基本となる生育相を分類し、各生育相での発育速度および乾物分配率の品種間差異、さらには環境に対する反応について評価・検討した。

第2章では、コムギ群落における光エネルギーの吸収と乾物の転換について、生育相の推移に伴う様相を明らかにするとともに、植物体の形態変化による群落構造の変化とエネルギー吸収量および転換効率との関係を環境、品種特性の面から比較・検討した。

第3章では、群落での物質生産のもととなる同化器官の光合成に着目し、その能力を糖分の日変動と窒素含有率とから評価した。

第4章では、コムギが登熟期に稈内に一時的に余剰同化産物を貯蔵するという特性に着目し、この消長とこれを含む登熟機構の解明を試みた。

第5章では、ダイナミック解析によってのみ評価できると考えられる形質である高バイオマス性について、品種比較試験と交配試験の結果から、育種目標としての利用における現状と展望について検討した。

第6章では、これら春播コムギの生育特性とその生産力を総合的に評価する具体的な方法として、各章で得られた結果をもとに生長シミュレーションモデルを開発し、現段階での適合性を評価するとともに、その利用の一例として播種期の違いによる気象反応の評価を試みた。

第1章 物質生産面からみた春播コムギの生育相

コムギの生育相はこれまで主として外部形態を中心に分類されてきた^{1,2,3)}が、近年、植物の内生的な生育の進行を明らかにする必要性から、Kirby⁴⁾やBakerとGallagher⁵⁾は生長点の分化形態を主体に分類を試みている。一方、量的生長や内生的な生理的变化の過程については、WaldrenとFlowerday⁶⁾が生育各期間の乾物重および体内成分の変化を調査し、その動向を報告しているものの、生育相の進行に伴う物質生産面での特長の変化については不明な点が多いのが現状である。作物は、本来、生長点の分化を軸に形態形成と量的生長が同時並行的に進行するものであり、品種特性や環境反応を明らかにするには両者を統一的に把握する生育相の分類が必要となる。

そこで本章では、まず、稈長の異なる品種・系統を供試し、生育に伴う形態的諸形質や器官別乾物重の変化を詳細に検討し、主稈における乾物分配の規則性から生育相の分類を試みた（第1節）。次いで、形態的、生態的特性の異なる品種について、各生育相における乾物分配則を回帰式を用いて検討し、品種特性の評価を行った（第2節）。さらに第3節では、各生育相の進行（期間の長短）に及ぼす気象要因（気温と日長）の影響について検討した。

第1節 乾物分配率の規則性と生育相

材料および方法

試験は1985年に北海道大学農学部附属農場で

行った。供試材料として、形態的特性や収量性の大きく異なる長稈品種ハルヒカリおよび半矮性系統2-47 (ハルミノリ×Jupateco 73 S) を用いた。

播種は、4月19日に、5 cm 間隔に1粒ずつ種子を梱包したシードテープを2本ずつ5 cm 間隔で播種床に埋め込むことによって行い、出芽後3葉期に間引きして1本立とした(400 pls・m⁻², 5 cm×5 cmの正方形植え)。肥料はN-9, P₂O₅-12, K₂O-9 kg・10 a⁻¹の割合で全量基肥として与えた。5月下旬から6月中旬にかけて乾燥状態に経過したため、3回にわたって計50 mmの灌水を行った。また、殺虫剤、殺菌剤の適期散布により病虫害の防除を行った。区の配置は3反復乱塊法とし、各区内に収量用サブプロットと15のサンプリング用サブプロットを設けた。収量用サブプロットは、1 m×1 m (400 個体)、サンプリング用サブプロットは0.5 m×0.5 m (100 個体)である。なお、長稈のハルヒカリについては開花後各サブプロット間に針金を張り、倒伏を防止した。

調査は、生育の進行に合わせ、3~7日に1回の割合で全生育期間中14~15回行った。調査方法は、サンプリング用サブプロットから正常な50~100個体を掘り取り、水洗後、主稈と分けつに分け、根を切除した後、地上部を器官別(葉、稈+葉鞘、穂)に分解し、80℃で48時間通風乾燥後乾物重を秤量した。子実重は、平均的な主稈の穂5個体についてピンセットですべての子実を抜き取り後乾物重を秤量し、穂重に対する子実重の比率を計算し、これを個体の平均穂重に乗ずることにより算出した。また、ここでは穂から子実を除いたもの(稈+穂軸)を穂とした。

稈(葉鞘を含む)については乾物重測定後粉碎し、デタージェント法⁷⁾により細胞壁構成物質(セルロース、ヘミセルロース、リグニン、SiO₂、熱変性蛋白)を測定、これを稈の構造物質(culm structure)と定義し、稈乾物重から細胞壁構成物質重を差し引いた値を細胞内容物質(cellular contents)重とした。また、生育期間中、生長点の分化を検鏡するとともに植物体の各部位の長さ、幅および葉身角度を測定し、パーソナルコンピューター(NEC製、PC-9801 E)を用い、プロッタ(WATANABE製、MP 1000)によって草型のモデル図を作成した。

なお、本試験で用いた各器官への乾物分配率(%)

は、調査期間中における各器官の乾物増加量(ΔP)を地上部乾燥物増加量(ΔW)で除して求めた。

結 果

1. 部位別乾物重の推移

第1図は両品種・系統の主稈における葉身、稈の構造物質、稈の細胞内容物質、穂および子実の乾物重の推移を示したものである。ハルヒカリについてみると、葉身乾物重は、出芽から出芽後35日目頃まで葉数の増加に伴い直線的に増加し、止葉出葉期に最大に達した後、葉の枯れ上がりに伴い漸次減少した。稈の構造物質重は、出芽後25日目頃から増加し始め、出芽後60日目過ぎ(開花後約5日目)稈の伸長停止とともに増加を終えた。一方、稈の細胞内容物質重は、稈の構造物質重と同様、出芽後25日目頃から増加し始めたが、穂(子実を除く)の生長が旺盛となり始める出芽後約50日目から開花期(出芽後約60日目)にかけて増加がやや緩慢となり、稈の伸長停止後急増して乳熟期(出芽後70日目)に最大に達し、以後急減した。

穂乾物重は、幼穂分化(2重隆起期、出芽後約16

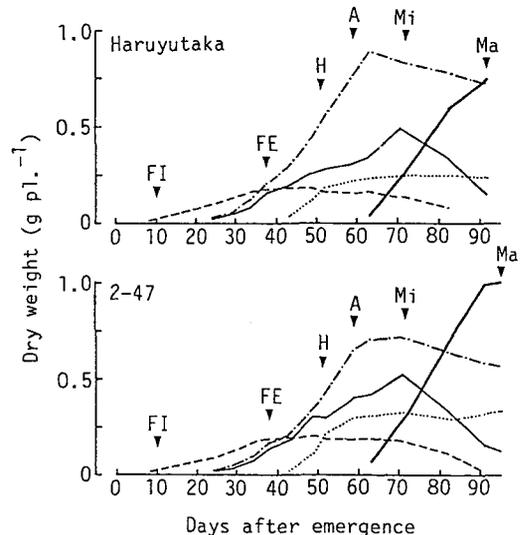


Fig. 1. Changes with time in dry weight of five parts of a main shoot for two varieties. Arrows indicate the developmental events; FI: flag leaf initiation, FE: flag leaf emergence, H: heading, A: anthesis, Mi: milk ripe stage, Ma: maturity. -----: leaf blade, ----: culm structure, —: culm cellular content,: ear, —: grain.

日目) 後およそ3週間ほとんど増加しなかったが、止葉が展開し始めた出芽後40日目から急速に増加し、出穂期から開花期にかけて最大となり、以後ほぼ一定に推移した。子実乾物重は、開花直後から成熟期にかけてほぼ直線的に増加するが、成熟期直前にやや緩慢となる傾向が認められた。

半矮性系統2-47における器官別乾物重の推移の様相は、第1図に明らかなように、基本的にはハルヒカリと全く同様であった。しかし、量的には品種・系統間差が認められ、稈の構造物質を除く葉身、稈の細胞内容物質、穂および子実乾物重の最大値は、ハルヒカリに比べ大きかった。これらの量的な差は、主として両品種・系統の稈長の差を反映しているものと推察された。

2. 生育に伴う草型の変化と乾物分配率の推移

第2図は、第1図における主稈の乾物重の変化をもとにして算出した各器官への乾物分配率の推移と草型の変化を示したものである。草型は長稈品種と半矮性系統間で異なっていたが、各器官への分配率の動向は両者ともきわめて類似していた。

そこで、各器官への分配動向の特徴についてみると、出芽時、葉身への分配率は60~70%、葉鞘(この時期では稈の伸長は認められない)へは30~40%であったが、葉身への分配率は幼穂分化期に相当する出芽後約10日目にかけて上昇し、およそ80%に達した。しかし、その後葉身への分配率は減少に転じ、代わって稈と葉鞘への分配率が増加し始め、出芽後約40日目の止葉出葉期には葉身への分配率は10%以下、稈(葉鞘を含む)への分配率が90%以上となり、稈の伸長とともに同化産物は主として稈の生長にふり向けられた。一方、止葉出葉期頃から、穂が旺盛に生長し始めると、穂への分配率が急激に高まり、その値は出穂期にほぼ最大となり、開花期にかけて急減し、乳熟期まで分配が認められるものの開花期以降における分配割合はきわめて小さかった。子実への分配は開花数日前から認められた(子実の生成による)が、その分配は開花約1週間後から急激に増大し始め、乳熟期頃にはほぼ100%に達した。

以上のように、各器官への分配の動向は品種、系統間できわめて類似していたが、出穂期前後における穂への分配率は2-47で大きいこと、出穂期以降における稈への分配率は2-47で小さいことおよび、稈の細胞内容物質への分配充率は出穂前後に両品

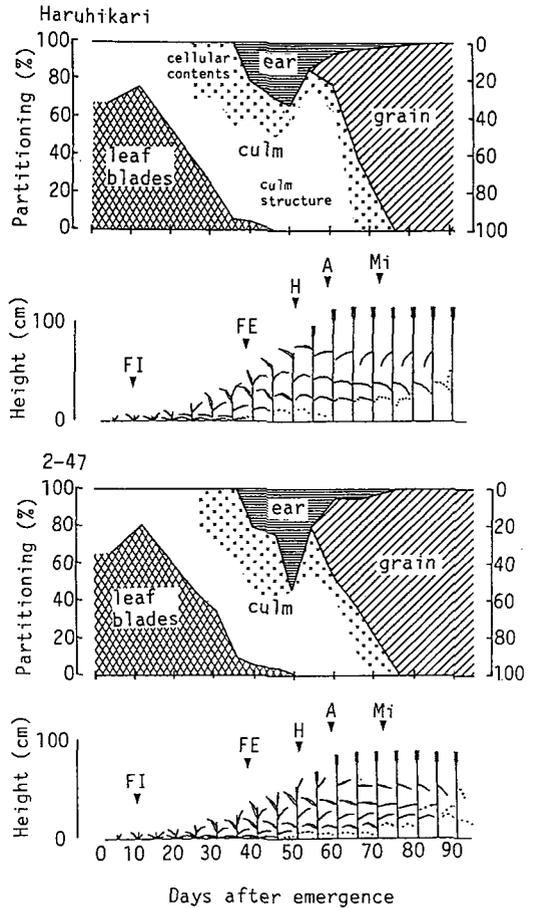


Fig. 2. Change with time in dry matter partitioning (Δ parts/ Δ shoot, %) and plant type of a main shoot for two varieties. FI: flag leaf initiation, FE: flag leaf emergence, H: Heading, A: anthesis, Mi: milk ripe stage.

種・系統とも一時的に低下することなどの特徴が認められた。

考 察

前述したように、両品種・系統の器官別乾物重ならびに分配率には、主として稈長の違いによると考えられる差異が認められたが、乾物の分配動向には規則性が認められ、生育に伴う葉、稈(葉鞘を含む)、穂(稈と穂軸)、子実の量的生長も基本的には生長点の一連の分化を転換点として進行していることがうかがえる。

そこで、両品種・系統の分配の動向を詳細に検討してみると、各器官への乾物分配は、第3図に模式

的に示したように、ほぼ幼穂分化期、止葉出葉期、開花期および乳熟期を中心に転換しており、春播コムギの生長は、乾物生産面からみると、次の5つの特徴的な生育相に分かれていることが明らかとなった。

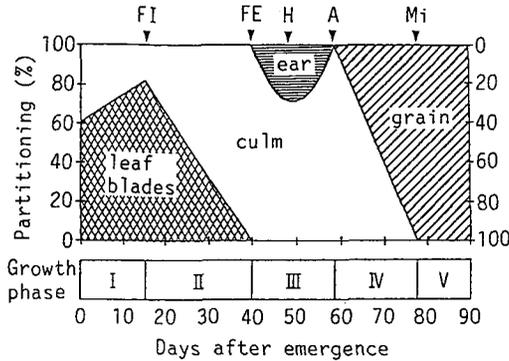


Fig. 3. The pattern of dry matter partitioning and growth phases.

生育相 I：出芽から幼穂分化期に至る期間で、同化産物はもっぱら葉身の生長にふり向けられ、葉身への分配は出芽時の約 60% から上昇し、幼穂分化期には約 80% に達する。

生育相 II：幼穂分化期から止葉出葉期に相当し、葉鞘とその後の稈の伸長に伴いこれらの器官への分配が増加し始める。これと同時に葉身への分配は減少に転じ、ほぼ直線的に減少して止葉出葉期には 10% 以下となり、葉身の造成はほぼこの時期に完了する。

生育相 III：止葉出葉期から開花期に至る期間で、同化産物は稈と穂に分配される。穂への分配は、幼穂の急伸長に伴い急激に増加し、出穂期前頃を最大に以後開花期にかけて急減し（約 5%）、開花期以降の分配はきわめて少ない（第 2 図）。このことから、シンクとしての穂の容量は、ほぼこの時期で決定されるものと考えられる。また、稈への分配のうち、細胞内容物質への分配は出穂期頃に一時的に低下しており、この時期では同化産物は優先して穂へ分配されるものと推察された。

生育相 IV：開花期から乳熟期に至る期間で、胚乳細胞の分裂と肥大に伴って子実への分配が始まり、稈への分配が急速に低下する。星川⁹⁾は開花後 6~7 日目頃から胚乳細胞にデンプンの蓄積がみられることを観察しているが、本実験でも子実への分配は開花後約 1 週間目から急激に上昇し始めた。稈

への分配のうち、構造物質への分配は稈伸長停止期にはほぼ 0 となるが、細胞内容物質への分配は乳熟期頃まで継続する。

生育相 V：乳熟期から成熟期に至る期間で、同化産物はすべて子実へふり向けられる。一般に、稈の貯蔵養分は開花期から乳熟期まで増加し、以後成熟期にかけて減少することが報告されている^{9,10,11,12,13)}。本実験においても第 1 図に明らかなように、稈の細胞内容物質量は乳熟期に最大となり、成熟期にかけて減少していることから、稈に蓄積された貯蔵養分がこの期間に子実へ転流しているものと考えられる。

以上の 5 つの生育相から、長稈品種と半矮性系統の乾物分配特性について検討してみると、生育相 I においては分配率に顕著な品種・系統間差が認められなかったが、稈の伸長が始まる生育相 II においては、長稈品種ハルヒカリの稈への分配が高かった（ハルヒカリ：75%，2-47：69%）。生育相 III では、半矮性で穂重の大きい 2-47 で穂への分配（ハルヒカリ：24%，2-47：29%）と稈の細胞内容物質への分配（ハルヒカリ：16%，2-47：25%）が高かった。また、生育相 IV ではシンクとなる穂重の大きかった 2-47 の子実への分配が高かった（ハルヒカリ：44%，2-47：56%）。一方、2-47 はハルヒカリに比べ、生育相 IV での細胞内容物質への分配が低かったものの（ハルヒカリ：34%，2-47：25%）、第 1 図に明らかなように開花期までの細胞内容物質の蓄積量が高く、乳熟期における蓄積量も高かった（ハルヒカリ：0.34 g・pl⁻¹，2-47：0.41 g・pl⁻¹）。

以上のように、春播コムギの生育は、乾物分配特性からみると主要生育事象を転換点として、かなり規則的に進行しており、品種・系統間差異は主として各生育相における分配率の大きさを反映していることが明らかとなった。このことから今後、これらの生育相を基準として検討を進めることとした。

第 2 節 乾物分配動向の回帰式による品種特性の評価

材料および方法

前節では、葉身への乾物分配率が生育相 I および II で直線的に増減すること、穂への乾物分配率が生育相 III で出穂期を境に 2 次曲線的に変化すること、および子実への乾物分配率が生育相 IV で直線的に増

加することが明らかとなった(第3図)。そこで本節では、葉身、穂、子実への乾物分配率を出芽後日数に対する一次と二次の回帰式にあてはめ(第4図)、品種による分配動向の違いを評価することとした。

用いた品種は、北海道で育成された長稈・早生のハルヒカリ、短稈(半矮性)・早生のハルユタカおよびドイツで育成された長稈・晩生の Selpek である。試験は、1986年に行い、5月6日に播種した。播種法、栽植様式(密度)、区制およびその他の栽培管理は前節と同様である。調査は生育の進行に合わせ全生育期間中に20回行い、前節と同様の方法で器官別乾物重を測定し、乾物分配率を算出した。

結 果

1. 乾物分配動向の品種間差異と生育相の進行

第5図に3品種の生育に伴う各器官への乾物分配率の推移を示した。図に明らかなように、乾物分配率は、3品種ともほぼ幼穂分化期、止葉出葉期、開花期および乳熟期を転換点として規則的に変化していることがわかる。しかし、詳細に検討してみると、幼穂分化期から止葉出葉期に至る生育相IIは、晩生品種の Selpek (24日)が他の2品種(18日)に比べて長く、止葉出葉期における葉身乾物重が大きかった。また、止葉出葉期から開花期に至る生育相

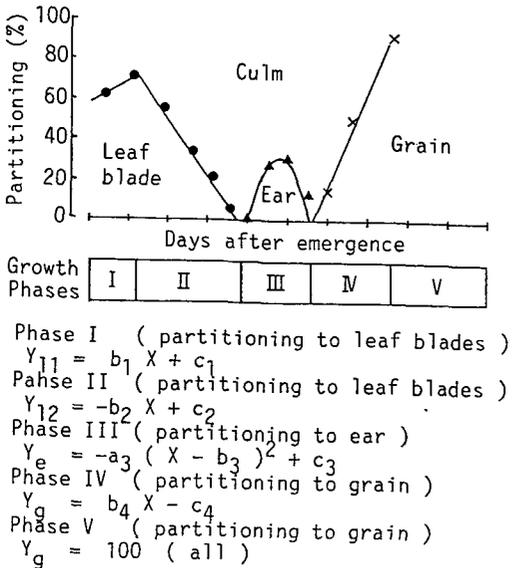


Fig. 4. Relationships between days after emergence (X) and dry matter partitioning to each organ (Y).
 ●: leaf blades, ▲: ear, ×: grain.

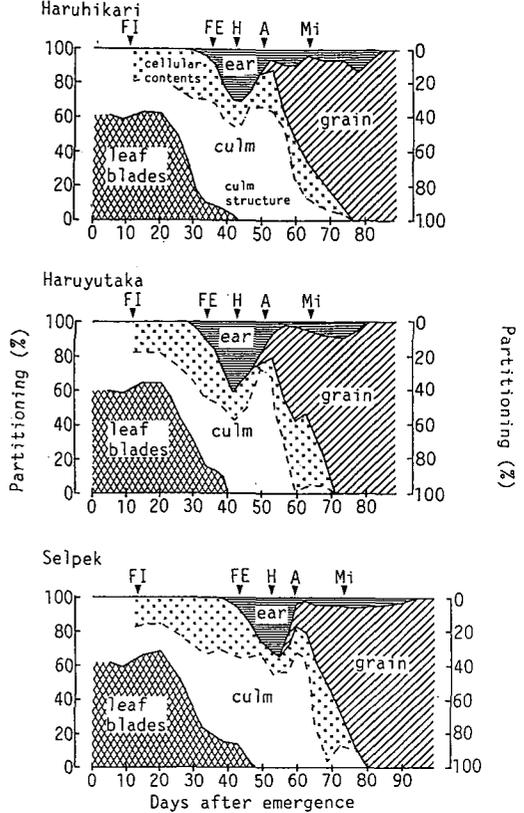


Fig. 5. Change with time in dry matter partitioning of the main shoot for three varieties. The symbols are the same as those in Fig. 2.

IIIの期間には品種間差が認められなかったが(17日)、出穂期における最大期の穂への分配率は、短稈品種ハルユタカ(42%)が長稈品種(ハルヒカリ: 33%, Selpek: 39%)に比べて大きく、これを反映して穂乾物重が大きかった。稈の構造物質重は長稈のハルヒカリと Selpek が大きかったが、乾物分配率をみると Selpek では幼穂分化期から止葉出葉期までの分配期間が長く、出穂期以降も稈が継続して伸長するハルヒカリでは開花期前後の分配が大きかった。

以上のように、乾物分配率は稈長や早晩性を反映してその動向や生育相の進行に品種間差異が認められたことから、生育相別に回帰式をあてはめ、品種特性を評価することとした。

2. 出芽後日数に対する葉身、穂、子実の乾物分配率の回帰と品種特性の評価

第1表は、第4図に示した回帰式をもとに算出し

た各生育相における回帰式の係数および定数を示したものである。

生育相 I において、葉身への分配率を示す右上がりの一次回帰直線 $Y=b_1X+c_1$ では、直線の傾きを示す係数 b_1 はこの間における葉身への分配の強さを、定数 c_1 は出芽時の分配の高さを示している。係数 b_1 はハルユタカと Selpek で高く、ハルヒカリが低かったが、定数 c_1 は 3 品種ともほぼ同程度で、出芽時の葉身への分配には品種間差がないことが示唆される。

生育相 II において、葉身への分配率を示す右下がりの一次回帰直線 $Y=-b_2X+c_2$ では、直線の傾きを示す係数 b_2 が葉身への分配の高さとともに期間を意味しており、係数 b_2 値が高いことは止葉出葉期までの葉身への分配の低下が著しく、止葉の出葉が早まることを示している。係数 b_2 は Selpek が他の 2 品種に比べ小さく、止葉出葉期も他の 2 種より遅かった。

生育相 III において、穂への分配率を示す二次回帰曲線 $Y=-a_3(X-b_3)^2+c_3$ では、二次の係数 a_3 が曲線の膨らみを意味し、係数 a_3 の値が高いほど曲線は上に尖った形となり穂への分配の期間が短くなる。また、一次の係数 b_3 は曲線の頂点の位置を出

Table 1. Coefficients and constants of the regressions of dry matter partitioning against days after emergence in three varieties

Variety	Coefficient	Constant	n	r
Phase I	b_1	c_1		
Haruhikari	0.56	56.18	3	0.570
Haruyutaka	0.89	53.39	3	0.738
Selpek	0.92	54.08	3	0.660
Phase II	b_2	c_2		
Haruhikari	3.46	129.15	6	0.977**
Haruyutaka	3.10	123.26	6	0.960**
Selpek	2.46	112.16	7	0.947**
Phase III	a_3 b_3	c_3		
Haruhikari	0.28 43.02	28.89	8	0.925**
Haruyutaka	0.27 42.42	34.75	8	0.866**
Selpek	0.30 52.01	30.10	8	0.817*
Phase IV	b_4	c_4		
Haruhikari	3.37	159.31	6	0.823*
Haruyutaka	3.54	162.14	6	0.856*
Selpek	4.23	239.89	6	0.992**

* and ** show 5% and 1% level of significance, respectively.

芽後日数で示し、出穂期、開花期の早晩を意味している。定数 c_3 は曲線の頂点の高さを示し、定数 c_3 の値が高いほど最高時の穂への分配が高い。二次の係数 a_3 には顕著な品種間差が認められず、定数 c_3 はハルユタカで高かった。このことから、ハルユタカは穂の形成期間に他の品種と同じであったが、穂への分配が高かったことを示している。一方、一次の係数 b_3 は出穂、開花期の遅かった Selpek が他の 2 品種より大きかった。

生育相 IV において、子実への分配率を示す右上がりの一次回帰直線 $Y=b_4X-c_4$ では、直線の傾きを示す係数 b_4 が子実への分配の期間を意味し、係数 b_4 の値が高いことは、開花期以降の子実の生長が速いこと、稈の構造物質や貯蔵養分を含めた稈への分配が小さいことを意味しているものと考えられる。係数 b_4 の値は、開花後著しく稈が伸長したハルヒカリと開花後細胞内容物質が著しく増加したハルユタカで小さかった。

考 察

本試験の結果、各生育相における葉身、穂、子実への分配率の推移を出芽後日数に対する回帰式にあてはめる方法（第 4 図）は、乾物分配率の大きさや分配する期間（生育相）の長さなどの品種特性を評価するのに有効であった。例えば、生育相 I において、葉身への分配の増加速度を示す係数 b_1 の値がハルユタカ、Selpek で高かったことは、これらの品種が幼苗期における葉身生産量の高いことを示している。また、生育相 II において、葉身への分配の低下速度を示す係数 b_2 の値が Selpek で低かったことは、葉身への分配傾向が強く、かつその分配する期間が長かったことを示している。また、晩生品種で生育相 II の期間が長いことは、同時に、稈へ分配する期間が長くなることを意味するため、この期間での稈の生産量が高いことを示唆している。生育相 III では、稈重が小さく、穂重の大きいハルユタカで穂への分配が強いことが特徴的であるが、特に穂の分配率の曲線の膨らみを示す係数 a_3 の値に品種間差が認められず、曲線の頂点の高さを示す定数 c_3 の値がハルユタカで高かった。このことから、ハルユタカの穂への分配傾向の強さは主としてその期間の長さよりも分配の高さに起因していると考えられる。一方、生育相 IV では、子実への分配の増加速度を示す係数 b_4 の値がハルヒカリ、ハルユタカ

で小さく、開花後の稈への分配が高かったことが示唆された。ハルヒカリでは開花後の稈の伸長が大きいことにより、ハルユタカでは開花後の稈の細胞内容物質が著しく増加することにより、稈への分配が高まったものと推察された。

コムギについては、これまで物質生産の動向から品種の特徴を検討した報告は少ない。Makungaら¹⁰⁾、RawsonとHofstra¹⁴⁾およびThorne¹⁵⁾は生育時期によって物質の分配が異なることを明らかにしているが、動向については不明な点が多い。特に開花前の生育については研究が少なく、WongとBaker¹⁶⁾が5品種について生育ステージの出現時期に品種間差異があることを見いだしたが、物質生産の動向についての報告はない。品種特性を的確に把握し、その生理的機構を解明するためには、まず生育期間を通じての物質生産の動向を明らかにしなければならない。本節では、近年利用が高まっている半矮性(短稈)品種は、長稈品種に比べ稈への乾物分配率が低く、その結果出穂期前後の穂への分配が高くなっていることが明らかとなったが、同じ長稈品種の中でも主として開花期前後の稈の伸長が大きいハルヒカリと出穂前の稈重の増加が大きいSelpekとでは分配動向が異なることが明らかにされた。

しかしながら、これらの乾物分配率を評価する回帰式は、その生育相の期間の長短に大きく左右され、品種特性による分配動向の違いが生育相の変動によるものなのか、あるいは気象要因によるものなのかを解析することが必要である。そこで次節では、生育相の変動に対する気象要因の影響について検討を行った。

第3節 生育相の変動と気象要因との関係

材料および方法

試験は、短稈(半矮性)・早生のハルユタカと長稈・晩生のSelpekを供試し、1988年と1989年に行った。2年間でできるだけ多くの環境条件を設定するため、1988年には7回(4月11日から7月7日まで)、1989年には8回(3月17日から6月21日まで)、計15回の播種期を設けた。播種法、栽培様式(密度)およびその他の栽培管理は、第1節に準じて行い、5つの生育相の転換点となる主要生育ステージ(幼穂分化期、止葉出葉期、開花期および成

熟期)を観察し、月日を特定した。

生育相の進行(發育)に及ぼす気温と日長の影響は、近年、生育期の予測や生長のモデル化に広く用いられている發育指数(DVI)と發育速度(DVR)の概念を適用して検討した。發育指数とは、例えば出芽期を0、出穂期を1としたもので、發育指数1をこの間に要した日数(D)で除した値を平均發育速度(MDVR, 1/D)と定義し、これを気温あるいは日長の関数として表したものである。

ここでは、まず各生育相の開始日と終了日に0および1の数値を与え、これにより發育指数(DVI)を決定した。發育指数は、生育相Iでは出芽期を0、幼穂分化期を1とし、生育相IIでは幼穂分化期を0、止葉出葉期を1、生育相IIIでは止葉出葉期を0、開花期を1、生育相IV+Vでは開花期を0、成熟期を1とした。一方、各生育相の發育指数1を生育相に要した日数(D)で除した値を平均發育速度(MDVR, 1/D)とし、これを気温(T)あるいは気温と日長(Ph)の関数として表したものを發育速度と定義した。發育指数と發育速度との関係は以下の式で示される¹⁷⁾。

$$DVI = \int_0^n MDVR dt \doteq \sum_{i=0}^n DVR_i$$

ここで、nは各生育相の開始日からの日数を示し、DVR_iは毎日の發育速度、DVIはn日目の發育指数を示す。

本試験で用いた平均気温は北海道大学農学部附属農場の気象月報から引用し、平均日長はWeirら¹⁸⁾の示した計算式に札幌の緯度(北緯43度)を入力して計算した値を用いた。

なお、本論文では第6章で生長のモデル化を試みる関係上、1986年、1987年および1991年に行った試験のデータを用いて回帰式の再現性についても検討を行った。

結 果

1. 気温と發育速度との関係

ハルユタカおよびSelpekの各生育相において、要した日数の逆数から發育速度(1/D)を算出して変数Yに代入し、期間中の日平均気温から各生育の平均気温(T)を算出して変数Xに代入することで両者間の関係を直線回帰式で表した(第6図)。なお、回帰式は $Y = a(X - TB)$ の形で表記し、係数aを回帰係数、定数TBを基底温度とした。

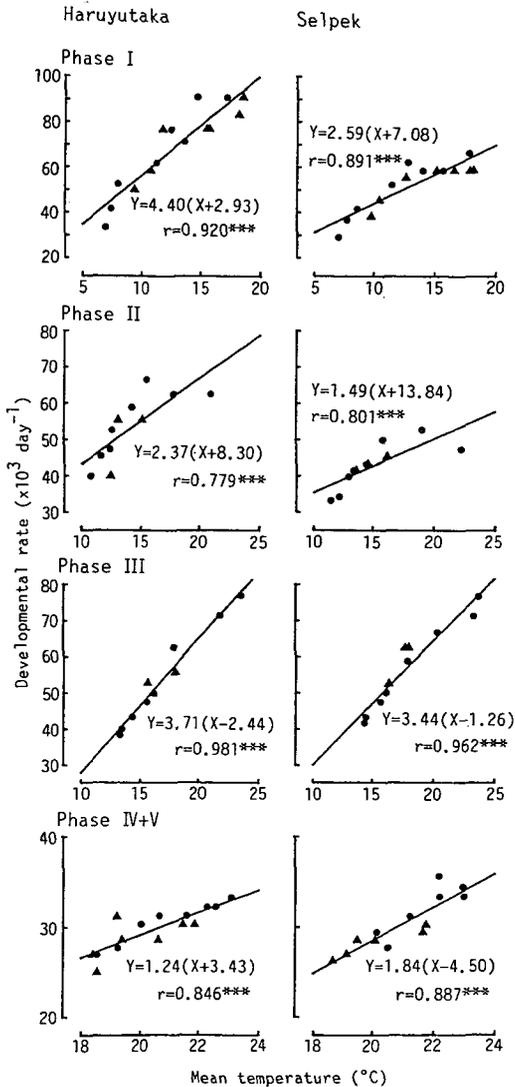


Fig. 6. Relationships between developmental rate (Y) and mean temperature (X) in four growth phases.
***: 1% level of significance. ▲: 1988,
●: 1989.

両品種とも全生育相で发育速度と気温との間に高い正の相関関係が認められ、気温の上昇に伴い发育速度が高まり生育相が短縮する傾向がうかがえる。生育相 I では、回帰係数はハルユタカが Selpek に比べ高く、基底温度は Selpek が高かった。このことから、ハルユタカは気温の上昇に対する发育速度の増加割合が大きく、特に高温条件下で Selpek よりも发育速度が高くなることが示唆された。生育相 II においても回帰係数はハルユタカが高く、基底温

度も Selpek が高かったことから、早生品種のハルユタカは晩生品種の Selpek に比べ生育前半（生育相 I および生育相 II）で发育速度が高く、高温条件下ほどこの傾向が顕著であることが示唆された。一方、生育相 III では回帰係数、基底温度ともに品種間差が小さく、この期間での发育速度は両品種ともほぼ同様であることが示された。これに対し生育相 IV + V では、回帰係数は Selpek がハルユタカより高く、基底温度は Selpek で低く負の値を示した。これらのことから、Selpek はハルユタカに比べ気温の低下に対する发育速度の減少割合が大きく、高温条件下ではハルユタカとほぼ同程度の发育速度を示すものの、低温条件下では发育速度が著しく低下するものと考えられた。

2. 日長と发育速度との関係

ハルユタカ、Selpek とも全生育相において发育速度と平均気温の間に高い正の相関関係が認められ、平均気温から基底温度を差し引いた値 ($T-TB$) が发育速度と比例関係にあることから、この値で发育速度を除いてサーマル发育速度 ($1/D(T-TB)$) を算出し¹⁹⁾、気温の影響を取り除いた上で日長の影響を検討した。第 7 図に、サーマル发育速度と平均日長との関係を示し、前者を変数 Y、後者を変数 X として算出した回帰式を示した。なお、回帰式は $Y=b(X-PhB)$ の形で表記し、係数 b を回帰係数、定数 PhB を基底日長と称した。

両品種とも生育相 I において相関関係の有意性は 10% であり、生育相 II においてはハルユタカ、Selpek でそれぞれ有意性 5%、1% で正の高い相関関係が認められたものの、生育相 III および生育相 IV + V では相関関係が認められなかった。

生育相 I についてみると、回帰係数はハルユタカが Selpek に比べ大きかったものの、両品種とも基底日長が著しく小さく、サーマル发育速度に対する日長の影響は比較的小さいことが示唆された。一方、生育相 II でも、回帰係数はハルユタカが Selpek より大きく、基底日長が両品種ともほぼ同じであったことから、ハルユタカは Selpek に比べ日長の影響を強く受けることが示された。また、基底日長が生育相 I に比べ著しく大きかったことから、日長による影響が通常の日長条件下で生育相 I に比べ大きいことが明らかとなった。これに対し、生育後半の生育相 III および生育相 IV + V では、両品種とも日長が发育に対しほとんど影響を及ぼさない

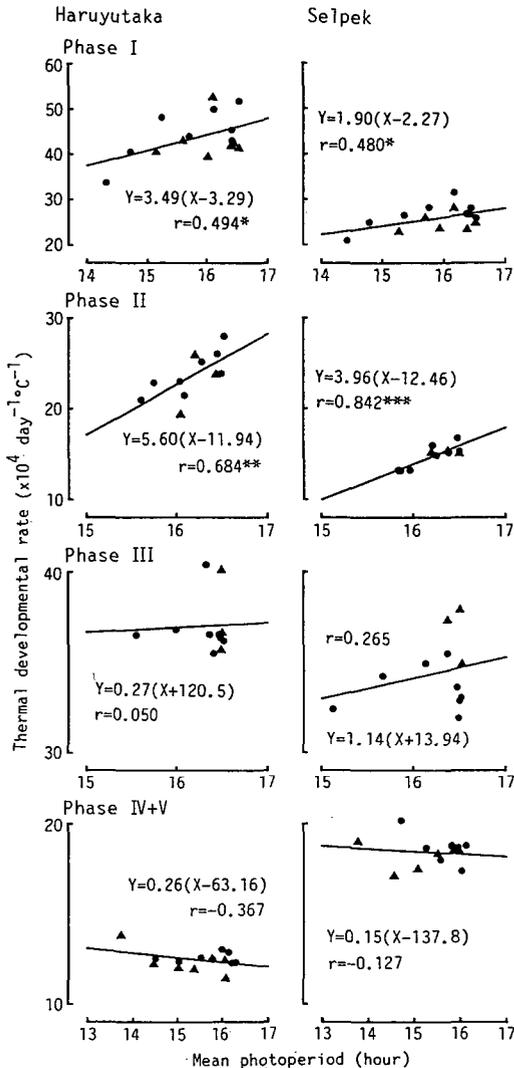


Fig. 7. Relationships between thermal developmental rate (Y) and mean photoperiod (X) in four growth phases. Thermal developmental rate (Y) is calculated by the following formula; $Y = 1/D(T - TB)$, D is days from the start to the end of each growth phase, T is mean temperature, and TB is based temperature derived from relation between developmental rate and mean temperature, *, **, ***: 10%, 5%, 1% level of significance. ▲: 1988, ●: 1989.

ものと考えられた。

3. 各生育相における回帰式の適合性と再現性

各生育相における发育速度 (DVR) の気温 (T) に対する直線回帰式 $1/D = a(T - TB)$ と気温 (T)

および日長 (Ph) に対する曲線回帰式 $1/D = b(T - TB)(Ph - PhB)$ の適合性を両回帰式の残差平均平方を算出して検討した(第2表)。その結果, 生育相 I の Selpek と生育相 III および生育相 IV + V の両品種では直線回帰式で残差平均平方の値が小さいが, 生育相 I のハルユタカと生育相 II の両品種では曲線回帰式でこの値が小さいことから, これらの式が適合するものと判定し, これらを用いて回帰式の再現性について検討した。

第3表に1986年, 1987年および1991年の試験における幼穂分化期, 止葉出葉期, 開花期および成熟期の4つの生育ステージの観察値と計算値を月日および发育指数 (DVI) について示した。なお, 各生育ステージのDVIが1.000に近似的なことから, 観察値と計算値のDVIの差異をその誤差率として評価した。

幼穂分化期 (生育相 I) についてみると, 観察値と計算値の差は Selpek の1987年で最も大きく (2日, 誤差率16%), 全データを平均すると1.0日, 誤差率は7%であった。止葉出葉期 (生育相 II) では, 観察値と計算値の差はハルユタカの1987年で最も大きく (3日, 21%), 全データを平均すると1.3日, 誤差率8%であった。開花期 (生育相 III) では, 観察値と計算値の差はハルユタカの1986年, 1991年および Selpek の1987年, 1991年で3日と大きく, 誤差率はそれぞれ16%および19%, 19%および18%であり, 全データを平均すると2.5日, 誤差率15%であった。成熟期 (生育相 IV + V) についてみると, 観察値と計算値の差は Selpek の1986年で5日と最大であったが, 誤差率は15%であった。全データを平均すると2.0日, 誤差率6%であった。

以上のように, 計算値は観察値に極めて近似した値を示し, 出芽期から積算すると全生育期間で平均3.8日(最大5日)の誤差が認められるにすぎなかった。

考 察

一般に, 作物は気温が高くなると发育速度が高まり, コムギは長日作物であることから²⁰⁾, 長日により花成が促進される。发育に対する日長の効果は, 小穂分化期間について多く報告されており, いずれも長日により幼穂の发育が早まることが示されている^{21,22)}。本試験においても, 小穂分化期間を含む生

Table 2. Regression equations and analysis of variance between observation and regression for developmental rate (DVR) vs temperature (T) and photoperiod with temperature (T&Ph)

Variety	Regression equation	RMS×10 ⁻⁵	F-value	Use
Phase I (Emergence to double ridge stage)				
Haruyutaka				
DVR vs T	1/D=4.40×10 ⁻³ (T+2.93)	5.568		×
DVR vs T&Ph	1/D=3.49×10 ⁻⁴ (T+2.93)(Ph-3.29)	5.271	1.37	○
Selpek				
DVR vs T	1/D=2.59×10 ⁻³ (T+7.08)	2.661		○
DVR vs T&Ph	1/D=1.90×10 ⁻⁴ (T+7.08)(Ph-2.27)	2.921	1>	×
Phase II (Double ridge stage to flag leaf emergence)				
Haruyutaka				
DVR vs T	1/D=2.37×10 ⁻³ (T+8.30)	3.681		×
DVR vs T&Ph	1/D=5.60×10 ⁻⁴ (T+8.30)(Ph-11.94)	2.582	2.92	○
Selpek				
DVR vs T	1/D=1.49×10 ⁻³ (T+13.84)	1.391		×
DVR vs T&Ph	1/D=3.96×10 ⁻⁴ (T+13.84)(Ph-12.46)	0.516	8.63*	○
Phase III (Flag leaf emergence to anthesis)				
Haruyutaka				
DVR vs T	1/D=3.71×10 ⁻³ (T-2.44)	0.630		○
DVR vs T&Ph	1/D=0.27×10 ⁻⁴ (T-2.44)(Ph+120.5)	0.791	1>	×
Selpek				
DVR vs T	1/D=3.44×10 ⁻³ (T-1.26)	1.118		○
DVR vs T&Ph	1/D=1.14×10 ⁻⁴ (T-1.26)(Ph+13.94)	1.183	1>	×
Phase IV+V (Anthesis to maturity)				
Haruyutaka				
DVR vs T	1/D=1.24×10 ⁻³ (T+3.43)	0.170		○
DVR vs T&Ph	1/D=0.26×10 ⁻⁴ (T+3.43)(Ph-63.16)	0.184	1>	×
Selpek				
DVR vs T	1/D=1.84×10 ⁻³ (T-4.50)	0.210		○
DVR vs T&Ph	1/D=0.15×10 ⁻⁴ (T-4.50)(Ph-137.8)	0.248	1>	×

RMS: residual mean square of regression fitting.

*: 5% level of significance.

育相IIにおいて日長の影響が大きく、生育後半となる生育相IIIおよび生育相IV+Vでは日長の影響がみられなかった。一方、登熟期間である生育相IV+Vでは高温により発育速度が高まり、登熟期間が短縮したが、同様のことはWiegandとCuellar²³⁾によっても報告されている。

近年、品種の選択や作期の決定の手段として作物の生育を予測、診断することを目的に、多くの研究者によって作物生育のモデル化が試みられている。しかし、研究の進め方が広域性を重視するものか、精密性を重視するものかによって得られた結果の精度(特に日長に関して)が異なるようである。van

KeulenとSeligmen²⁴⁾は多くの研究データを用いて春播コムギの発育モデルを作成したが、日長の効果が評価できず、これを無視した気温のみによるモデルとなった。これに対し、McMasterとSmika²⁵⁾はオオムギで、堀江と中川¹⁷⁾はイネでアメリカおよび日本における発育モデルを作成し、日長、気温の最適値を得ている。さらに、StewartとDwyer²⁶⁾はオオムギをポットで栽培し、人工的に日長条件を変えることで日長の効果を正確に評価した。

一方、発育に対する気温および日長の効果は、前述したように生育相によって異なることから、生育

Table 3. Date and developmental index (DVI) of main growth stage obtained from observation and simulated data

	Emer- gence	Double ridge stage		Flag leaf emergence		Anthesis		Maturity	
		Date	DVI	Date	DVI	Date	DVI	Date	DVI
Haruyutaka									
'91 sowing (April 25)									
observation	May 6	May 20	1.018	June 9	1.146	June 23	0.816	July 27	0.972
simulated value		May 20	1.018	June 7	1.009	June 26	1.004	July 28	1.000
difference		0	0	-2	-0.137	+3	0.188	+1	0.028
'87 sowing (May 8)									
observation	May 17	May 30	0.872	June 21	1.223	July 2	0.849	Aug. 11	1.108
simulated value		June 1	1.028	June 18	1.016	July 4	0.975	Aug. 7	0.987
difference		+2	0.156	-3	-0.207	+2	0.126	-4	-0.121
'86 sowing (May 6)									
observation	May 16	June 1	0.940	June 19	1.025	July 6	0.850	Aug. 12	0.972
simulated value		June 2	1.011	June 19	1.025	July 9	1.007	Aug. 13	1.004
difference		+1	0.071	0	0	+3	0.157	+1	0.032
Selpek									
'91 sowing (April 25)									
observation	May 6	May 23	0.952	June 14	1.014	June 28	0.821	Aug. 2	0.977
simulated value		May 24	1.012	June 14	1.014	July 1	1.005	Aug. 3	1.010
difference		+1	0.060	0	0	+3	0.184	+1	0.033
'87 sowing (May 8)									
observation	May 17	June 4	0.944	June 27	1.076	July 9	0.786	Aug. 15	0.996
simulated value		June 5	1.013	June 26	1.019	July 12	0.974	Aug. 15	0.996
difference		+1	0.069	-1	-0.057	+3	0.188	0	0
'86 sowing (May 6)									
observation	May 16	June 5	0.920	June 29	1.111	July 15	0.924	Aug. 23	1.135
simulated value		June 6	0.978	June 27	1.012	July 16	0.978	Aug. 18	0.990
difference		+1	0.058	-2	-0.099	+1	0.054	-5	0.145

DVI is developmental index which is integrated DVR (developmental rate) .

相別に検討することにより詳細に評価することができる。WrightとHughes²⁷⁾はオオムギについて、Porterら¹⁹⁾およびWeirら¹⁸⁾はコムギについて生育相別に気温、日長の影響を報告しており、本試験では、これら発育と気温、日長との関係を品種間で比較し、品種の早晩の違いが主として生育前半(生育相IとII)でみられ、特にハルユタカは日長の影響を強く受けることが明らかとなった。また、Selpekでは登熟期間の発育速度が低温により著しく減少することから低温条件下での登熟期間の遅延が予測された。

このような発育に対する気温、日長の影響に関してSainiら²⁸⁾は生育相別に品種による違いを明らかにしている。また、Masleら²⁹⁾は日長と積算気

温との関係から品種別に生育ステージを予測する曲線を描いたが、曲線の意味を説明するには至らなかった。Perryら³⁰⁾は16品種を生育相別に4つの型の回帰式で検討した結果、発育速度を示すモデルは気温と日長を変数とする重回帰式が適合することを明らかにした。しかし、気温と日長は各々独立変数でないため、重回帰式は不相当であると考えられる³¹⁾。

本試験の場合、生育相別にこれらの関係をわかりやすく説明する方法として、まず最初に気温と発育との関係を明らかにし、さらにこの関係に対する日長の影響を評価したが、この方法は品種の評価が従来の温度感応型あるいは日長感応型といった単純なものではなく、どの生育相での温度、日長に対する

反応が異なるのかといった情報を与え、品種別の適地、適栽培技術の確立に大きく貢献するものと思われる。

第2章 光エネルギーの吸収とその転換効率からみた乾物生産特性

作物の量的生長は、基本的には光合成作用に依存しており、生育期間中に照射された太陽（光）エネルギーを無駄なく吸収し、かつ効率よく化学エネルギー（乾物）に転換することが生産力を発揮する上での必須要件となる。第1章で明らかにしたように、春播コムギは乾物分配則から、幼穂分化期、止葉出葉期、開花期、乳熟期を主要変換点とする5つの生育相に分けられたが、各生育相は物質生産面では異なった機能的役割を果たしている。すなわち、出芽から止葉出葉期に至る生育相ⅠおよびⅡでは主要な光合成の場である葉身と稈（葉鞘）が、止葉出葉期から開花期に至る生育相Ⅲではシンクとなる穂が形成され、開花期以降の生育相ⅣおよびⅤでは同化産物は専ら子実の充実に振り向けられる。

従来、多くの作物において、光エネルギーの吸収や生産効率の指標となる純同化率などは、主として葉身をベースとして取り扱われてきたが^{32,33,34,35}、コムギでは、葉身以外に稈、葉鞘、穂（穎と芒）も活発に光合成作用を営んでおり、子実生産に重要な役割を果たしている^{36,37,38}。従って、コムギの乾物生産特性を解明するには、各生育相における諸器官の分布構造と表面積をベースとした光吸収特性を明らかにし、諸器官の機能的役割を把握することが重要となる。

そこで、本章では、まず全生育期間にわたって、全放射のうち光合成に有効な光合成有効放射域（400-700 nm, PAR）の反射、透過、吸収特性を明らかにし、エネルギー転換効率の推移および乾物生産との関係について検討した（第1節）。ついで、群落内における各同化器官の吸収特性と乾物生産との関係を明らかにする（第2節）とともに、形態的特性の異なる品種を供試し、吸収特性の品種間差異について検討した（第3節）。

第1節 光合成有効放射の反射、透過および吸収特性と乾物生産

材料および方法

試験は1988年に行い、半矮性品種ハルユタカと晩生品種Selpekを5月4日に播種した。播種法、栽植様式（密度）およびその他の栽培管理は第1章と同様で、区制は2反復乱塊法とした。

調査は、主要生育ステージを含め23回行い、各サンプリング用サブプロットから標準的な50個体を抜き取り、葉身、稈（葉鞘を含む）、穂および枯死部の乾物重（80℃、48時間乾燥）と表面積を測定した。表面積は、50個体のうちから抽出した10個体について葉身と枯死部の面積および稈と穂の断面積を自動葉面積計で測定し、その後乾物重を秤量して比表面積（ $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ）を算出した。なお、稈と穂の表面積は、断面積に円周率を乗じて円柱としての表面積を用い、各器官の単位土地面積当たりの表面積は、平均乾物重に比表面積を乗じて求めた。

生育に伴う光の反射率および透過率の測定は、400-700 nmの光エネルギーを吸収する10個の光ダイオード（浜松フォトニクス、S1133）を内蔵した手製のPARセンサーを用いて行い、測定値は標準PARセンサー（LI-COR, LI-190 SEB）によって検量した。センサーは、地上2 mに位置する逆L字型支柱の上面と下面、および群落内地表面の3箇所に設置し、入射、反射および透過したPAR量を測定した。測定には、群落日射測定システム（PROCOS VII, NEC-PC 8801）を用い、全生育期間中、午前3時から午後8時までのPAR量を1時間ごとに積算して記録した。また、生育に伴う受光係数の変化は次の式によって算出した³⁵。

$$I = I_0 e^{-K_s A}$$

ここで、 I と I_0 は地面に透過したPARと群落上面に入射したPARの量、 K_s は受光係数、 A は各サンプリング時における全表面積指数（ $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ）である。

結 果

1. 晴天日と曇天日における透過率および反射率の日変化

全放射に対する光合成有効放射域のエネルギー割合は、平均すると晴天日46.5%、曇天日52.9%で、曇天日で高い傾向が認められた。第8図は、開花1週間前後における晴天日と曇天日の透過率および反射率の日変化を示したものである。曇天日では、透過、反射率ともほとんど変化せず終日はほぼ一定に推移したが、晴天日では透過率は朝夕に低く、南中時

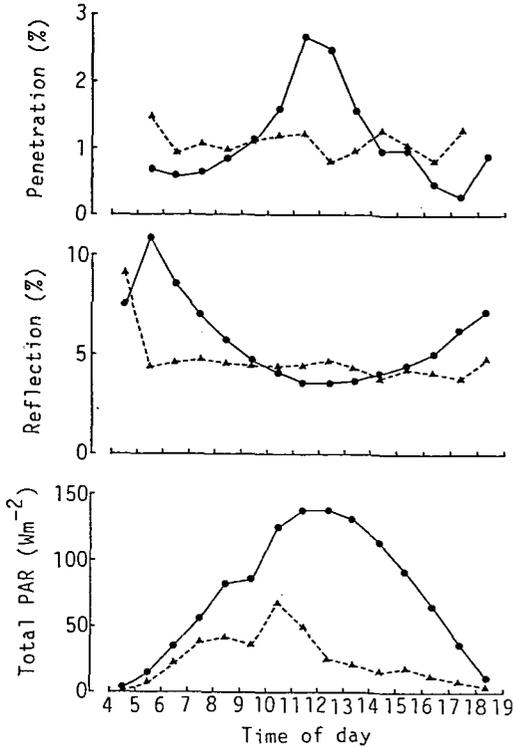


Fig. 8. Diurnal changes in the percentage of the penetrated, reflected and total PAR for Haruyutaka.
 ▲---▲: cloudy day (12 July),
 ●---●: clear day (14 July).

に最高となり、反射率は逆に日中に低い凹型の推移を示し、晴天日の透過、反射パターンは太陽高度によって大きく変化することが示唆された。しかし、日平均値でみると、透過率は、晴天日1.4%、曇天日1.1%、反射率は晴天日4.6%、曇天日4.3%でほとんど差がみられず、以後の検討には日平均値を用いることとした。

2. 生育に伴う器官別表面積の推移と透過率および反射率との関係

第9図に、コムギ群落(品種ハルユタカ)における各器官の表面積指数、透過率および反射率の推移を示した。まず、表面積の推移についてみると、葉身は止葉出葉期数日後まで直線的に増加し、出穂期にかけて下位葉の枯死により急減するが、その後は中・上位葉の老化に伴い緩やかに減少した。一方、稈(葉鞘を含む)はその伸長とともに次第に増加し、開花期以降増加が緩慢となるものの乳熟期頃に最大となり、その後成熟期にかけてやや減少した。穂

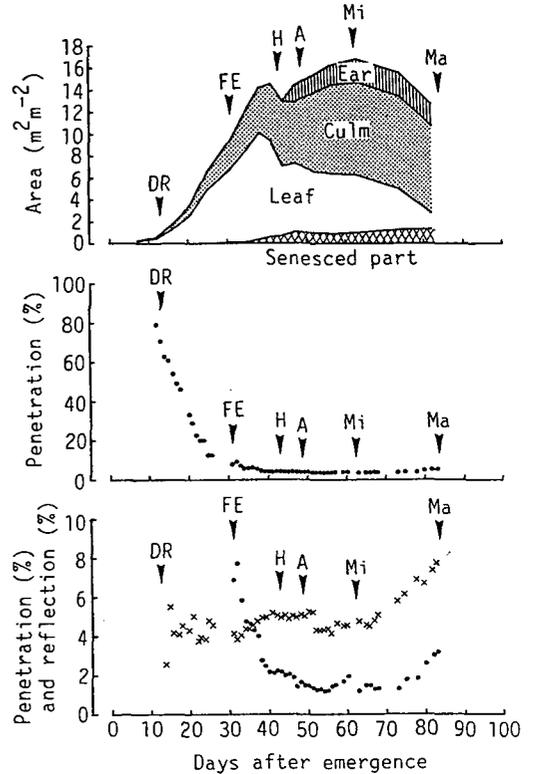


Fig. 9. Seasonal changes of the surface area of each plant part (m^2m^{-2}) and the percentage of penetrated and reflected PAR for Haruyutaka.
 DR: double ridge stage, FE: flag leaf emergence, H: heading, A: anthesis, Mi: milk ripe stage, Ma: maturity.

は、出穂すると急増し、開花期までの短期間にほぼ最大となり、その後成熟期まで同様な値で推移した。この結果、全表面積指数は幼穂分化期から出穂期前にかけてのほぼ25日間に急激に増加して14.5に達し、出穂期頃に一時的低下を示すものの、乳熟期を最大(約17)にその後は緩やかに減少した。

透過率は、このような表面積指数の推移を反映して、幼穂分化期から急減して全表面積指数が10を越える止葉出葉期には約10%、開花期には2%前後となり、以降大きく変化しなかった。一方、反射率は乳熟期以降に若干増加するものの、生育期間を通じてほぼ5%台に推移した。また、晩生品種 Selpek は、ハルユタカに比べ各器官の表面積指数がやや大きく、主要生育ステージが遅れて現れるものの、透過率および反射率の推移はハルユタカと同様であった。

3. 受光係数の変化とその品種間差異

第10図に示すように、全表面積指数と透過率の対数値との間には、全生育期間を込みにするとこれまでの報告^{39,40)}と同様、負の相関関係が認められ、一次回帰式があげはめられた。詳細に検討してみると、直線の傾きは全表面積指数6付近でわずかに変化し、10以上では実測値にばらつきがみられるが、これは、節間伸長や穂の出現による群落構造の変化に伴う光分布の差異を反映しているものと考えられる。また、Selpekはハルユタカに比べ直線の傾きが大きく、光の吸収・透過に品種間差異が存在することが示唆された。そこで、受光係数(K_s)の生育に伴う推移(第11図)をみると、各生育ステージは晩生品種のSelpekで遅く現われたが、 K_s 値は生育期間を通じてSelpekで高く、Selpekはハルユタカに比べ効率よく光を吸収していることが明らかとなった。また、 K_s 値は、両品種とも生育初期に高く、止葉出葉期にかけて減少し、出穂期頃に一時的に上昇するものの、その後は若干低下して比較的一定の値で推移した。このことは、前述したよう

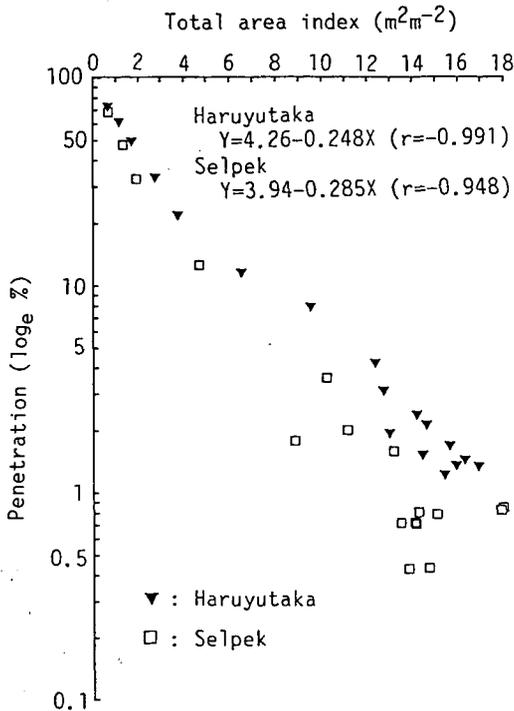


Fig. 10. Relationship between total surface area index (leaf+culm+ear+senesced parts) and penetration (PAR) for Haruyutaka and Selpek.

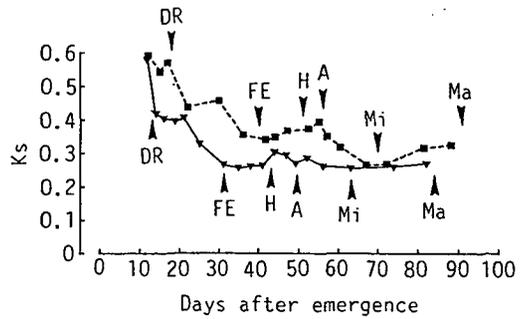


Fig. 11. Changes in the light interception coefficient (K_s).

▼—▼: Haruyutaka, ■---■: Selpek
The letters with arrow are the same as those in Fig. 9.

に、生育に伴う群落構造の変化を反映したもので、節間伸長に伴って葉が垂直方向に展開して光透過が良好となり、穂の出現とともにその遮光の影響が加わることを示している。

4. 個体群生長速度と受光量との関係

第12図に吸収されたPAR量当たりの乾物転換効率(E_{PAR})の経時変化を示した。 E_{PAR} は、両品種とも止葉出葉期に最大(4-5 $g MJ^{-1}$)となり、その後減少したが、推移のパターンは品種によりかなり異なった。個体群生長速度(CGR)は、群落に吸収されたPAR量と E_{PAR} の積によって表され

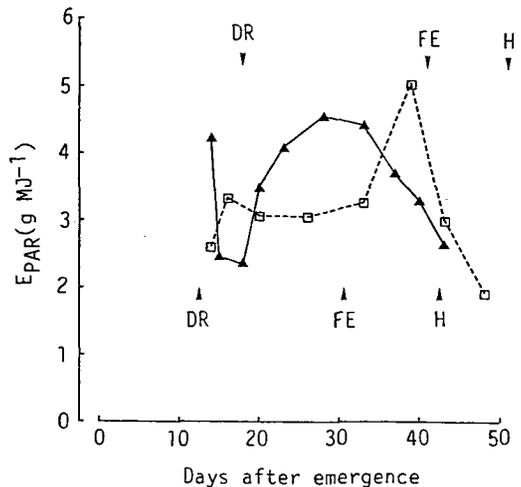


Fig. 12. Change in efficiency of dry matter accumulation per unit PAR interception (E_{PAR}).

▲—▲: Haruyutaka, □---□: Selpek.
The letters with arrow are the same as those in Fig. 9.

ることから、CGRと両パラメータとの関係を検討したところ、第13図に示すように、CGRと吸収PAR（入射PAR量から透過および反射PAR量を差し引いた値）との間に直線関係が認められ、個体群生長速度は吸収されたエネルギー量に比例して増加することが明らかとなった。また、直線の傾きは、吸収PARが0~8 MJm⁻²day⁻¹の範囲ではハルユタカが高かったが、その以上ではSelpekがほぼ直線的に増加したのに対してハルユタカでは一定となり、光飽和点は品種によって異なるものと推察された。

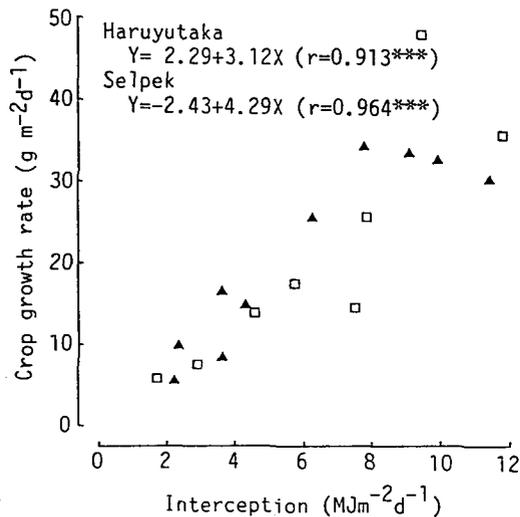


Fig. 13. Relationship between intercepted PAR and crop growth rate from double ridge stage to heading.
▲: Haruyutaka, □: Selpek. ***: 1% level of significance.

考 察

春播コムギ群落におけるPARの反射および透過率の日変化を検討したところ、曇天日では両者とも終日ほぼ一定に推移したが、晴天日では太陽高度の変化により大きく変化することが明らかになった。しかし、日平均値で見ると、曇天日と晴天日でほとんど差がなく、各生育ステージにおけるPARの反射や透過特性を検討する場合、天候の違いは無視できるものと考えられる。

生育に伴う反射および透過率の推移をみると、反射率は乳熟期以降に若干増加するものの、生育期間を通じてほぼ5%で推移したが、透過率は止葉出葉期や開花期などの主要生育ステージを転換点として

変化している。すなわち、葉身のみが展開している生育初期の幼穂分化期では80%の光(PAR)が吸収されることなく地表面に透過されているが、その後稈の伸長と葉の展開(表面積の拡大)に伴って透過率は急激に低下し、止葉出葉期には10%、穂が出揃う開花期には2%まで減少し、群落構造完成後の登熟期では95%以上の光が吸収されていた。また、光の吸収効率を評価^{34,35)}する指標となる受光係数(K_s)は、生育初期に高く(約0.6)、止葉出葉期にかけて減少し(約0.3)、その後はほぼ一定に推移した。生育期間中に投射された光エネルギーを無駄なく吸収する観点から、受光係数は植物体が圃場を覆うまでの生育前半では大きく、群落構造完成後では群落深部まで光が透過する観点から小さいことが望ましい。この意味で、春播コムギは光吸収の面では効率的な生育特性を備えているといえよう。しかし、受光係数は、生育に伴う各器官の分布構造の影響を受け、そのサイズ、形状、角度、分布密度などの形質によって変動し、本試験でも品種間差異が認められた。前述したように、コムギでは葉身のほか、葉鞘、稈、穂も光合成を営んでいることから、光吸収と物質生産との関係を明らかにするには各同化器官ごとの吸収特性やその品種間差異を解明する必要がある、この点についてはさらに詳細に検討することとした。

一方、PARの転換効率は、止葉出葉期に最大となりその後減少する推移を示し、その様相には品種間差異が認められたが、個体群生長速度は、GalagherとBiscoe⁴¹⁾やSainiとNanda⁴²⁾が指摘しているように吸収PARに比例して増加し、乾物生産は主として吸収された光エネルギーに支配されているものと考えられる。しかし、ハルユタカでは、吸収PAR 8 MJm⁻²day⁻¹以上では生長速度が増加せず、光飽和の存在が示唆された。これらの関係をより明確にするためには、群落条件下における各同化器官の光合成活性について検討する必要がある。

第2節 群落内におけるPARの吸収分布と乾物生産

材料および方法

試験は1989年に行い、半矮性品種ハルユタカを4月12日に播種した。播種法、栽植様式(密度)、栽培管理および調査方法等は第1節と同様である。調査は、幼穂分化期、止葉出葉期、開花期、乳熟期

および成熟期の五つの主要生育ステージを含め、生育期間中に35回行った。また、PARの測定は、群落内における主要同化器官の吸収特性を明らかにするため、第1節で行った群落上面2ヶ所に加え、群落内では穂の直下、止葉の直上、止葉の直下、下位緑色葉の直下および地際の5ヶ所で行った。

結 果

1. 群落構造の変化と PAR の吸収分布

第14図に草姿と群落内各層におけるPARの透過率および各器官の表面積の推移を示した。まず、草姿についてみると、稈は幼穂分化期以降急速に伸長し始め、これに伴って葉身が上層に展開し、開花数日後に伸長が停止することがわかる。各葉位の葉身は、地表面に対し上向きに出葉し、展開後は齢の進行に伴い順次水平方向へ変化する傾向が認められ、下位葉ではこの状態で老化・枯死に至るが、止葉では変化が大きく、成熟期には下向きに下垂するのが特徴である。

一方、各器官の表面積についてみると、葉身は幼穂分化期以降急速に増加し、止葉出葉期以降漸次減少したが、稈は止葉出葉期以降開花期まで増加を続

けたほか、穂は開花期頃までに増加を終えた。この結果、全表面積は止葉出葉期から開花数日後まで直線的に増加し、以降ゆるやかに減少した。

群落内各位置におけるPARの透過率についてみると、地際では葉面積の増加に伴い幼穂分化期から止葉出葉期まで急速に減少し、以降10%以下に推移した。止葉の直下では展開直後は40%台で推移したが、開花期から乳熟期にかけて低下し(約20%)、成熟期にかけてやや増加する傾向がみられた。止葉の上および穂の下ではそれぞれ50%および70%程度に推移し、著しい変化はみられなかった。この結果、開花期以降における止葉でのPAR吸収量は、止葉葉身角度の変化により大きく変動することが示唆された。

第4表は主要生育ステージにおけるPARの反射、透過および各器官の吸収率を示したものである。これについてみると、生育初期の幼穂分化期では透過率が65%、吸収率が30%であったが、止葉出葉期には透過率が6%に減少し、吸収率が88%に増加した。さらに開花期では透過率は2%以下に減少し、吸収率は94%に増加し、以後乳熟期まで同様の値で推移したが、成熟期では反射率が4%から12%まで増加し、この結果、吸収率は86%に減少した。また、群落に吸収されたPARのうち、乳熟期までは97%以上が緑色部(光合成活性を示す全器官)で吸収されているが、成熟期では枯死部の増加により90%まで減少した。

一方、各器官における吸収率についてみると、止葉出葉期までは光(PAR)は主として展開中の葉身によって吸収されているが、開花期以降は群落上層部に分布する穂、穂首節間および止葉でほとんどの光が吸収されており(約80%)、下層部の吸収は著しく減少することがわかる。最上層に分布する穂での吸収率は32~36%、穂首節間では成熟期に高まるものの乳熟期までは約15%、止葉では開花期の29%から乳熟期には38%に達し、成熟期に21%に減少した。この結果、下位葉では開花期には23%が吸収されているものの、その後は15~18%に推移した。

2. 緑色部による PAR 吸収量と乾物生産との関係

コムギでは葉身のほか、稈(葉鞘を含む)と穂も光合成活性を示すことから、各器官を含む緑色部による1日あたりのPAR吸収量とその時の乾物増加速度(CGR)との関係を第15図に示した。図に明

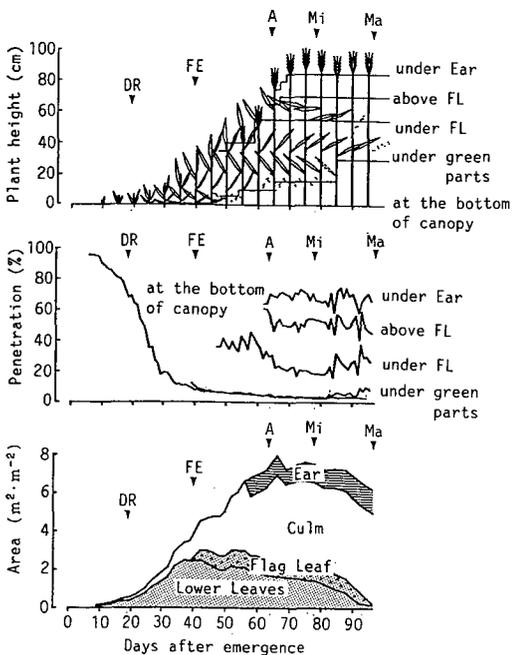


Fig. 14. Changes in plant type, surface area and PAR penetration within the canopy. The letters with arrow are the same as those in Fig. 9. FL: flag leaf.

Table 4. Percentages of reflected, penetrated and intercepted PAR by canopy, and absorbed light distribution within canopy

	Double ridge stage (May 14)	Flag leaf emergence (June 4)	Anthesis (June 28)	Milk ripe stage (July 12)	Maturity (July 30)
<i>within field condition (incident PAR base, %)</i>					
Reflection	3.5	4.9	4.1	4.5	12.7
Penetration	65.7	6.4	1.9	1.0	0.9
Interception	30.7	88.7	94.0	94.5	86.4
<i>within canopy (interception base, %)</i>					
Living parts	100	97.6	97.0	98.1	89.7
Dead parts	—	2.4	3.0	1.9	10.3
<i>within living parts (living parts interception base, %)</i>					
Ear	—	—	32.0	33.7	35.5
Peduncle	—	—	16.2	13.7	24.9
Flag leaf	—	—	28.9	37.6	21.1
Lower leaves	100	100	23.0	15.0	18.5

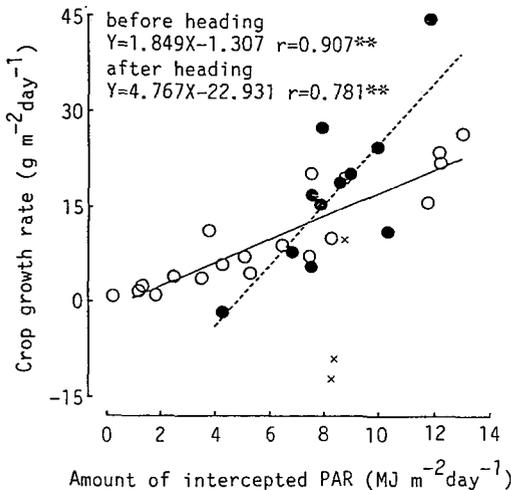


Fig. 15. Relationship between amount of intercepted PAR by canopy green parts and crop growth rate.
○: before heading, ●: after heading, ×: senescing phase.

らかなように、両者の間には正の相関関係が認められ、出穂期を中心にその前後で対応関係が異なった。すなわち、出穂期前では、ほぼ原点を通る回帰直線が得られたが、出穂期から成熟初期ではY切片が負の値をとり、傾きが2倍以上と高く、群落におけるPAR吸収量と乾物増加速度との関係は出穂期を境に傾向が異なり、特に出穂期以後ではPAR吸収量の補償点があることが示唆された。なお、成熟期ではCGRがほぼ0あるいは負の値を示し、PAR吸収量との間に相関関係が認められなかつ

た。

次に、PARの乾物転換効率 (E_{PAR}) の経時変化についてみると(第16図)、 E_{PAR} は出芽直後の約 $3 \text{ g} \cdot \text{MJ}^{-1}$ から幼穂分化期にかけて $1 \text{ g} \cdot \text{MJ}^{-1}$ 以下に減少したが、出芽直後の値は種子養分の利用が考慮されておらず、過大に評価された可能性がある。 E_{PAR} は、幼穂分化期～止葉出葉期の生育相IIでは葉面積の展開に伴い増加し、その後の生育相IIIでは

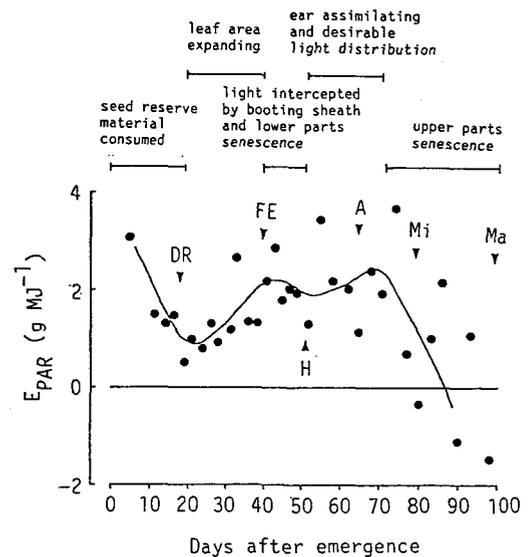


Fig. 16. Changes in efficiency of dry matter accumulation per unit intercepted PAR (E_{PAR}). The letters with arrow are the same as those in Fig. 9.

出穂期にやや低下するものの開花期に最大となり、生育相ⅣとⅤの変換点の乳熟期頃から急激に減少するパターンを示した。このようなパターンの変化は、生育相Ⅱでは節間伸長に伴って群落内光透過が良好になること (K_s 値の低下)、生育相Ⅲ、Ⅳでは穂による同化力が高く、PARの空間的利用条件が高まること、乳熟期以降の生育相Ⅴでは、群落上部へと老化が進行し、光合成活性が低下することを反映しているものと推察された。

考 察

群落における光エネルギー利用を考える場合、従来は群落を均質な同化器官の集合体(主として葉身)としてとらえる場合が多く、Donald⁴³⁾の提唱したイデオタイプも小さな直立葉をもつタイプが理想型とされており、Duncun⁴⁴⁾もトウモロコシのモデルにより立ち型が生産効率を向上させることを示した。しかし、その後KasanagaとMonst⁴⁵⁾は弱光条件下では光透過の良い群落が必ずしも生産効率の向上につながらない指摘しており、TrenbathとAngus⁴⁶⁾はコムギやオオムギでは強光条件下でも直立葉が増収をもたらすとは限らないことを示した。

本試験の結果、下位葉では出葉後、葉身角度に変化がみられなかったものの、止葉では開花直後の立ち型から水平型へと大きく変化し、PARの吸収率が大きく変化したほか、出穂後は穂による遮光が認められた。丹野⁴⁷⁾は、穂による遮光は21~31%であると報告しており、本試験でも群落に吸収されたPARの30%以上が穂により吸収された。コムギでは穂の光合成能力が大きいことが明らかにされており^{36,37,48)}、子実収量は主として止葉より上位の器官による光合成と密接に関係していることが指摘されている^{49,50,51)}。

これらのことから、コムギでは出穂後は必ずしも光を群落の内部深くまで透過させる必要はなく、穂および止葉でできるだけ多くの光(PAR)を吸収する草型が理想的と考えられる。一方、コムギ群落における光エネルギーの吸収量と生長量との関係は、これまで出穂前では直線関係を示すことが報告されているものの^{41,42)}、出穂後は同化能力の異なる器官で構成されるほか、下位葉が老化することから、一定の関係は見いだされていなかった。本試験では、各器官の吸収特性を明らかにし、同化器官の

総合体としての緑色部との関係からCGRとの対応を検討したところ、出穂後は出穂前より大きな傾きをもつ直線関係が認められた。このことは、強光条件下では強い光が穂の表面に照射され、穂の層を透過して弱められた光が葉に照射され、群落の同化量が出穂前より高まること、弱光条件下では弱い光が穂で遮光され、群落下層器官の呼吸による消耗が同化量を上回る可能性があることを示唆しており、コムギでは出穂により強光下に適した草型に変化するものと考えられた。また、PARの乾物への転換効率 E_{PAR} の経時的变化は、出穂期以降測定点にばらつきがあるものの、生育相の進展に伴う形態的变化と同調して変化しており、そのパターンは群落構造や各器官の光合成活性と密接に関連していることが示唆された。

第3節 PAR吸収特性の品種間差異

材料と方法

試験は1990年に行い、供試品種として本州で育成された半矮性早生品種農林61号、北海道で育成された半矮性早生品種ハルユタカおよびドイツで育成された長稈晩生品種Selpekを供試した。また、栽培条件による影響も評価するため、早播区(4月13日)と晩播区(5月10日)を設け、区制は播種期を主区、品種を副区とする2反復分割区法とした。播種法、栽植様式(密度)、栽培管理および調査方法は第2節と同様で、調査は、各播種期および品種の乳熟期(開花後14日目)に行った。

結 果

第17図に早晩両播種期における3品種の草姿、穂数、器官別表面積指数および層別のPAR透過率を示した。穂数は、農林61号では早播区が晩播区に比べ著しく多かった(約170本/m²)³⁾が、他の品種では播種期による差はほとんどなかった。器官別表面積についてみると、穂の表面積指数は3品種とも早播区が晩播区に比べやや大きく、芒の長いハルユタカが短い農林61号や無芒のSelpekに比べ大きかった。止葉の表面積指数は3品種とも晩播区が早播区に比べ大きく、特に、Selpekで顕著な差が認められた。また、止葉表面積指数が最も小さかった農林61号は早播区では止葉が著しく短くなり、茎数(穂数)が多かったにもかかわらず表面積指数

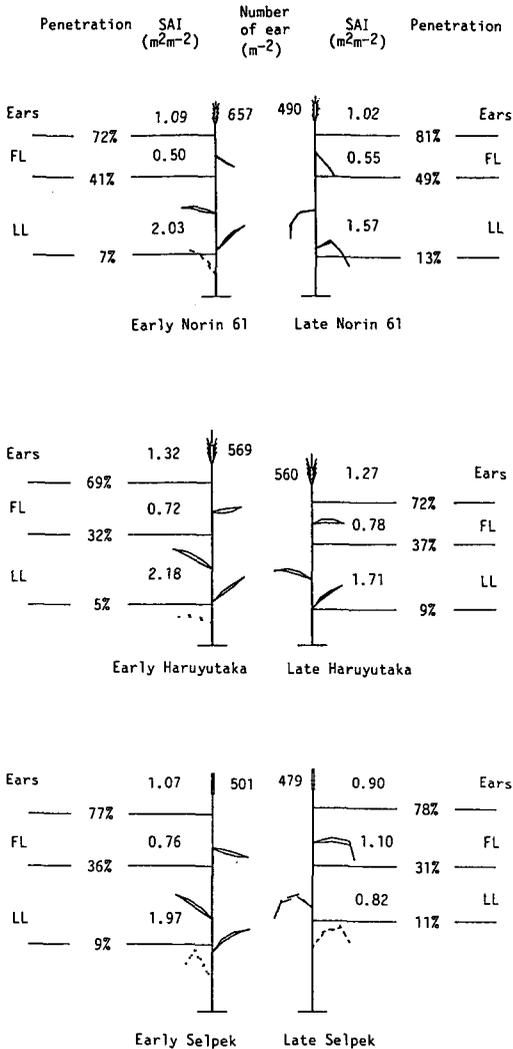


Fig. 17. Plant type, PAR penetration (%), surface area index of each organ and number of ear at the two weeks after anthesis. SAI: surface area index, FL: flag leaf, LL: lower leaves.

は増加しなかった。下位葉の表面積指数は、3品種ともに早播区が晩播区に比べ大きかったが、これは早播区では下位葉の枯れ上がりが遅く、およそ1葉多く着生していたことによるものである。一方、層別の PAR 透過率についてみると、穂の直下での透過率は穂の表面積指数が大きかったハルユタカで低く、農林 61 号および Selpek で高かった。また、止葉の直下では穂および止葉の表面積指数が小さかった農林 61 号で高く、ハルユタカおよび Selpek で低く、特に穂表面積の最も大きかったハルユタカ

の早播区 (32.0%) と止葉表面積の最も大きかった Selpek の晩播区 (31.0%) で著しく低かった。以上のように、各層における PAR の透過率は、播種期および品種の違いによる上部器官の表面積の大きさを反映していることが示唆されたことから、上層部の透過率を 100% として算出した各層の透過率と表面積指数との関係を第 18 図に示した。

図に明らかのように、各層とも、PAR 透過率は器官表面積指数との間に 5% 水準で有意な負の相関関係を示し、層内に占める器官表面積の増加に伴い PAR の透過率が低下していることがわかる。各層での回帰式を比較すると、一次係数は、止葉層で最も高く、以下穂の層、下位葉の層の順となり、遮光に対する表面積の効果は止葉で高いことが示唆された。一方、定数項は、各器官の表面積指数が 0 の時の PAR の透過率を示すものであり、穂、止葉および下位葉の表面積を除いた残りは稈の表面積のみとなることから、稈のみで遮光した場合の透過率を示すものと考えられる。穂の層については、稈が存在しないことから、定数項はほぼ 100% となったが、止葉の層では定数項が 73%、下位葉の層では 49% であったことから、止葉の層および下位葉の層での稈の遮光に対する効果はそれぞれ 27% および 51% であると推定された。

考 察

これまで、コムギ群落における光の透過分布や器官別の吸収割合を示す報告はほとんどなかったが、本試験の結果、PAR の透過分布は品種や播種期による各器官の表面積の差を反映して大きく変動することが明らかとなった。前述したように、コムギでは穂の光合成能力が大きく^{36,37,48)}、葉鞘、稈などでも光合作用が営まれている⁴⁰⁾ ほか、子実収量は止葉より上位の器官による光合成能力と密接な関係がある^{49,50,51)} ことから、群落深部まで光が透過する構造が必ずしも望ましいとはいえない。Trenbath と Angus⁴⁶⁾ は葉の傾きと物質生産との関係をこれまで得られた知見をもとに報告しているが、品種による群落構造の違いから生産性を解析するには至っていない。また、Saini と Nanda⁴²⁾ は物質生産に対する光利用効率の品種間差異を明らかにしているが、それが同化能力の違いによるものか受光態勢の違いによるものかについては言及していない。一方、Siddipue らは⁵²⁾ 新旧 10 品種の生理・形態的形

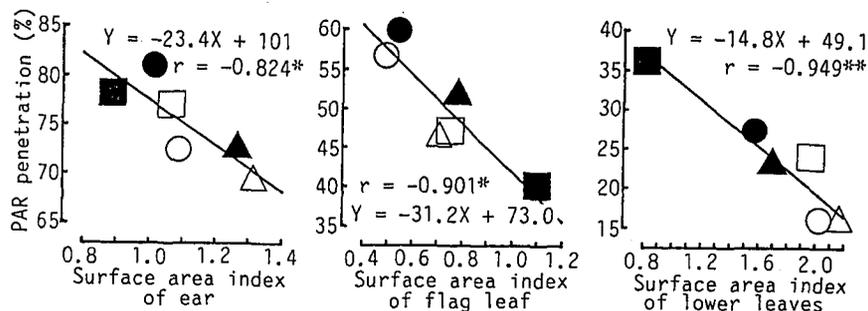


Fig. 18. Relationship between surface area index and PAR penetration at three layers within the canopy.

○: early sowing Norin 61, ●: late sowing Norin 61, △: early sowing Haruyutaka, ▲: late sowing Haruyutaka, □: early sowing Selppek, ■: late sowing Selppek.

質と子実収量との関係について検討し、新品種は主稈の葉数および分げつ数が少なく、緑色表面積指数も低い、PARの乾物転換効率が高かったと報告している。本試験ではPARの透過分布から、穂での吸収率が大きいハルユタカ、止葉での吸収率が大きいSelppekおよび下位葉での吸収率の大きい農林61号に分けられ、早播きにより下位葉の面積割合が、晩播きにより止葉の面積割合が増加することが明らかになったが、物質生産との関係を解析するには至らなかった。しかし、コムギでは上層に分布する器官の表面積が大きいことが子実生産に有利に作用するものと考えられることから、穂や止葉の形態形質は育種の選抜指標形質として注目する必要があるものと考えられる。

第3章 葉身における体内成分の消長と光合成能力

コムギは節間伸長の開始とともに下位葉から老化が始まり、順次上位葉、穂へと進行して同化産物の生産が停止し、物質の移動がなくなり成熟期に至る。光合成器官の老化は、一般にその潜在的な光合成速度によって評価されるが、光合成速度は、環境条件の変化による気孔開度や光合成関連酵素活性の変化により変動するため、環境制御の難しい圃場条件においてはその潜在的な能力をCO₂のガス交換速度から直接測定することはきわめて困難である。一方、光合成はCO₂ガスを体内に取り込み炭水化物を生産することから、群落全体についてその生産物である炭水化物の同化量を測定することによっても群落の光合成速度を評価することができる。

本章では、圃場条件における群落の老化を評価す

ることを目的に、第1節では、葉身について早朝から夕方にかけての可溶性糖分の増加量、いわゆる日中の糖分生産量を測定し、この値と日射量との関係から群落全体の光合成能力を検討した。次いで第2節では、実際に圃場条件下でCO₂ガスの交換速度を測定し、この値と前述した日中の糖分生産量との関係から、群落条件下における穂および葉身の光合成能力を評価した。

第1節 葉身の窒素および糖含有率と光エネルギー転換効率

材料と方法

試験は1990年に品種ハルユタカを用いて3反復で行った。播種法、栽植様式(密度)およびその他の栽培管理は第1章と同様である。

調査は、開花期から成熟期まで1週間間隔で6回について、早朝(日の出時、午前5時頃)と夕方(日没時、午後6時頃)の器官別乾物重と可溶性糖および窒素含有率を測定した。なお、日射量のデータは北海道大学農学部附属農場の気象月報から引用した。

結果

第19図に登熟期間中の4栄養器官(稈、葉身、葉鞘および穂)における糖含有量の早朝と夕方の値を示した。糖含有量は、登熟期間を通じ穂が最も高く全含有量の大半を占め、稈、葉身および葉鞘では少なかった。栄養体中の糖の全含有量は、開花2週間後(乳熟期)を中心に増加・減少し、開花1週間後

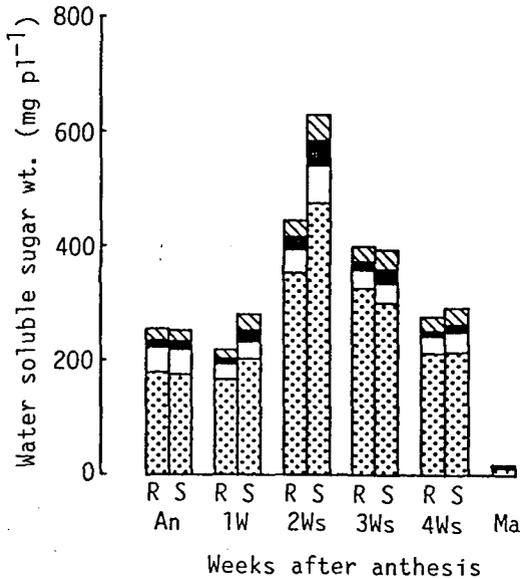


Fig. 19. Changes in amount of water soluble sugar of each organ during grain filling period.
 (●●●): culm, (□): sheath, (■): leaf blade, and (▨): chaff.
 An: anthesis, Ma: maturity, R: sunrise, S: sunset.

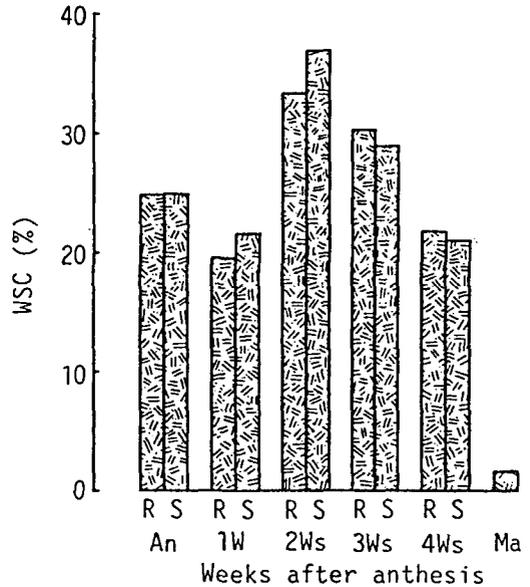


Fig. 20. Change in water soluble sugar content (WSC, %) of culm during grain filling period.
 The symbols are the same as those in Fig. 19.

および開花2週間後では夕方が早朝より高く、開花3週間および4週間後ではほとんど差がなかった。そこで、稈のみについて検討してみると(第20図)、稈の糖含有率は栄養体の全含有量と同様、開花2週間後の乳熟期を中心に増加・減少しており、朝・夕の差も全く同様な傾向を示した。このことから、稈は同化産物の一時貯蔵器官として乳熟期までに余剰糖分を蓄積し、乳熟期以降穂における不足糖分を転流により補足・消費していることが示唆された。一方、葉身の糖含有率は、栄養体の全含有量と同様、乳熟期を最高値として増加・減少したものの、すべての時期において夕方が早朝より高かった(第21図)。

葉身は主要な光合成器官であり、各時期とも夕方の糖含有率が早朝より高いことから、日中における糖分増加量は光合成能力の高さを反映しているものと考えられる。そこで、糖分の日中増加量を光合成能力の指標として、日射量との関係およびその転換効率について全葉身と止葉をベースにして検討した(第5表)。可溶性糖分の日中増加量は、葉身全体および止葉ともに開花2週間後を最高値として増加・減少したが、開花2週間後の値が著しく高く、

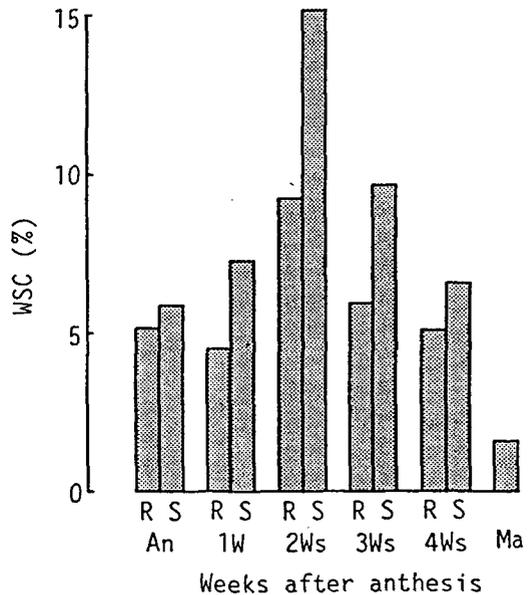


Fig. 21. Change in water soluble sugar content (WSC, %) of leaf blade during grain filling period.
 The symbols are the same as those in Fig. 19.

Table 5. Relationships of amount of radiation to increases of water soluble sugar weight in the whole and flag leaf blades on the main stem from sunrise to sunset

Weeks after anthesis	(A) Increase of WSW (mg·pl ⁻¹)		(B) Amount of radiation (MJ·m ⁻²)	Efficiency (A)/(B)	
	Whole leaves	Flag leaf		Whole leaves	Flag leaf
Anthesis	1.56	0.70	4.6	0.340	0.153
1 week	9.40	3.44	18.9	0.498	0.182
2 weeks	20.04	7.18	19.3	1.038	0.372
3 weeks	9.46	5.03	25.6	0.369	0.197
4 weeks	3.29	1.63	14.5	0.227	0.112

さらに日射量に対する転換効率も他の時期の2倍以上と特異的に高かった。この原因として、開花2週間後では栄養体の全含有量が大きく、この時期には葉身が一時的貯蔵器官として機能していたものと推察された。日射量は開花期で低く、開花3週間後で高かったが、日射量に対する転換効率は、葉身全体では開花1週間後に、止葉では開花3週間後に最も高くなり、これらの前後で増加・減少する傾向がみられた。次に、光合成能力と密接な関係にある葉身窒素含有率との関係を検討するため、葉別窒素含有率の推移を第22図に示した。窒素含有率は、登熟期間を通じ止葉と第2葉で高く、第3葉、第4葉では下位葉ほど低く推移した。また、止葉と第2葉は

ほぼ同様に推移し、開花3週間後まで高く、成熟期にかけて急速に減少したのに対し、第3葉と第4葉は開花1週間後まで高く、以後成熟期にかけてゆるやかに減少した。これらの推移は、第5表における葉身全体および止葉の日射量に対する糖分の転換効率の推移と類似しており、日射量に対する葉身糖分の転換効率は葉身の光合成能力を評価する指標となり得るものと思われた。

考 察

本節において、全栄養体中の可溶性糖分は大部分が稈に存在し、その推移も稈における糖分の推移と同様であることが明らかとなった(第19図)。稈は、同化産物の一時的貯蔵器官であることから、その糖含有率は、開花2週間後までは日中の余剰同化産物が蓄えられることにより早朝よりも夕方が高く、転流のみられる開花3週間以後では子実の生長における同化産物の不足分を補うことにより早朝よりも夕方が低く推移したものと考えられる。これに対し、葉身は、糖含有率が登熟期間を通じて早朝よりも夕方が高く、開花期から成熟期までの経時変化が稈と同様に推移するものの、日変化は稈とは傾向を異にし、貯蔵器官としては機能していないものと思われた。ムギ類では、穂、稈、葉鞘など葉身以外の器官も光合成作用を行っているが、コムギにおいては葉身が主要な光合成器官である^{36,38}。光合成速度は日射量の増加により高まることから^{53,54}、葉身の糖分の日中増加量と日射量との比から光合成活性を評価したところ、開花2週間後を除きほぼ期待された結果が得られた(第5表)。また、葉身の窒素含有率と光合成活性の間には密接な関係があることが知られており^{55,56,57,58,59}、本試験において葉身の窒素含有率を調べたところ(第22図)、日射量に対する糖分の日中増加量の割合とほぼ同様の推移を示したこ

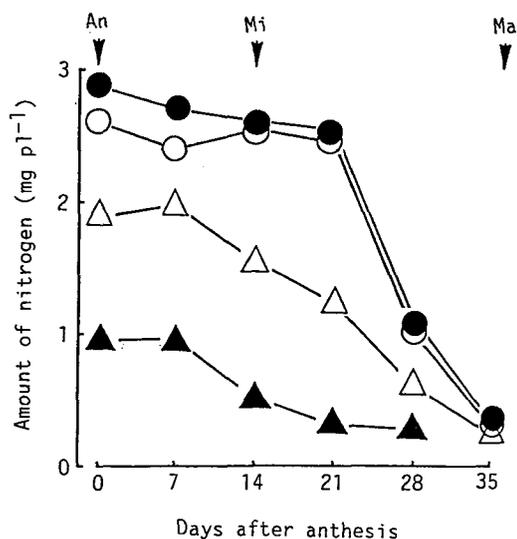


Fig. 22. Changes in amount of leaf nitrogen on upper four position.

○: flag leaf, ●: second leaf, △: third leaf, ▲: lower leaves.

An: anthesis, Mi: milk ripe stage, Ma: maturity.

とから、糖分の日中増加量は葉身の光合成速度を評価する指標となり得るものと推察された。しかし、本節では実際に光合成速度を測定していないため、あくまでも推察の域をでない。そこで、次節において実際に光合成を測定し、窒素、糖分との関係をさらに詳細に検討することとした。

第2節 生育に伴う光合成能力の変化

材料と方法

試験は1991年に品種ハルユタカを用いて3反復で行った。播種法、栽培様式(密度)およびその他の栽培管理は第1章と同様である。

調査は、1~3日間隔で行い、葉身について光合成速度を測定するとともに、早朝(日の出時、午前5時頃)と夕方(日没時、午後6時頃)の葉身と穂(子実を除いたもの)について可溶性糖分および窒素含有率を測定した。

葉位別光合成速度は、群落内の個体について抜き取らずそのままの状態で止葉、第2葉および第3葉の葉身について測定した。測定は、強光条件下と群落条件下で携帯式光合成・蒸散測定装置(島津ADC携帯式光合成蒸散測定装置SPB-H2)を用いて行い、前者では測定個体を周囲の個体から離して孤立状態とし、強光条件(PARで $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上)で測定し、後者では群落構造をできるだけ乱さず、葉身の傾きを変えない自然群落条件下で測定した。なお、測定は午前10時から午後2時の間に

行った。

結果

1. 葉身の光合成速度と窒素含有率、および糖分の日中増加量との関係

第23図に強光条件下(晴天日のみ)および群落条件下における止葉、第2葉および第3葉における光合成速度の推移を示した。強光条件下についてみると、光合成速度は止葉および第2葉で高く、第3葉はそれらのおよそ2分の1と低かった。また、いずれも開花17日目まで高く推移し、開花27日目にかけて急速に減少しほぼ0となった。一方、群落条件下についてみると、光合成速度は止葉、第2葉、第3葉の順で高く、天候の変化(曇天日についても測定)による変動が大きいものの、開花17日後まで高く推移し、その後開花30日目にかけて急速に低下した。また、第2葉は、強光条件下では止葉とほぼ等しい値を示したが、群落条件下では止葉による遮光の影響を受け、止葉よりも明らかに低い値を示した。

第24図には3葉位を込みにした強光条件下での光合成速度と各葉身の窒素含有率との関係を示した。窒素含有率と光合成速度との間には、0.1%水準で有意なきわめて高い正の相関関係が認められ($r=0.963^{***}$)、葉身の窒素含有率が潜在的な光合成速度を示す指標となり得ることが明らかとなった。また、窒素含有率は、前節と同様、止葉と第2葉ではほぼ同等の値を示し、第3葉はこれらより低い

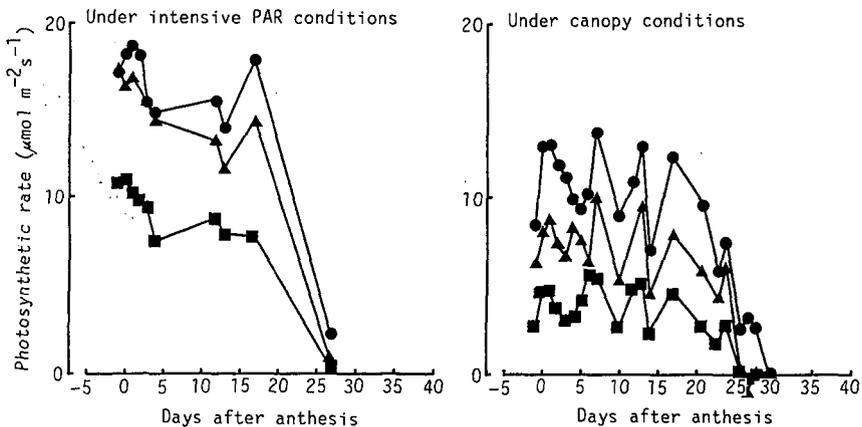


Fig. 23. Changes in photosynthetic rates measured under intensive PAR conditions (more than $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and canopy conditions in upper three leaves during grain filling period.

●: flag leaf, ▲: second leaf, ■: third leaf.

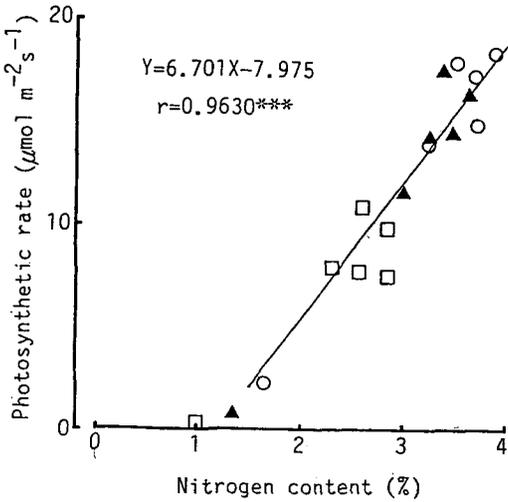


Fig. 24. Relationship between nitrogen content and photosynthetic rate measured under intensive PAR conditions (more than $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during grain filling period.
○: flag leaf, ▲: second leaf, □: third leaf.

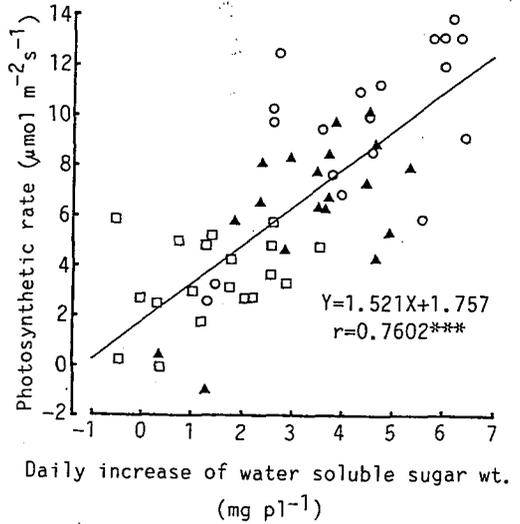


Fig. 25. Relationship between the daily increase of amount of water soluble sugar and photosynthetic rate measured under canopy condition in upper three leaves during grain filling period.
○: flag leaf, ▲: second leaf, □: third leaf.

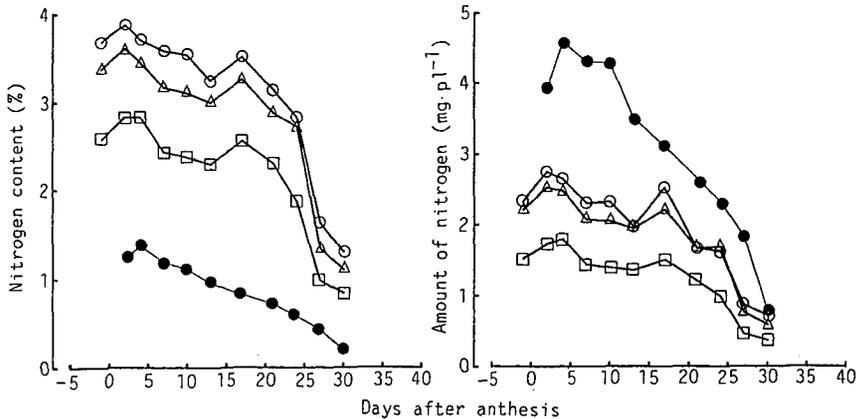


Fig. 26. Changes in the percentages and the amounts of nitrogen of ear, flag leaf, second leaf and third leaf in the main culm during grain filling period.

●: ear, ○: flag leaf, △: second leaf, □: third leaf.

値を示したが、一次回帰式をあてはめたところ、X軸(窒素含有率)との切片が1.19となり、窒素含有率が1.2%以下では光合成はほとんど行われぬものと推察された。次に、糖分の日中増加量との関係を検討するため、第25図には3葉位を込みにした群落条件下での光合成速度と糖分の日中増加量との関係を示した。糖分の日中増加量と光合成速度の間には0.1%水準で有意な正の相関関係が認められ

($r=0.760***$)、糖分の日中増加量が群落条件下でのリアルタイムの光合成速度を示す指標となり得ることが明らかとなった。また、これらの関係を一次回帰式にあてはめたところ、Y軸(光合成速度)との切片が1.757となり、日中の光合成速度がおおよそ $2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下の場合、葉身には糖分が蓄積されないものと推察された。

2. 穂の光合成能力について

第26図に穂、止葉、第2葉および第3葉の窒素含有率と窒素含有量の推移を示した。窒素含有率は止葉が最も高く、第2葉、第3葉の順で推移し、穂は葉身の2分の1以下であった。また、葉身は開花17日後まで高く推移したのに対し、穂は開花5日後からゆるやかに減少を続けた。これに対し、窒素含有量は、乾物重の差を反映して穂で著しく大きく、乾物重の差の小さい葉身では止葉、第2葉、第3葉の順で推移した。また、穂の窒素含有量は含有率と同様、開花直後から成熟期にかけてゆるやかに減少し続けた。第27図には穂、葉身全体および止葉における可溶性糖分の日中増加量の推移を示した。糖分の日中増加量は、日々の天候の違いにより大きく変動したものの穂、葉身ともにほぼ同様の推移を示し、穂は止葉に比べ大きく、葉身全体とはほぼ同等の値を示した。これは穂が群落の最上層に位置し最も強く光を受けるのに対し、止葉では穂に遮光されることにより十分な光が得られないことが原因の一つと考えられるが、群落条件下ではその位置的関係から穂の同化量はかなり高いものと思われた。

考 察

一般に葉身の光合成活性を測定する場合、その潜在的な能力（例えば個葉の光合成能力）を測定しているものが多く、この際、光合成速度は飽和光以上

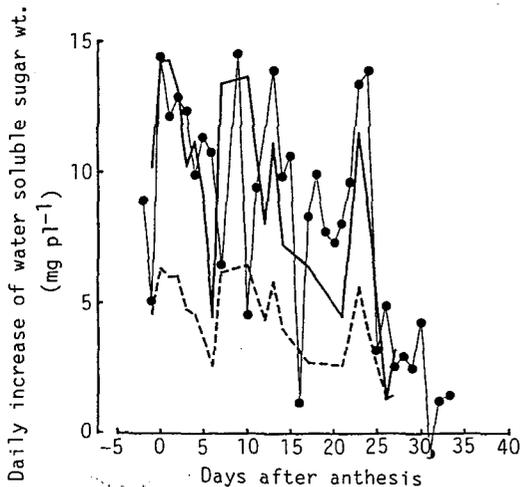


Fig. 27. Changes in the daily increase of water soluble sugar of ear, total leaf blades and flag leaf in the main culm during grain filling period.

●: ear, solid line: total leaves, broken line: flag leaf.

の光条件下で測定されている。群落の生長を光合成で評価しようとする場合、このような個々の同化器官がもつ潜在的な光合成能力を調べるとともに植物が群落条件下で生育している自然状態での光合成速度を調べる必要がある。本試験では光合成速度は晴天日に各葉位の葉身に十分に光をあてた条件 ($1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 強光条件下) で測定するとともに、晴天、曇天日にかかわらず群落をできるだけ乱さない条件下においても同時に測定した。この結果、強光条件下では止葉と第2葉でほぼ同等の光合成速度を示したのに対し、群落条件下では明らかに第2葉が止葉よりも低く、群落内の PAR 透過量の違いが群落内の光合成速度に影響を与えることが明らかとなった。また、群落条件下での光合成速度は、登熟期前半（開花から開花17日後まで）では、晴天・曇天の違いや葉位の差により強光条件下とは異なる推移を示し、登熟期後半（開花17日後から成熟期まで）では老化により強光条件下とほぼ同様に低下することが明らかとなった。一般に、老化は光合成活性の低下として評価されており^{58,60,61,62}、本試験でも開花17日目以降光合成活性が低下することから、これを老化として評価できるものと思われる。しかしながら、本試験における成熟期（子実が水分の低下により指でつぶせなくなる時期）は開花37日目であり、光合成の停止期はこれよりおよそ1週間早く現れたことから、老化に関連する様々な生理的要因については今後更に検討する必要がある。本試験の結果とは必ずしも一致しないが、Singh⁶³は成熟期を止葉から緑色が消失する子実重最大期と穎から緑色が消失する生理的成熟期に分けて検討している。

一方、葉身の光合成の評価を前節の結果を受け、窒素含有率と糖分の日中増加量から検討してみると（第24図、第25図）、窒素含有率は強光条件下での光合成速度と、糖分の日中増加量は群落条件下での光合成速度と高い正の相関を示し、窒素含有率は潜在的な光合成能力を、糖分の日中増加量は群落条件下でのリアルタイムな光合成速度を示す指標となり得ることが明らかとなった。葉身の窒素含有率と光合成速度との関係については数多くの報告があり、本試験と同様、両者間に密接な関係があるとするもの^{55,56,57,58,59}、窒素がある特定の値を越えると同化能力が平行に達するとするもの^{55,64}、本試験に反し光合成活性は必ずしも窒素の影響を受けないと

するもの^{60,65,66,67}がある。これに対し、光合成の日変化については、FarrarとFarrar⁶⁸、高と玖村⁶⁹および石原⁷⁰が報告しているものの、糖分と光合成との関係について論じた報告はみあたらない。また、光合成活性は高温やその他のストレスにより抑制されるとする報告もある^{71,72,73}が、自然群落条件下での光合成能力を評価する場合、糖分の日変化量は有効な指標となるものと考えられる。

穂の光合成については、本試験では直接測定することができなかったが、窒素含有率および含有量（第26図）と糖分の日中増加量（第27図）をもとに考察しておきたい。穂の窒素含有率は、各葉身の2分の1以下であったことから光合成速度も葉身に比べかなり低いものと推察されるが、穂の窒素含有量は、葉身の2倍近い値を示すことから、その同化量は必ずしも少なくないものと思われた。一方、糖分の日中増加量は、葉身全体とほぼ等しく、明らかに止葉よりも高く推移したことから穂の光合成量が高いことが推察された。しかし、穂は葉身、葉鞘および稈を通じて子実へと同化産物を転流させる際の輸送路でもあり、必ずしも糖分の日中増加量だけでその日の光合成速度を評価することはできない。これまで、穂の光合成が登熟期間の子実生長および収量に大きく貢献することを示唆する報告が数多くある^{37,49,51,74,75}が、今後穂の光合成能力およびその老化のパターンをより正確に評価するための研究が必要となろう。

第4章 稈内における一時貯蔵養分の蓄積・転流と登熟機構

コムギの子実は、受精後、胚乳細胞が増殖し始め、いわゆるシンクを形成しながら生長し、シンクの完成に伴い胚乳細胞内にデンプンが蓄積されて肥大生長を継続する。このため、開花後シンクが完成されるまでの間は同化産物の余剰分が稈に蓄積され、その後老化により群落同化量が減少すると子実へと転流して子実生長を補っている。コムギにおける一時貯蔵養分は、主としてオリゴ糖やフラクトサンで、開花期から乳熟期にかけて増加することが知られている^{12,13,76,77}。

本章では、稈内一時貯蔵養分の消費を明らかにすると共に、子実生長との関係を検討し、春播コムギの登熟機構を解明しようとした。第1節では特性の異なる3品種について主稈を3つの節間に分類し、

細胞内容物質と可溶性糖分の消長を明らかにした。つづいて第2節では、これら一時貯蔵養分と子実生長との需給関係について検討を行った。

第1節 節位別にみた稈内細胞内容物質と可溶性糖分の消長

材料および方法

試験は1987年に行い、長稈・早生のハルヒカリ、半矮性・早生のハルユタカおよび長稈・晩生のSelpekを供試した。播種法、栽植様式（密度）およびその他の栽培管理は第1章と同様である。調査は、出穂期から成熟期まで計10回のサンプリングを行い、主稈を3つの節間に分解した（穂首節間：穂首から止葉の着生節まで、第2節間：止葉節から第2葉節まで、下位節間：第2葉節から基部まで）。分解した試料は乾燥後乾物重を秤量し、細胞内容物質および可溶性糖分（WSC）の含有率を測定した^{78,79,80}。

結 果

1. 稈の乾物重の変化

第28図に3品種の主稈3部位における開花後の乾物重の経時変化を示した。稈の全乾物重は、開花期から乳熟期までは主として上位の穂首節間と第2節間の伸長による増加を反映して大きく増加した。下位節間の乾物重は開花後も稈の伸長が著しいハルヒカリで増加したが、出穂前に稈が急速に伸長するSelpekでは減少しており、同じ長稈品種でも増加のパターンが異なることが明らかとなった。また、短稈のハルユタカでは乳熟期までほとんど変化しなかった。乳熟期以降は各部位ともゆるやかに減少したが、Selpekは下位節間の乾物重が他の2品種に比べ大きいのが特徴である。

2. 稈の細胞壁構成物質と細胞内容物質およびWSCの変化

稈の乾物重は細胞壁構成物質と細胞内容物質の二つから成り、さらに細胞内容物質は一時貯蔵物質としての純細胞内容物質と可溶性糖分（WSC）とに分けられる。これらの3成分の推移の様相は、各品種ともほぼ同様であったことから、第29図にハルユタカの3部位における稈構成物質重（乾物重）の推移を示した。

細胞壁構成物質重は、穂首節間と第2節間では稈

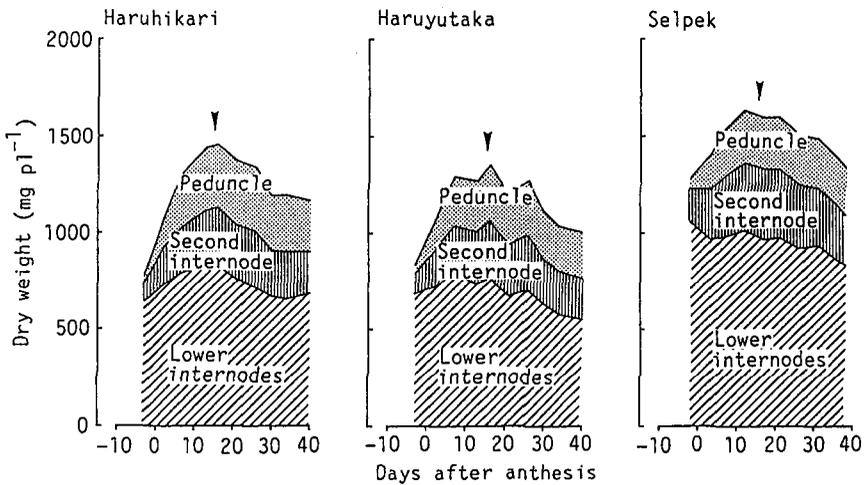


Fig. 28. Changes with time in the dry weights of three parts of the main culm for three varieties. Arrows show the milk ripe stage.

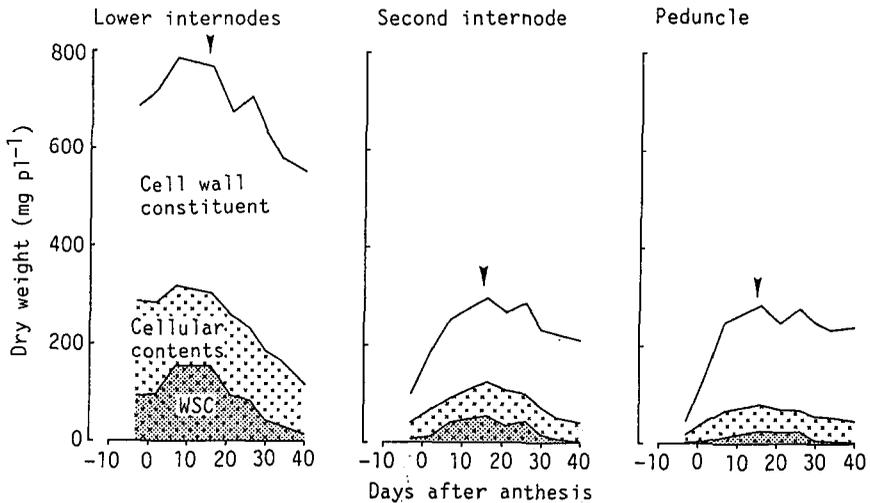


Fig. 29. Changes with time in cell wall constituents, cellular contents and water soluble sugar contents (WSC) of the three parts of the main culm for Haruyutaka. Arrows show the milk ripe stage.

の伸長にともない開花期から乳熟期まで大きく増加したが、開花期に伸長を停止していた下位節間ではほとんど増加しなかった。また、乳熟期以降は各部位とも変化がみられなかった。乳熟期において細胞壁構成物質重の、稈重に占める割合は、第2節間で低く、ハルユタカが他の2品種より低かった。一方、細胞内容物質の1成分であるWSCは、乳熟期過ぎまで増加し、その後減少して成熟期にはほとんど

消失したが、純細胞内容物質重は乳熟期過ぎまで増加するものの、その後ほとんど変化せず、細胞内容物質重の推移の様相は主としてWSCの変化を反映していた。また、節別別にみると、WSCは、下位節間では開花期にかなりの量が蓄積されていたが、第2節間および穂首節間では開花期から蓄積を開始し、その最大期は上位ほど遅く現れる傾向が認められた。この傾向はWSCの含有率(第30図)に

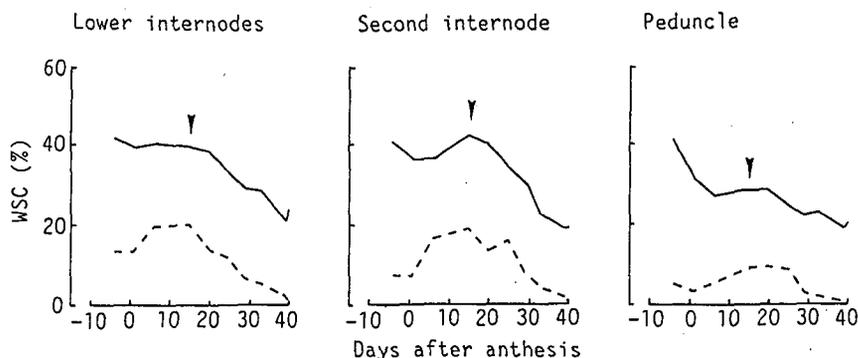


Fig. 30. Changes with time in the percentages of cellular contents (solid line) and WSC (broken line) in three parts of the main culm for Haruyutaka. Arrows show the milk ripe stage.

も同様にみられたほか、その最大値は下位節間と第2節間で高く(約20%)、穂首節間で低かった(約10%)。また、WSCを含む細胞内容物の含有率は、各節間とも開花期のおよそ40%から成熟期の20%まで減少し、WSCの増加により乳熟期頃に一時的に停滞するのが特徴である。

3. 可溶性糖分の増加量および減少量の品種間差異

第6表に3品種における開花期、乳熟期および成熟期の主稈3部位におけるWSCの含有量と含有率を示した。開花期における含有量は穂首節間および第2節間ではきわめて少なかったが、下位節間ではかなりの量が蓄積されており(ハルヒカリ、ハルユ

Table 6. The amount (mg/pl.) and percentage (parenthesis) of WSC in three parts of the main culm at anthesis, milk ripening and maturity for three varieties

Variety and internode	Anthesis (An)	Milk ripe stage (Mi)	Maturity (Ma)	An-Mi	Mi-Ma
Haruhikari					
Peduncle	3.9 (2.8)	23.8 (7.2)	1.5 (0.6)	19.9	- 22.3
Second internode	7.9 (4.1)	37.5 (12.2)	1.8 (0.8)	29.6	- 35.7
Lower internodes	35.9 (4.9)	84.6 (10.2)	3.1 (0.5)	48.7	- 81.5
Total	47.7 (4.5)	145.9 (10.0)	6.4 (0.6)	98.2	-139.5
Haruyutaka					
Peduncle	5.2 (3.6)	27.6 (9.7)	2.7 (1.1)	22.4	- 24.9
Second internode	13.3 (7.2)	56.8 (19.1)	2.2 (1.0)	43.5	- 54.6
Lower internodes	98.2 (13.5)	155.2 (20.2)	7.7 (1.4)	57.0	-147.5
Total	116.7 (11.1)	239.6 (17.7)	12.6 (1.2)	122.9	-227.0
Selpek					
Peduncle	4.2 (2.4)	15.8 (6.0)	1.2 (0.5)	11.6	- 14.6
Second internode	6.8 (2.7)	58.7 (16.2)	3.5 (1.3)	51.9	- 55.2
Lower internodes	113.3 (11.8)	83.1 (8.5)	9.7 (1.2)	-30.2	- 73.4
Total	124.3 (8.9)	157.6 (9.9)	14.4 (1.1)	33.3	-143.2
Varietal difference					
Peduncle	NS (NS)	* (**)	NS (NS)		
Second internode	NS (NS)	NS (NS)	NS (NS)		
Lower internodes	** (*)	* (**)	NS (NS)		
Total	** (**)	** (**)	NS (NS)		

** , * : 1%, 5% level significance. NS: nonsignificance.

タカ, Selpek でそれぞれ 36 mg, 98 mg, 113 mg/pl.), 全 WSC 量の 75%, 84%, 91% に相当した。このことから, 下位節間は開花期前の余剰光合成産物を蓄積する貯蔵器官としての役割を果たすものと思われた。乳熟期に達すると, 穂首節間および第 2 節間においても蓄積量が増加し, 開花期からの増加量は前者では 12~22 mg, 後者では 30~52 mg と推定された。また, 乳熟期の含有率は, 第 2 節間で特に高く, ハルヒカリで 12.2%, ハルユタカで 19.1%, Selpek で 16.2% であった。一方, 下位節間の含有率はハルヒカリとハルユタカでは穂首節間や第 2 節間とはほぼ同様であったが, Selpek では低かった。この結果, 開花期から乳熟期までの主稈全体の WSC の蓄積量は, 半矮性品種ハルユタカで最も高く, 長稈・晩生品種の Selpek で最も低かった。乳熟期以降, 各節間とも WSC は減少し, 成熟期ではおよそ 1% であった。

考 察

一般に, 稈の乾物重は開花期から乳熟期まで増加し, 以後成熟期まで減少する¹¹⁾。本試験の結果, 乳熟期までの増加は, 主として上位節間の伸長に伴う純細胞内容物質と細胞壁構成物質の増加, および余剰同化産物としての WSC の増加によるが, 乳熟期以降の減少は, 主として WSC の減少にのみ起因し, 純細胞内容物質や細胞壁構成物質は成熟期まで大きく変動しないことが明らかとなった。

開花後, 止葉は子実生長に対する主要な同化産物の供給源で^{10,14,81)}, 上位節間を通じての転流量は止葉葉鞘の下での転流量の 2 倍であるとする報告がある⁸²⁾。さらに, 稈に蓄積された貯蔵物質も子実生長に貢献するが^{14,83)}, 本試験の結果は貯蔵物質としての WSC が乳熟期まで各節間に蓄積され, 以後他の器官(おそらく子実)へ転流し, 成熟期にはほぼ 0 となることを示している。しかしながら, Selpek の下位節間では開花期から乳熟期においても WSC の減少がみられ, WSC の蓄積・転流のパターンは品種間で異なるものと考えられた。

稈における物質の一時貯蔵は, Stoy⁸⁴⁾ によると最上部節間の下部で行われているとされ, これに対して Wardlaw と Porter⁸⁵⁾ は第 2 節間で, Rawson と Hofstra¹⁴⁾ は最上部と第 2 節間で行われていると報告している。また下野¹²⁾ は登熟期間において第 2 節間の糖含有量が大きく増減することを認めて

いる。本試験においても, これらの報告と同様, 乳熟期の WSC 含有率は 3 品種とも穂首節間や下位節間よりも第 2 節間で高かったが, ハルヒカリとハルユタカでは下位節間の蓄積量が穂首節間と第 2 節間の合計値を越えることから, 品種によっては下位節間もまた貯蔵器官としての役割を果たしていることが明らかとなった(第 6 表)。一般に, 下位葉は植物体の基部と根に同化産物を供給するとされている^{83,84)}。ハルヒカリとハルユタカは Selpek に比べ葉が小さく立ち型で, 光透過が良好なことから, 開花期から乳熟期に至る下位節間の WSC の増加は群落内での光条件の違いを反映しているのかもしれない。

乳熟期以降における WSC の減少量は, 乳熟期における総蓄積量に等しく, ハルユタカはハルヒカリと Selpek に比べ 60% 高かった。このことは, 半矮性品種が長稈品種に比べより多くの貯蔵養分を蓄積するとした他の報告と一致した^{15,77,86)}。特に半矮性品種ハルユタカは, 下位節間での WSC 蓄積量が上位 2 節間の合計値を上回ったことが注目された。

第 2 節 貯蔵養分の消長と登熟機構

材料と方法

試験は 1991 年に品種ハルユタカを用いて 3 反復で行った。播種法, 栽植様式(密度)およびその他の栽培管理は第 1 章に準じて行った。調査は, 開花期 2 日前から成熟期まで連日, 早朝(日の出時, 午前 5 時頃)と夕方(日没時, 午後 6 時頃)の器官別乾物重と稈内可溶性糖分(WSC)を測定した。なお, 本試験の解析に用いた日射量データは北海道大学農学部附属農場の気象月報から引用した。

結 果

第 31 図に早朝および夕方における全乾物重の推移を示した。全乾物重は早朝, 夕方ともに成熟期 10 日前の開花 27 日目までほぼ直線的に増加し, 以降大きく変化しなかった。本試験における群落内での葉の光合成は開花 30 日目には停止しており, 開花 27 日目以降における増加の停滞は光合成の停止によるものと考えられる。開花 27 日目以前では全乾物重は夕方が早朝より高く, その差は日中の同化産物の生産によるものと考えられる。

登熟期間における乾物重の増減は, 主として稈の

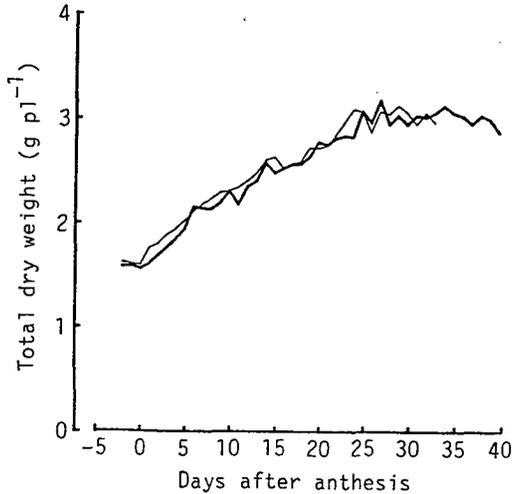


Fig. 31. Changes of total dry weight measured at morning (thick line) and evening (thin line) for Haruyutaka.

伸長，同化産物の一時貯蔵および子実生長によることから，稈の構造物質，可溶性糖分および子実の乾物重の経時変化を早朝と夕方について第32図に示した。構造物質重は稈の伸長にともない開花6日目まで増加し，以後大きく変化しなかったが，可溶性糖分は開花5日目から急速に増加し，以後日射量の変化による増減を繰り返しながら開花14日目(乳熟期)に最大値に達し，その後減少して開花37日目(成熟期)にはほぼ0となった。また，乳熟期前では夕方が早朝よりも，それ以後では早朝が夕方よりも高く推移する傾向が認められた。一方，子実は稈が伸長する開花6日目まではゆるやかに増加したが，その後開花27日目まではほぼ直線的に増加した後，開花34日目(成熟期3日前)にかけてゆるや

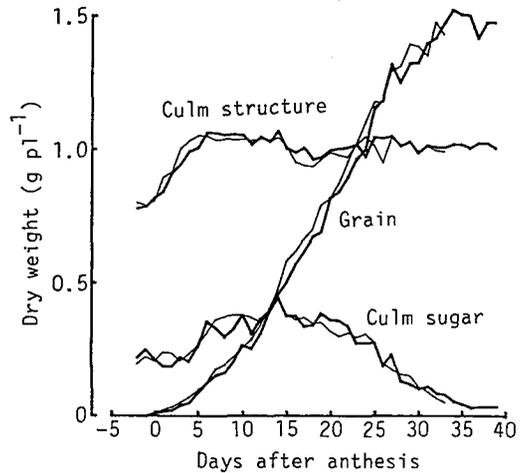


Fig. 32. Changes of the dry weights of grain, culm sugar content and culm structure material measured at morning (thick line) and evening (thin line).

かに増加した。また，子実は登熟期間を通じて夕方が早朝よりも大きく，環境の変動に関係なく肥大生長を続けていることが明らかとなった。

次に，一時貯蔵物質である可溶性糖含有量と子実生長との関係を検討するため，登熟期間を稈の伸長する登熟初期(開花2日前から開花後5日目まで)，同化産物の消長が子実と稈の糖含有量に限定される登熟中期(開花6日目から26日目まで)および光合成の停止する登熟末期(開花27日目から成熟期まで)に分け，日射量と可溶性糖含有量の増加速度との関係について検討した(第33図)。登熟初期についてみると，糖含有量の増加速度は $-36.0 \sim 94.2 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ とかなり広い範囲に分布し，日射量との間には一定の関係が認められなかった。しか

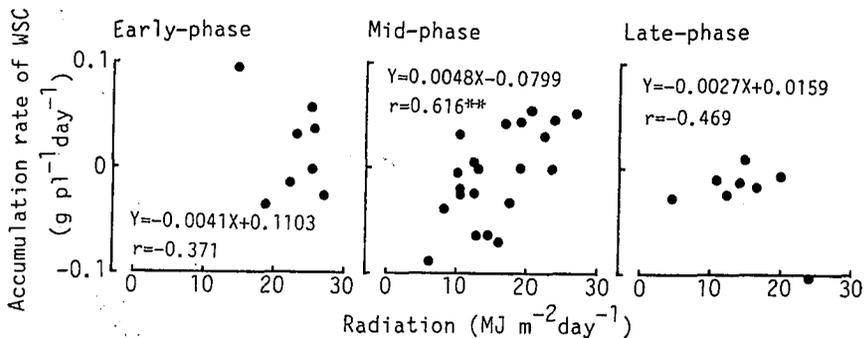


Fig. 33. Relations between solar radiation and accumulation rate of water soluble sugar (WSC) in culm during the three phases of grain filling period. Early-phase, -2 to 5 days, mid-phase, 6 to 26 days, late-phase, 27 to 37 days after anthesis. **: 1% level of significance.

し、登熟中期では増加速度の分布範囲は大きいものの ($-88.3 \sim 54.6 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$), 日射量との間に1%水準で有意な正の相関が認められ、糖含有量は日射量が高いと増加し、低いと減少することが明らかとなった。また、両者間の関係を一回帰式にあてはめ検討したところ、日射量が $16.6 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ より高いと稈に糖分が蓄積され、これより低いと転流することが示唆された。登熟末期になると、糖含有量の増加速度は著しく低く、例外的な一点 ($-102.4 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) を除くと、 $-26.3 \sim 8.9 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ と0よりわずかに低い値となり、光合成停止後は稈への蓄積はほとんどなく転流のみが生じていることが示唆された。

一方、登熟中期における子実重の推移を開花後日数との関係から詳細に検討してみると (第34図)、早朝、夕方とも開花後日数の経過にともない直線的に増加しており、この間日射量による変動がみられないことが明らかとなった。また、これらの関係をそれぞれ一回帰式にあてはめたところ、早朝と夕方で回帰係数がわずかに異なる2式が得られ (回帰係数が早朝で54.5, 夕方で $56.1 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$), 早朝と夕方の差異は1日につき $1.6 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$ であった。本試験では子実重は連日して測定したことから、早朝から夕方までの増加量を日中の増加量、夕方から翌日早朝までの増加量を夜間の増加量として両者を回帰式から計算した結果、子実重の増加量は、開花6日目で日中が $17.8 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$, 夜間が $36.7 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$,

登熟中期の開花16日目では日中が $33.8 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$, 夜間が $20.7 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$ および登熟末期の開花26日目で日中が $49.8 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$, 夜間が $4.7 \text{ mg} \cdot \text{pl}^{-1}$ と推定された。

考 察

稈の貯蔵養分と子実生長との関係について検討した結果、稈の貯蔵糖分は登熟中期において日射量の増減にともない増減するが、子実生長は日射の変動に関係なくほぼ一定に増加することが明らかとなった。このことから、登熟期間においては子実生長が他の器官の生長に対して優先しており、稈の一時貯蔵糖分は同化産物の過不足を補う緩衝的な役割を果たしているものと考えられた。一方、子実重の増加は、稈が伸長する登熟初期では緩慢で、開花6日目から26日目にかけて旺盛となり直線的に増加し、光合成活性が低下する登熟末期に再び緩慢になるパターンを示したが、このような推移の様相は同化産物のシンクになる胚乳細胞の分化・増殖過程とも密接に関連しているものと考えられる。コムギの胚乳は、登熟初期に細胞核が増殖し⁸⁶⁾、登熟前半に細胞数が増加して後半にはデンプン蓄積による肥大によって^{87,88)} 稔実することが明らかにされている。

このような胚乳細胞の分化・生長パターンは、また稈の貯蔵養分の消長とも密接に関連している。すなわち、胚乳細胞が分裂している登熟前半では同化能力は高いものの、シンクが未完成で余剰産物は稈内に蓄積されるが、胚乳細胞が分裂を終えシンクが完成した登熟後半では同化能力の低下により同化産物の不足が生じ、稈内貯蔵糖分が子実へと転流するものと考えられた。これらのことは、コムギの剪葉試験の結果、剪葉4~10日後に子実生長への影響が強く現れることを明らかにした Jenner と Rathjen⁸⁹⁾ の報告からも伺われる。

以上、本章で得られた結果を要約すると、コムギの登熟機構は第35図に示すように特徴的な4つの相から成り立っているものと考えられる。開花期から稈伸長停止期までの登熟初期では同化産物はもっぱら稈の生長にふり向けられ、子実重の増加はきわめて少ない。しかし、稈が伸長を終えると、その後乳熟期までは同化産物は子実生長と稈への一時貯蔵に利用される。乳熟期から光合成停止期まででは同化産物はもっぱら子実生長にのみ利用され、さらに不足分が稈から子実へと転流される。光合成停止期

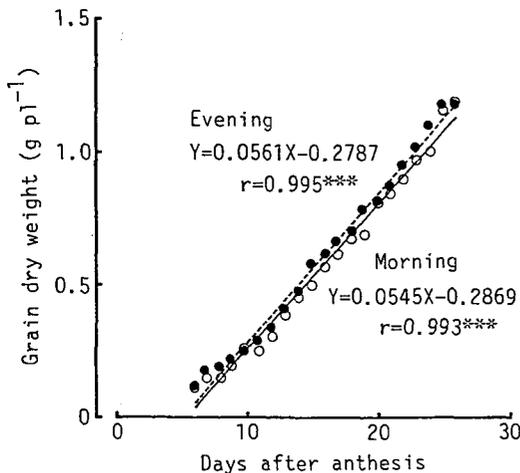


Fig. 34. Changes in dry weights of grains measured at morning and evening during grain filling period.

—○—: morning, —●—: evening.

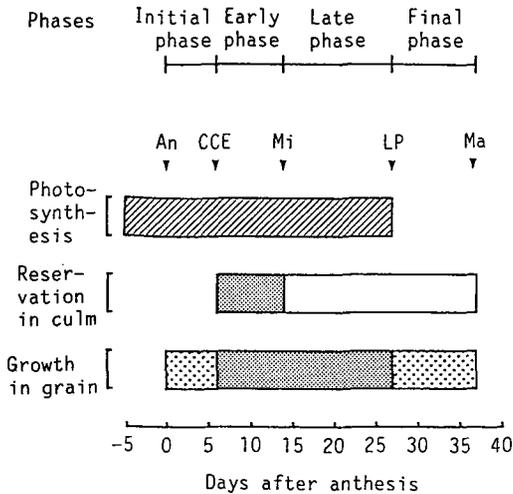


Fig. 35. Four growth phases during grain filling period defined with photosynthetic activity, the patterns of grain growth and reservation in culm.
 An: anthesis, CCE: ceasing of culm elongation, Mi: milk ripe stage, LP: loss of photosynthetic activity, Ma: maturity.
 ▨: activity, ▩: increase, ▤: slight increase, □: decrease.

以降は同化産物は新たに生産されず、子実は稈からの転流によってのみ生長する。

以上、本試験では登熟中期における子実の生長速度を一定と仮定して検討したが、子実の生産は実際には環境や品種によって変動するものと推察される。特に登熟期における高温は胚乳核および胚乳細胞の分裂を促進し⁹⁶⁾、さらに子実生長を高めることが知られている^{90,91,92)}ほか、高温によって障害粒が多く発生することも指摘されている⁹³⁾。また、同じ子実胚乳内でも胚乳細胞層の違いによりデンプン粒の形成速度が異なることを示す報告もある⁹⁴⁾。一方、JennerとRathjen⁹⁵⁾は、子実の生長が一定である原因として栄養体から子実への転流経路が制限されていることを指摘している。これに関する形態面での研究は数多くあり、Wingwiriら⁹⁶⁾は穂軸から小穂への、HanifとLanger⁹⁷⁾は小穂から小花への維管束の連絡形態からそれぞれ小穂間および小花間の稔実の差を説明し、LingleとChevalier⁹⁸⁾は子実中の維管束について発達過程と機能についての観察を行っている。また、Evansら⁹⁹⁾は穂首節における維管束数およびその面積と小穂数および子実収量との関係について報告している。これらのこと

から、コムギの登熟機構については、今後転流経路の微細構造も含めてさらに詳細に検討する必要がある。

第5章 収穫指数およびバイオマス生産の品種間差異と環境反応

近年におけるコムギの増収は、農林10号に代表される半矮性遺伝子の導入により短稈化(倒伏防止)をはかり、収穫指数を高めて多肥栽培を可能にすることによって達成されてきた。最近、北海道でも収穫指数の高い多収品種「ハルユタカ」が育成されたが、今後、さらなる多収化を進める場合、矮性化のみによって多収化が達成されるかどうかは疑問である。実際、短稈化が必ずしも収穫指数を高めることにはならないとする報告もあり、本研究で用いたドイツの育成品種Selpekは、収穫指数こそハルユタカに比べ低いものの全乾物が大きく、高い収量性を示すことが明らかになっている。また、Patrickらは¹⁰⁰⁾、子実収量が全乾物重と高い正の相関関係を示すことを報告しており($r=0.88^{**}$)、Lawらは¹⁰¹⁾、矮性遺伝子の育種への利用を考える場合、“tall-dwarf”を選抜すべきであると指摘している。そこで本章では、収量性を評価する上での基本となる収穫指数とバイオマス生産の環境条件に対する反応を調査し、高バイオマス品種育成の可能性について検討した。

材料と方法

試験は1988年に半矮性品種ハルユタカ、長稈品種Selpekならびに長稈の旧品種ハルヒカリを2週間間隔で3回の播種期(早播区:4月11日播種, 中播区:4月25日播種, 晩播区:5月10日播種)を設け、収量および収量構成要素に及ぼす影響を調査した。

また、1991年には、ドイツで育成された高バイオマス品種SelpekおよびMaxと半矮性品種ハルユタカの交雑後代から選抜された6系統(ハルユタカ×SelpekからS23, S55およびS106の3系統, ハルユタカ×MaxからM5, M27およびM64の3系統を育成)を網走の東京農業大学ならびに札幌の北海道大学で栽培し、収量, 全乾物重および収穫指数を調査した。なお、播種法, 栽培様式(密度)およびその他の栽培管理は第1章に準じて行い、調査は $0.25\sim 0.5\text{ m}^2$ について行った。

結 果

1. 播種期の違いが収量および収量構成要素に及ぼす影響

第7表に3品種の各播種期における収量および収量構成要素を示した。収量は3品種とも早播区で高く、播種期の遅れに伴って減少したが、早播区に対する晩播区の減少程度は有意差がみられなかったものの、ハルヒカリとハルユタカで大きく、Selpekで小さかった(ハルヒカリ— $215 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 34%減, ハルユタカ— $285 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 36%減, Selpek— $87 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 14%減)。このため、早播区ではハルユタカが、晩播区ではSelpekが最も多収となった。

収量の成立要因を全乾物重と収穫指数から検討すると、全乾物重は収量と同様3品種とも早播区で高く、晩播区ほど減少し、播種期の遅れに伴う減少程度は収量とほぼ同様であった。これに対し、収穫指数はハルユタカが他の2品種に比べ高かったものの、播種期の違いに対する変動は3品種とも小さく、収量変動との対応関係は認められなかった。

一方、収量の成立要因を穂数、一穂粒数、1000粒重の3つの収量構成要素から検討すると、穂数はハルヒカリ、ハルユタカがSelpekに比べ多く、播種期の遅れに伴い減少したのに対し、Selpekでは

早播区が中播区、晩播区に比べ少なく、他の2品種とは異なる傾向を示した。また、一穂粒数は、播種期間に1%水準で有意差が認められ、収量と同様、播種期の遅れに伴い減少した。これに対し、1000粒重は播種期による変動幅が比較的小さく、明確な傾向が認められなかった。

これらのことから、播種期の遅れによる収量の減少は収量構成要素からみれば主に一穂粒数の減少に起因しているほか、Selpekでは晩播による穂数の減少程度が小さく、播種期に対して安定性を示すことがわかった。

2. 栽培環境の違いが育成系統の収量、全乾物重および収穫指数に及ぼす影響

第8表に、親品種を含む育成6系統の収量、全乾物重および収穫指数を示した。網走(1990年)では、子実収量はSelpekで $343 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ と低く、他の品種・系統はいずれも $400 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 以上の収量を示した。特にM-5, M-27はハルユタカの $470 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ よりもわずかに高かったが、これは全乾物重の増加(ハルユタカよりも $100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 以上大きい)によるもので、収穫指数はむしろハルユタカがM-5, M-27より約2%高かった。一方、札幌(1991年)では、子実収量はSelpekで最も低く、Maxでも $500 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 以下と低かったものの、ハルユタカとM-5,

Table 7. Effect of sowing dates on yield and its components

Sowing date	Grain yield (gm^{-2})	Total dry weight (gm^{-2})	Harvest index (%)	Ear number (m^{-2})	Grain number (ear^{-1})	1000 grain weight (g)
Haruhikari						
Early	633	1813	34.9	726	22.9	38.2
Middle	606	1611	37.6	712	22.2	38.3
Late	418	1253	33.3	682	16.4	37.3
Haruyutaka						
Early	808	1796	45.0	790	28.1	36.4
Middle	704	1501	46.9	720	26.5	37.0
Late	523	1285	40.7	640	22.1	37.0
Selpek						
Early	638	1756	36.3	464	34.5	39.9
Middle	610	1671	36.5	528	26.9	43.0
Late	551	1589	34.7	522	26.5	39.9
Significance						
Variety	**	*	**	**	**	**
Sowing time	NS	*	NS	NS	**	NS
Interaction	NS	NS	NS	NS	NS	*

Early: April 11, Middle: April 25, Late: May 10.

*, **: 5%, 1% level of significance. NS: not significant.

Table 8. Grain yield, total dry weight and harvest index in Abashiri (1990) and Sapporo (1991)

Lines	Grain yield (gm ⁻²)		Total dry weight (gm ⁻²)		Harvest index (%)	
	Aba.	Sap.	Aba.	Sap.	Aba.	Sap.
Haruyutaka	471	526	1215	1207	39	44
Max	448	488	1288	1252	35	39
Selpek	343	396	1224	1189	28	33
M-5	489	521	1351	1246	36	42
M-27	487	529	1332	1289	37	41
M-64	361	411	1040	1047	35	39
S-23	425	527	1212	1288	35	41
S-55	414	445	1211	1131	34	39
S-106	432	416	1437	1195	30	35
Significance						
Year	**		NS		**	
Variety	**		**		**	
Interaction	NS		NS		NS	

Aba.: Abashiri, Sap.: Sapporo. ** show 1% level of significance. NS shows non significance.

M-27 および S-23 では 520 g・m⁻² 以上の多収を示した。これら多収 4 品種・系統の収量性を検討してみると、全乾物重は 3 系統が高く (約 20%)、40~80 g・m⁻² 優っていた。以上の結果は、収量性の向上には、収穫指数だけでなく、高バイオマス生産の向上が重要であることを示唆している。

第 36 図に、交配親を含む 9 品種・系統の子実収量、全乾物重および収穫指数について 1990 年の網走と 1991 年の札幌との対応関係を示した。子実収量は 2 年次・地域を込みにして正の相関関係が認め

られ ($r=0.749^*$)、各系統とも網走・札幌間で年次を変えても比較的安定した収量性を示すことがわかる。この理由として、全乾物重は 2 年次・地域間に有意な相関関係が認められず、各品種・系統は環境によって反応が異なるのに対し、収穫指数は年次や地域に関係なく高い正の相関を示し ($r=0.975^{***}$)、きわめて安定していることによることが明らかとなった。

考 察

北海道では、春播コムギは可能な限り早播きすることにより多収となるが^{102,103}、本試験においても収量は供試 3 品種とも早播区で高く、晩播区で低かった。しかし、減少の程度は品種間で異なり、ドイツで育成された Selpek は北海道で育成された 2 品種に比べ穂数の変動が小さく、播種期に対して安定性を示すことが明らかとなった。Selpek は穂重型で個体あたりの分けつ数が少なく (0.1~0.3 本/個体)、加えて小穂数や粒数の減少程度も小さかった。これらのことから、Selpek は晩播区においても十分なシンク容量を確保することができたといえる。

北海道では、これまで短稈化による収穫指数の向上により多収化を図ってきたが^{12,104}、本試験の結果、晩播に対する対応も含めて、Selpek のようなバイオマス生産の高い穂重型品種育成が必要と思われた。

これまで、収穫指数は比較的遺伝率が高く^{105,106}、しかも子実収量と高い正の相関関係を示すことから^{107,108,109,110}、主要な育種目標として用い

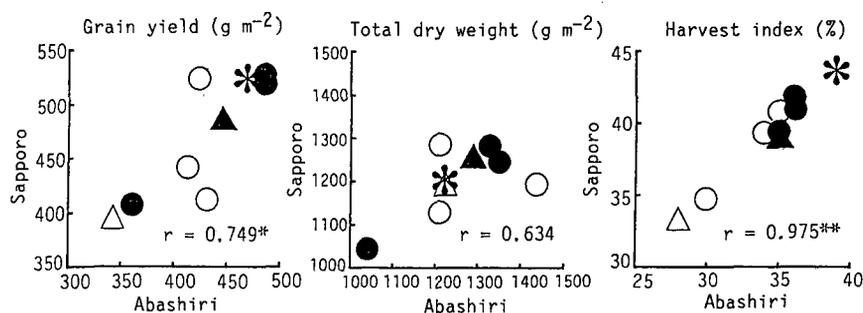


Fig. 36. Relation of grain yield, total dry weight and harvest index between Abashiri (1990) and Sapporo (1991).

*, *** Show 5%, 0.1% level of significance, respectively. ○: selected lines from Haruyutaka x Selpek, ●: selected lines from Haruyutaka x Max, △: Selpek, ▲: Max, *: Haruyutaka.

られてきた。また、収穫指数は短稈化により向上し^{111,112)}、実際に育成する上でも選抜形質を特定し易いことから数多くの成功例が報告されている。本来、多収品種の育成は収穫指数向上だけでなく、同時にバイオマス生産の増大をとまわなければならないが^{105,113)}、収穫指数の向上は主として短稈化により達成されてきたため、近年の品種は子実収量と収穫指数が向上したものの、全乾物重はほとんど増加していないことが明らかにされている^{52,114,115,116)}。本試験においても明らかのように、乾物重は年次・地域や品種により反応が異なり、同様のバイオマスを示す品種でも環境が変わると全く異なった結果を示す。このことから、バイオマス生産の向上には、育成地域の環境に適した様々な生理、生態的特性について考慮する必要がある。

Donald は⁴³⁾、これまでの育種が、育種家の経験に大きく依存し、耐病性の獲得や不良形質の排除など「欠点の除去」に重点が置かれ、収量性の選抜は初期世代での個体収量に重点が置かれている点を指摘し、選抜対象として生理生態的特性に基づくイデオタイプを提唱した。それ以来20年以上が経過したが、近年、イデオタイプによる育種が評価され、再検討されており^{117,118,119,120,121)}、コムギにおいても、品種特性や環境反応も含めた総合的な解析による新たなイデオタイプの構築が必要と考えられる。

第6章 生長シミュレーションモデルの 開発と生産力の評価

作物シミュレーションモデルは、これまでも様々なものが提唱されているが、その目的あるいは対象によってタイプ、精度、適用範囲などが大きく異なっている。本章では、コムギの生理・生態的特性をもとに栽培・育種に対する指針を得るための実用的モデルの作成を目指し、その第一段階としてストレス条件を考慮しない基本的な生産モデルを作成することを目的とした。特に作成・検討しようとするモデルは、実用化を目指すことから品種の特性を評価することに重点を置き、初期設定値を変えることにより品種それぞれの生長パターンをシミュレートできるように配慮した。

第1節ではモデルの構成について解説し、第2節では計算値と実測値との比較を行い、さらに第3節ではモデルの応用例として出芽期の変化に伴う収量および収量関連形質の変化について評価した。

第1節 生長モデルの構成について 材料および方法

シミュレーションモデルの作成にあたり使用した知見・情報は、そのほとんどが第1章から第4章までに行われた試験の品種ハルユタカについてのデータによるものである。モデルは第1章で分類した5つの生育相について、発育、生産および分配に関して気象要因との関数を決定し、関数の係数および定数項を品種特有の初期設定値として実測データからそのまま引用した。なお、第37図にモデルのフローチャートを示し、第9表には使用した変数名の一覧を、第10表には関数の一覧を示した。実際のモデルはN88-Basicにより作成し(付表参照)、パーソナルコンピュータ(NEC製、PC9801シリーズ)によって実行した。

モデルの構成

1. 出力層

本モデルは生長のシミュレーションモデルであり、出芽してから成熟期に至るまでの全生長過程を明らかにすることを目的とした。このため、出力層には子実収量および子実生長過程のみでなく、地下部を除く植物体すべての器官について乾物重および表面積を全生育期間を通じて連日にわたり示した。モデルは、5つの生育相ごとに異なる関係式を用いて作成した。生育相Iおよび生育相IIでは、植物体はその大部分が葉身と稈(葉鞘を含む)で構成されており、葉身と稈の乾物重および表面積を出力した(LDW, CDW, LAI, CAI)。両器官の乾物重とも一日に生産される乾物増加量にそれぞれの分配率を乗じて求めた器官の乾物増加量を前日までの器官乾物重に加算することにより算出した。また、両器官の表面積はそれぞれの乾物重に比表面積(SLA, SCA)を乗じて算出した。全表面積指数(Area)は、葉面積指数と稈表面積指数との合計値である。

生育相IIIでは、葉身の生長が停止することから葉身の乾物重および面積の最大値を生育相IIの最終日のデータで示し、以降葉身に関する出力を停止した。これに代わって穂の乾物重を計算し(EDW)、さらに発育速度(DVI)が0.5以上(出穂後)では穂の表面積指数(EAI)を乾物重と比表面積(SEA)の積から算出して出力した。このため、全表面積指数は葉面積指数と稈表面積指数に穂表面積指数を加えて求めた。

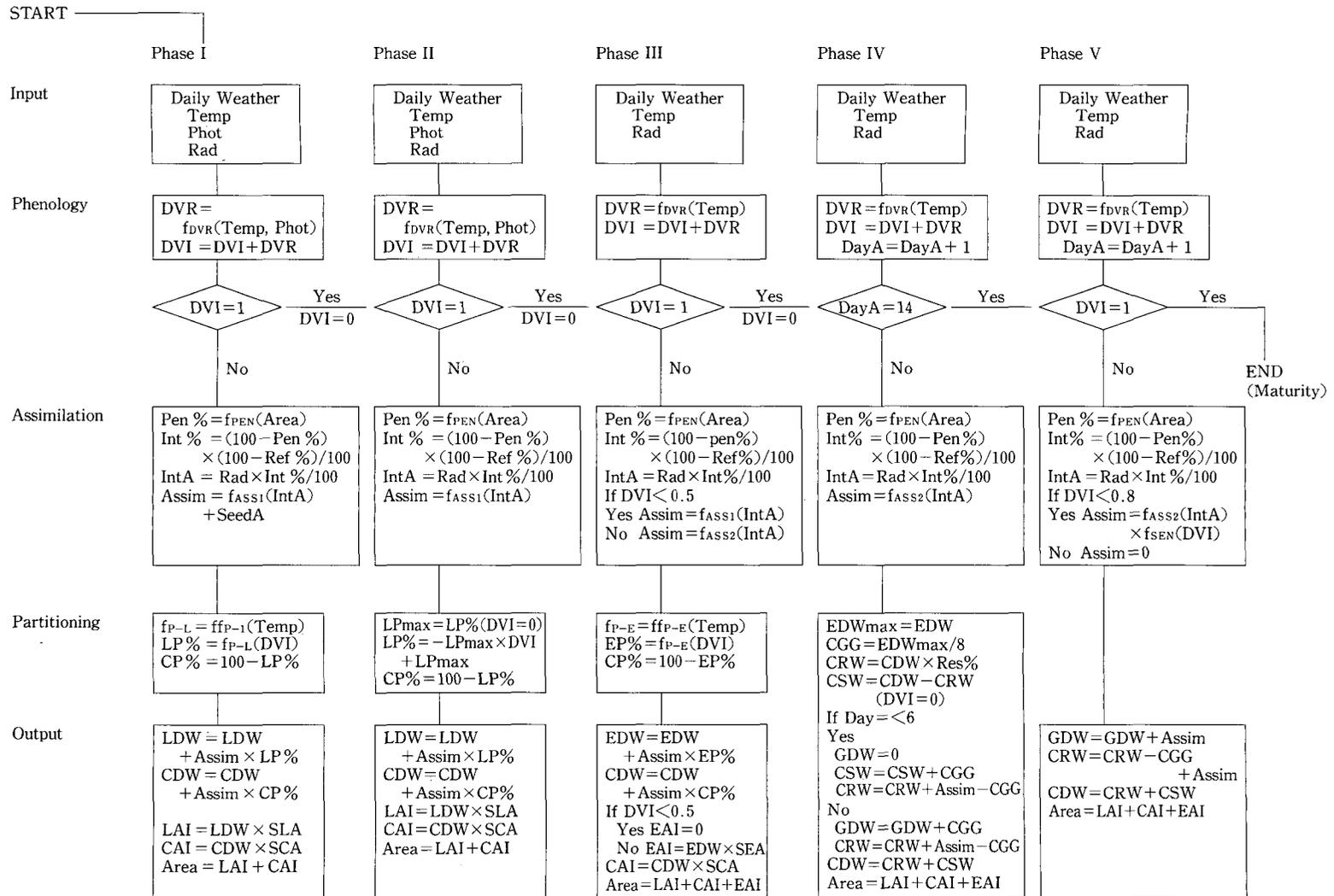


Fig. 37. Flow-chart of the simulation model for development and growth of spring wheat.

Table 9. Abbreviations of the flow-chart for the simulation model

Climatic variable	
Temperature	Temp
Photoperiod	Phot
Radiation	Rad
Phenology	
Development rate	DVR
Development index	DVI
Days after anthesis	DayA
Assimilation	
Amount of daily assimilation	Assim
Amount of intercepted radiation	IntA
Percentage of interception to solar radiation	Int%
Percentage of penetration to solar radiation	Pen%
Percentage of reflection to solar radiation	Ref%
Partitioning	
Partitioning to leaf blade	LP%
Partitioning to culm	CP%
Partitioning to culm reserve material	CRP%
Partitioning to culm structure	CSP%
Partitioning to ear	EP%
Partitioning to grain	GP%
Partitioning to leaf blade at double ridge stage	LPmax
Percentage of culm reserve material at anthesis	Res%
Constant rate of grain growth	CGG
Organic character	
Assimilation from seed	SeedA
Total dry weight	TDW
Leaf dry weight	LDW
Culm dry weight	CDW
Culm reserve material weight	CRW
Culm structure weight	CSW
Ear weight	EDW
Grain weight	GDW
Ear weight at anthesis	EDWmax
Total surface area index	Area
Leaf area index	LAI
Culm area index	CAI
Ear area index	EAI

生育相IVでは、穂の生長が停止することから、子実と稈の乾物重を出力した (GDW, CDW)。さらに稈については、構造物質と貯蔵養分に分けて出力

Table 10. Function table of the flow-chart for the model

Phase I	
$f_{DVR} = a(\text{Temp} + b) \times (\text{Phot} + c)$	
$f_{PEN} = 2.718^{(b - a \times \text{Area})}$	
$f_{ASS1} = a \times \text{IntA} + b$	
ff_{P-L} : Effect of temperature on coefficient and constant of the function f_{P-L}	
$f_{P-L} = a \times \text{DVI} + b$	
Phase II	
$f_{DVR} = a(\text{Temp} + b) \times (\text{Phot} + c)$	
f_{PEN} : same to phase I	
f_{ASS1} : same to phase I	
Phase III	
$f_{DVR} = a(\text{Temp} + b)$	
f_{PEN} : same to phase I (before heading)	
f_{ASS1} : same phase I (after heading)	
$f_{ASS2} = a \times \text{IntA} + b$	
ff_{P-E} : Effect of temperature on coefficients and constant of the function f_{P-E}	
$f_{P-E} = a(\text{DVI} - b)^2 + c$	
Phase IV	
$f_{DVR} = a(\text{Temp} + b)$	
f_{PEN} : same to phase I	
f_{ASS2} : same to phase III	
Phase V	
f_{DVR} : same to phase IV	
f_{PEN} : same to phase I	
f_{ASS2} : same to phase III	
f_{SEN} : effect of senescence to assimilate	

した (CSW, CRW)。器官の表面積は、葉身については生育相IIの、穂については生育相IIIの最終日 (最大値) のデータで示し、稈についても開花後6日目以降では稈伸長停止期の値を用いた。さらに、生育相Vでは、子実重と稈の貯蔵養分量を出力した (GDW, CRW)。

2. 発育モデル

発育は、各生育相の開始日を0、終了日を1として発育指数で示した (DVI)。各生育相とも発育指数が1に達した時点で次の生育相へと移行し、発育指数を再び0として実行を継続した。また生育相IVでは乳熟期を開花後14日目に定めたことから (DayA)、この時点を経に生育相Vへと移行した。なお、生育相Vにおいて発育指数が1となった時点でモデルの実行を終了した (成熟期)。

一方、発育指数は発育速度 (DVR) を積算するこ

とにより求めた。発育速度を表す関数は (f_{DVR})、係数 a および定数項 b , c は品種特有の値を示すことから、本章では品種ハルユタカおよび Selpek についての実測値 (第 2 表) をそのまま初期設定値として用いた。

3. 生産モデル

生産は群落全体の 1 日の乾物増加量で示し、群落での光合成有効放射 (PAR) の吸収量 ($Int\%$, $IntA$) に対する関数 (f_{ASS} ($IntA$)) により算出した。PAR の吸収量に対する生長の関数は一次回帰式で示したが、両者の関係は出穂前後で異なる傾向を示すことから、生育相 III での発育指数 0.5 を境にそれぞれ異なる関数をあてはめた (f_{ASS1} , f_{ASS2})。関数の係数 a および定数項 b はそれぞれ品種特有の値であるが、これに関してもハルユタカで測定した実測値 (第 15 図) を初期設定値として用いた。

一方、生育相 V では老化により群落全体の同化能力が低下することから、これを発育指数に対する関数により評価した (f_{SEN} (DVI))。

4. 分配モデル

分配は、生育相 I から生育相 III についてはその分配特性から各器官への分配率を示し、生育相 IV および生育相 V については子実生長がすべての生長に対して優先することから、全体の生産量と子実生長量との比較により示した。

生育相 I では、葉身への分配率を評価する一次回帰式 (f_{P-L}) を気温により変化するものとして、さらに関数を用いて評価した (ff_{P-L} (Temp))。なお、後者の関数における係数および定数項は品種特有の値であり、ハルユタカと Selpek の実測値 (第 1 表) を用いた。

生育相 II では、生育相 I での関数 (ff_{P-L} (Temp)) を用いて葉身への分配率の最大値を算出し (LP_{max})、これにより葉身への分配率を表す一次回帰式を決定した。

さらに生育相 III では、発育指数 0.5 (出穂期) を最大値とする二次回帰式により穂への分配率を示した (f_{P-E} (DVI))。なお、二次回帰式の定数項 c を気温に対する関数として示し (ff_{P-E} (Temp))、この関数 (ff_{P-E}) の係数 a および定数項 b を品種特有の値として実測値 (第 1 表) を用いた。

これに対して生育相 IV および生育相 V では、最初に子実生長量を算出し、子実生長量と全体の生長量から稈の貯蔵養分量を算出した。稈の貯蔵養分は、

全体の生産量が子実生長量より大きい場合、余剰同化産物が加算され、子実生長量より小さい場合、同化産物の不足分が差し引かれることとした。

5. 入力層

以上のモデルを実行するためには、気温、日長および日射量の連日のデータが必要である。気温および日長は、発育モデルにおける発育速度の計算と分配モデルにおける各器官への分配率の計算に用い、日射量は生産モデルにおける生長量の計算に用いた。なお、本モデルにおいては、土壌養水分は常に適量であるものと仮定し、北海道大学農学部附属農場における品種ハルユタカ (あるいは Selpek) を対象として初期設定を行った。

考 察

これまでの生長モデルは、その多くが温度・日長から算出される発育を中心としたモデル^{25,122,123,124,125}と日射量・温度・土壌養分から算出される生産・光合成を中心としたモデル^{126,127,128}とに大別され、発育と生長の両者を含めた総合型モデルはほとんど開発されていない。このような現状において、Saini ら^{28,42,129,130,131} はモデル化こそしていないものの、その一連の研究において 4 品種 3 年間の試験における発育、乾物生産、収量関連形質および子実収量を気温、日長および日射量から評価しており、Spiertz¹³²、van Keulen¹³³ および Vos ら¹³⁴ は穂および子実生産に関して、同化産物の需給関係を中心に発育・生産の両面から登熟モデルを作成している。また、Amir と Sinclair^{135,136} は比較的単純ではあるが、気温から発育を、さらに日射量から生産を予測する総合的モデルを示しており、Porter^{137,138} による群落モデルをその一部に用いる。このような研究型モデルに対して実用型モデルも数多く作られているが、その内容が作物学的な理論に基づくものは数少ない。実用型モデルでは、Bellmann ら¹³⁹ の示した農業環境システムモデル “AGROSIM-W” がある。このモデルは一連の栽培環境条件をすべて取り込んだ総合モデルであり、作物モデル “TRITSIM”¹⁴⁰ およびシミュレーションシステム “SONCHES”¹⁴¹ をその基本としている。また Stapper と Harris¹⁴² も生長モデル “SMTAG” を作成し、日々の気象データから子実収量について栽培条件の違いを評価している。

本研究における生長シミュレーションモデルは、

コムギの生長に関する生理・生態学的知見を広く総合的に体系化することを目的としており、Weirら¹⁸⁾の発表したモデルの構成を手本とした。彼らのモデルは発育、生産、分配についてきわめて理論的に構成されており、入出力層の設定やモデルの計算式、さらにはその精度においても優れている。これまでに示したモデルの多くは、その知見のほとんどが他の研究者の研究からの引用によるものであるため、理論的には正しいものの実際の数値をそのまま利用できず、モデル作成にあたり最もよく適合するように数値のあてはめが行われている。本研究のモデルは、その特徴として、作成に必要となる初期設定値および関数がすべて実測値をもとにしており、数値のあてはめがほとんど行われていないことがあげられる。また、モデルの実行において品種の固有値である初期設定値を評価することにより、もう一つの目的であるモデルによる品種間差異の評価が可能となる。第2節では本節で作成したモデルを実行させて計算値と実測値との違いを検討するが、このモデルでは種子養分の利用についてのデータが実測値に基づくものではないこと、分配率の環境反応および群落の老化についてのデータが不足していたことがその弱点として考えられ、モデルの精度を低下させる要因の一つとなることが予測される。

第2節 モデルによる計算値と実測値との比較

材料と方法

本節では前節で示したコムギの生長シミュレ-

ーションモデルの再現性とその精度について検討するため、モデルに気象条件を入力して計算した結果と実測値との比較を行った。なお、1986年および1987年のハルユタカおよびSelpekのデータを用いて年次・品種間の差異を検討するとともに、1988年の3播種期のデータを用いて栽培条件、特に播種期の影響について評価を行った。なお、入力に用いた気象データは北海道大学農学部附属農場の気象月報から引用した。

結 果

第38図に1986年のハルユタカについてシミュレーションモデルの計算値と圃場試験により得られた実測値の葉身、稈、穂および子実の乾物重の推移を示した。計算値は、全器官とも乾物重が実測値のおよそ2倍であったものの、生育期間の長さおよびそれぞれの推移のパターンは実測値とほぼ同様であり、計算値は乾物生産量を除き実測値による適合しているものと思われた。器官別乾物重の推移を詳細に検討してみると、葉身は計算値と実測値ともに出芽後10日目以降から直線的に増加し、出芽後30日以後まで続いた。稈は計算値と実測値ともに出芽後20日目以降急速に増加し始め、出芽後30日目過ぎに葉身乾物重を上回り、出芽後60~70日目に最大値に達するまで直線的に増加した。さらに、以後10日間程ゆるやかに減少した後、成熟期にかけて急激に減少した。穂についても、計算値と実測値ともに出芽後30~40日目から増加し始め、出芽後50日目以降まで直線的に増加して葉身よりやや高い値

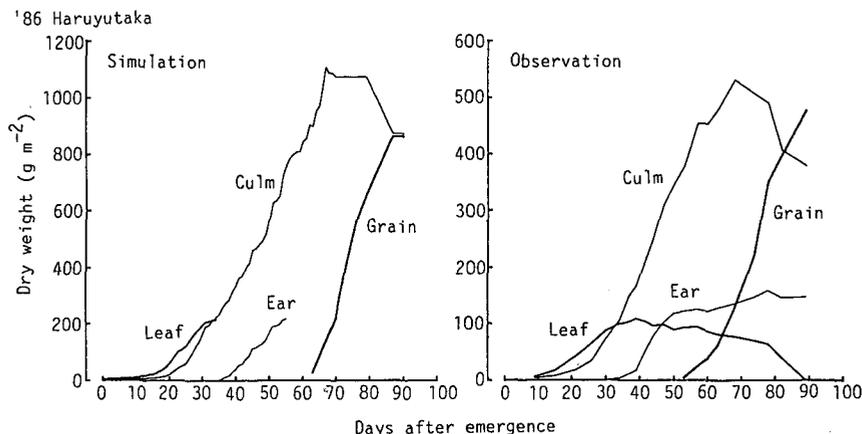


Fig. 38. Comparison of simulation and observation for the changes of dry weights of each organ for Haruyutaka in 1986.

で推移した。これに対して子実は計算値と実測値ともに出芽後60~70日目から急速に増加したものの、計算値では成熟期前に増加を停止し、実測値では成熟期まで増加を続けた。

第39図は、1987年のハルユタカについて計算値と実測値を比較したものであるが、1986年と同様、各器官の乾物重は計算値が実測値のおよそ2倍で推移した。器官別乾物重の推移についてみると、葉身は計算値と実測値ともに出芽後10日目から30日過ぎまで増加するものの、計算値は実測値に比べ稈の乾物構成比が低く葉身の構成比が高く推移した。稈は計算値と実測値ともに出芽後20~30日目から急速に増加し始め、出芽後50~60日目まで直線的に増加した後増減を繰り返しながら推移し、1986年とは明らかにその動向が異なり、モデルの計算値によってこの動向を評価することができた。穂は計算値と実測値ともに出芽後30~40日目から増加し、出芽後50日目以降は両者とも葉身よりやや高い値で大きく増減せずに推移した。一方、子実は出芽後70日目までは計算値と実測値ともに直線的に増加したが、以後成熟期まで計算値ではほとんど増加せず、実測値ではさらに増加した。

次に、品種間差異を検討するため、品種 Selpek (1986)における推移の様相を第40図に示した。ハルユタカでは各器官の乾物重は兩年とも計算値が実測値のほぼ2倍となったが、Selpekでは稈でほぼ2倍に推移したものの、葉身は3~4倍、穂と子実はほぼ実測値と同様に推移した。このように、各器官ごとの推移のパターンは計算値と実測値で類似し

ていたものの器官相互の関係、いわゆる乾物構成比が計算値と実測値で大きく異なることが明らかとなった。さらに、1987年の Selpek について検討したところ(第41図)、1986年と同様、器官別の推移のパターンは類似していたものの、乾物構成比は計算値が実測値に比べ稈と葉身で高く、穂と子実で低いことが明らかとなった。これは、Selpek において生育相Iあるいは生育相IIにおける葉身の分配率を実際よりも高く、生育相IIIにおける穂の分配率を実際よりも低く評価していたことが原因と考えられた。

考 察

本節では、モデルの計算値を実測値と比較することによりその再現性を評価するとともに、モデルのもつ問題点、改良すべき点について検討を行った。第38図に示した1986年のハルユタカでは、計算値は発育の経過および器官別乾物重の推移のパターンとその構成比の推移において実測値とよく一致したものの、乾物重の絶対値が実測値と大きく異なり、さらに登熟後期から末期にかけての子実生長においても差が認められた。乾物重の絶対量は、計算値が実測値のほぼ2倍を示したが、これは初期生長量の差異、あるいは生育全般を通じモデルでの生産量をやや高く評価していることによるものと考えられる。前者については、本研究モデルの弱点の一つである種子養分利用の評価が不十分であったこと、後者については群落での吸収 PAR の乾物への転換関数に不備があったことが原因であるものと思われる。

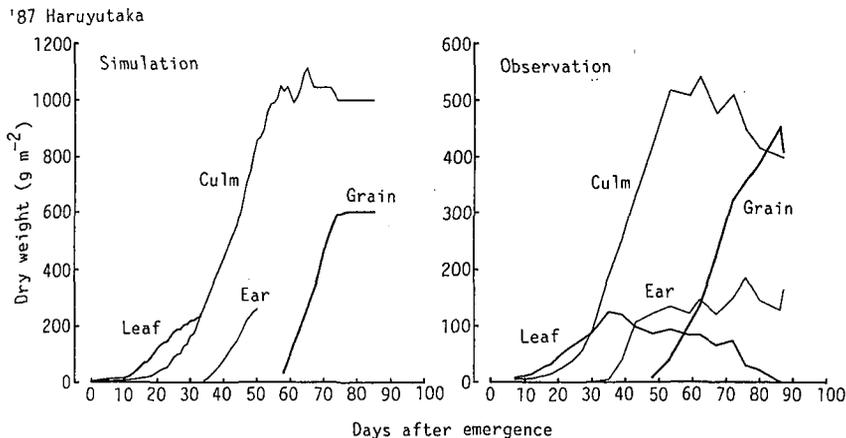


Fig. 39. Comparison of simulation and observation for the changes of dry weights of each organ for Haruyutaka in 1987.

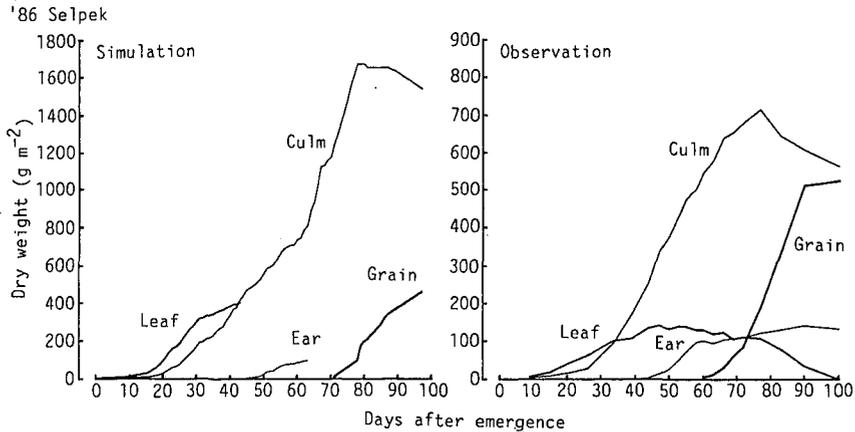


Fig. 40. Comparison of simulation and observation for the changes of dry weights of each organ for Selpek in 1986.

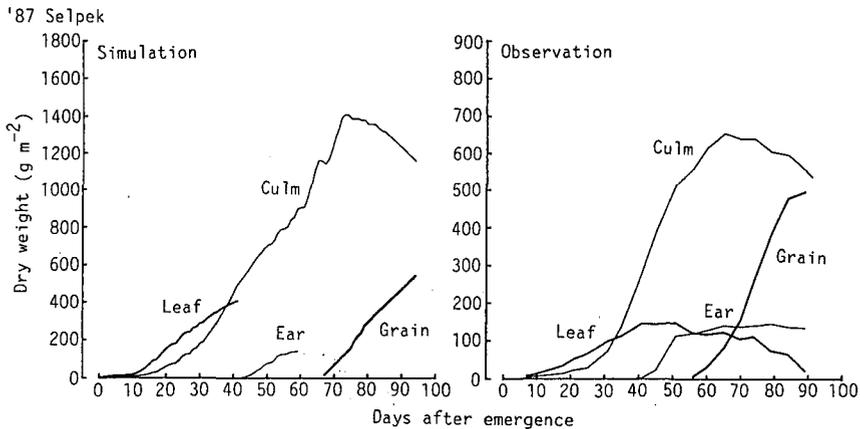


Fig. 41. Comparison of simulation and observation for the changes of dry weights of each organ for Selpek in 1987.

る。子実生長は、実測値が成熟期まで増加したのに対して計算値では成熟期前に増加を終えたが、この違いは、老化の評価ならびに子実生長と貯蔵養分の需給関係の評価が不十分であったことに起因しているものと考えられた。

一方、ハルユタカの年次間差異、いわゆる環境の変化に対する反応についてみると、器官別乾物重の推移のパターン、特に稈の推移は計算値が実測値の年次間差異を的確に評価していた(第39図)。しかし、Selpekでは各器官の推移のパターンは両年で類似していたもののその構成比において違いが認められ、分配率の気象反応、特に気温による分配率の変動に関する関数が不正確であったことが示唆された。Selpekでは、固有値が得られなかった吸収

PARの乾物への転換関数や登熟機構に関する初期設定値がハルユタカの固有値を使用したことから、これらも誤差の原因と考えられた。

以上のように、本試験で作成したモデルは、必ずしも正確に実体をシミュレートすることはできなかったが、気温、日長および日射量の3つの気象要因のみで全生育期間における器官別乾物重の推移をある程度シミュレートできたことは、子実収量だけでなく出芽から成熟に至る全生長過程を具現し得る理想型モデルの構築が可能なことを示唆しているものと思われた。

第3節 モデルによる気象反応と栽培法の評価

材料および方法

本節では、モデルの実用化に関する一例として、出芽期を変化させた場合の収量とこれに関連する全乾物重および収穫指数を算出し、播種適期を探る上でのモデルの可能性について検討した。ここでは、10年間の気象の平均値を入力して算出した結果と単年度（1988年）の気象データを入力して算出した結果について比較・検討を行った。

結 果

1. 平均値データを用いて算出した出芽期の違いによる収量性のモデル評価と気象条件に対する反応性

第42図は、1982年から1991年まで10年間の気象データを平均した平均値の気温・日射量により算出した3月1日から7月25日まで出芽期を変動させた場合の子実重、全乾物重および収穫指数を示したものである。子実重は3月初旬出芽の $1300 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ から出芽期の遅れに伴い減少し、7月初旬で $500 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ まで低下した後ほとんど変化しなかった。全乾物重も子実重と同様、出芽期の遅れに伴い減少したが、その減少程度は子実重に比べて大きかった。これに対して、収穫指数は出芽期の変動により大きく変化し、3月初旬の33%から4月初旬の37%まで増加した後、5月中旬まで36~37%で推移し、以後6月中旬にかけて31%まで減少した。また、7月初旬以降は再び急増し、7月25日では44%にまで達した。

このような収量関連形質の出芽期の変動による変化をその成立過程から検討するため、代表的な6出芽期（3月1日出芽、4月1日出芽、5月1日出芽、6月1日出芽、7月1日出芽および7月25日出芽）について葉および穂乾物重の最大値、乳熟期の貯蔵養分重および生育相別の期間を第11表に示した。子実重および全乾物重は出芽期の遅れに伴い減少したものの、収穫指数は4月1日出芽と5月1日出芽および7月25日出芽で高かった。最大葉乾物重は、子実重および全乾物重と同様、出芽期の遅れに伴い減少した。これに対して最大穂乾物量は、5月1日出芽の $280 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ から6月1日出芽の $210 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ までの間に $70 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ の急激な減少が認められ、5

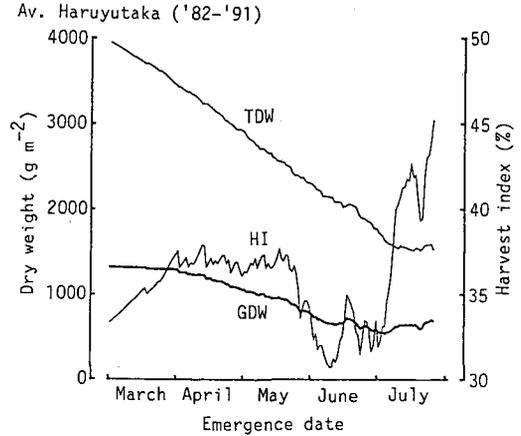


Fig. 42. Simulation data on dry weight of grain (GDW), total dry weight (TDW) and harvest index (HI), obtained by changing the emergence for Haruyutaka in the average year at Sapporo during 1982-1991.

月1日以前の出芽では穂乾物重が高かったことが示唆された。また乳熟期の貯蔵養分重は4月1日出芽と5月1日出芽で高い値を示し、両出芽期での高い収穫指数と関連するものと推察された。しかしながら7月25日出芽では他の5つの出芽期に比べ貯蔵養分重が著しく低かったものの収穫指数は高かった。生育期間は各生育相とも6月出芽あるいは7月出芽を境に出芽期の遅れに伴い減少・増加したが、7月25日出芽の生産相IV+V（登熟期間）は50日と他の出芽期に比べ著しく長く、これにより高い収穫指数を示したものと考えられた。

このような各要素の変化は、出芽期の移動に伴う気象条件によって大きく左右されるものと考えられることから、この点について検討してみると（第43図）、3月出芽から7月出芽までは出芽期の遅れに伴い生育期間中の気温が高く経過し、各生育相とも期間が短縮することがわかる。一方、7月25日出芽では生育相I+IIと生育相IIIが高気温期にあたり期間が短縮したが、9月以降、低温に経過した生育相IV+Vがきわめて長かった。また、4月1日出芽では6月上~中旬、5月1日出芽では6月中~下旬に生育相IIIが位置し、この期間に日射量が最も高く、穂重の増加が大きかったと考えられた。

Table 11. Yield and yield components obtained from simulation model for Haruyutaka in the average year at Sapporo during 1982-1991

Emergence date	Grain DW (gm ⁻²)	TDW (gm ⁻²)	H. I. (%)	Max. Leaf DW (gm ⁻²)	Max. Ear DW (gm ⁻²)	Reserve DW (Mi) (gm ⁻²)	Duration (days)		
							I+II	III	IV+V
March 1	1318	3948	33.4	692	325	482	81	24	39
April 1	1290	3432	37.6	433	316	495	53	23	38
May 1	1053	2896	36.4	304	283	494	37	21	36
June 1	764	2293	33.3	242	214	488	29	18	33
July 1	553	1731	31.9	173	153	456	27	15	35
July 25	702	1594	44.0	241	123	296	31	16	50

2. 1988年のデータを用いて算出した出芽期の違いによる収量性のモデル評価と実行結果の気象条件に対する反応

播種期の移動に伴う収量関連形質の変化は、平年値を用いた場合、各気象要素がスムーズに変化することから、一般的傾向を予測することはできるが、単年度では、気象の変動が大きく、播種期の違いによる収量関連形質の変化は平年値とは大きく異なることが予想される。そこで、1988年度における気温・日射量を用いてこの点について検討した。

第44図に明らかのように、子実重と全乾物重は、平年と同様(第42図)出芽期が遅れるに伴い減少す

る傾向を示したが、子実重は4月下旬から5月中旬までと6月中旬出芽が高く推移したほか、全乾物重も5月中旬出芽で一時的に増加する傾向が認められた。また、収穫指数も大きく変動しており、単年度で検討するとモデルが日々の気象条件の変動に対して敏感に反応していることが伺われた。

平年値の場合と同様、代表的な7つの出芽期における葉および穂乾物重の最大値、乳熟期の貯蔵養分重と生育相別の期間について検討してみると(第12表)、子実重は3月1日、5月1日および6月15日の出芽でいずれも1000 g・m⁻²以上の高い値を示した。これに対して全乾物重は6月1日出芽で低く6月15日出芽で高かったものの、出芽期の遅れに伴い減少する傾向を示した。この結果、収穫指数は5月1日出芽と6月15日出芽で40%を越え、7月25日出芽でも42%を示した。最大葉乾物重は6月1

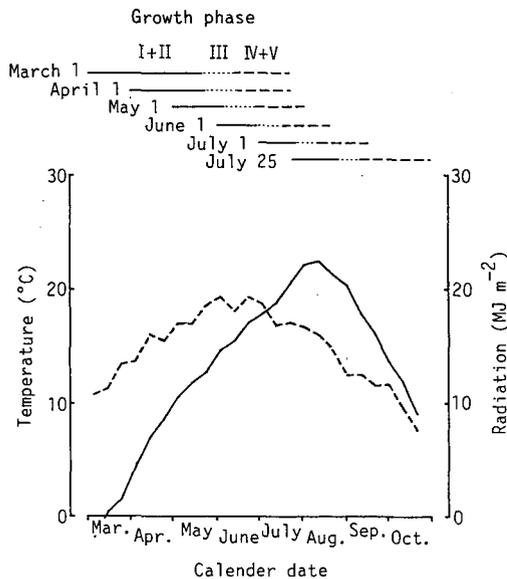


Fig. 43. Changes in the growth phases (Haruyutaka) with the delay of sowing dates and their relations to temperature and radiation in the average year at Sapporo during 1982-1991.

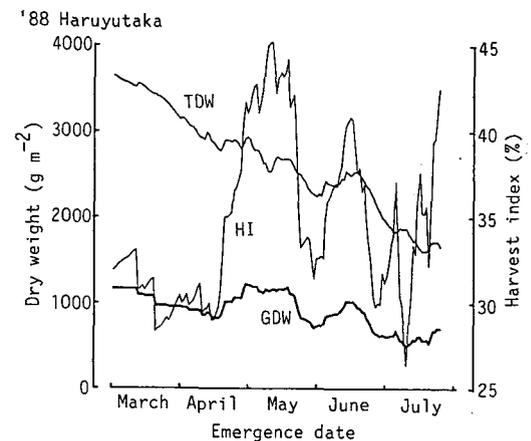


Fig. 44. Simulation data on dry weight of grain (GDW), total dry weight (TDW) and harvest index (HI), obtained by changing the emergence for Haruyutaka at Sapporo in 1988.

Table 12. Yield and yield components obtained from simulation model for Haruyutaka at Sapporo in 1988

Emergence date	Grain DW (gm ⁻²)	TDW (gm ⁻²)	H. I. (%)	Max. Leaf DW (gm ⁻²)	Max. Ear DW (gm ⁻²)	Reserve DW (Mi) (gm ⁻²)	Duration (days)		
							I+II	III	IV+V
March 1	1164	3645	31.9	665	249	606	81	25	39
April 1	949	3165	30.0	464	209	857	55	23	39
May 1	1204	2905	41.4	298	272	419	38	21	38
June 1	743	2278	32.6	121	187	705	29	18	34
June 15	1014	2485	40.8	215	280	354	27	18	32
July 1	609	1929	31.6	181	170	591	28	15	35
July 25	703	1657	42.4	271	121	296	30	17	50

日出芽がきわめて低く、全乾物重が低かった原因の一つと考えられた。また7月25日出芽では比較的高かったものの、全乾物重は最も低い値を示した。一方、最大穂乾物重は5月1日と6月15日出芽で最も高く、子実重および収穫指数の高かった原因と考えられた。しかしながら、乳熟期の貯蔵養分重は5月1日と6月15日出芽で特異的に低く、平年値(第11表)とは異なり、貯蔵養分の蓄積が子実重および収穫指数の増加に貢献しなかったものと思われた。また、生育期間においても5月1日と5月15日出芽では生育相IIIの顕著な延長はみられず、穂乾物重の増加がその生産期間の長さによるものではないことが示唆された。一方、7月25日出芽では平年と同様に生育相IV+Vの期間が長く、このことが子実重と収穫指数の増加につながったものと推察された。

以上の結果を気温および日射量との関係から検討してみると(第45図)、①各生育相とも高温により短縮、低温により延長すること、②穂が形成される生育相IIIで日射量大きいと穂乾物重が増加すること、および③登熟期に当たる生育相IVおよびVでは、高日射、低温により子実重が増加することが明らかとなり、生育相IIIの後半、いわゆる出穂期前後の日射量が高いことが穂乾物重および収穫指数を高めるうえで効果的に作用しているものと考えられた。

考 察

これまで北海道における春播コムギ栽培では、一般に早播きにより多収となることが報告されているが^{102,103)}、モデルによる解析の結果、一般には早播きするほど子実収量が高まるものの気象条件によ

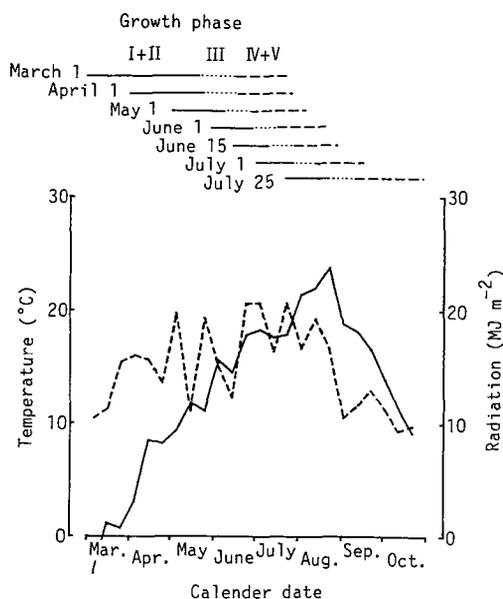


Fig. 45. Changes in the growth phases (Haruyutaka) with the delay of sowing dates and their relations to temperature and radiation at Sapporo in 1988.

ては出芽期が早まることにより子実収量が低下する場合も認められた。また、モデルによる解析の結果、収量関連形質は、気象条件による各生育相の器官別乾物重や貯蔵養分の変動、さらには生育相の短縮や延長を通じて大きく変化することが示唆された。一般に、全乾物重や収穫指数は、生育期間中における植物体の気象条件に対する反応の累積結果であり、その子実収量に対する貢献や役割については、生育相ごとに詳細に検討する必要があるものと考えられる。

本研究で開発されたモデルは、現段階では必ずし

も完成されたものではないが、収量や収量関連形質を器官別乾物重、あるいは発育日数などその成立要因を通して解析し得る可能性を示している。また、このようなモデルの活用は、過去に累積された多量のデータの解析を可能にし、様々な栽培条件や気象環境における収量変動を明らかにすることによって、各地における安定・多収となる播種期の設定や適品種の選定のほか栽培技術の改善に資する情報を提供してくれよう。今後、モデルの精度をさらに向上させるとともに、品種・栽培地の違いを正確に評価し得るよう改良することによってモデルの実際栽培への貢献が期待される。

結 語

作物の増収を図るうえで、新しい栽培技術を開発し、品種改良のための育種目標を設定するには、その作物の形態的および生理・生態的諸特性を総合的かつ体系的に把握することが、近年、きわめて重要となっている。本研究では、コムギの生育特性を発育と生長の両面からダイナミックに捉え、各発育段階における構成器官の機能的役割を明らかにするとともに、生産力を具体的に評価する手段として生育シミュレーションモデルを構築した。

第1章で示したように、コムギの生育は、乾物分配則からみると生長点の分化を軸とする主要生育事象を転換点として規則的に進行しており、機能的役割や気象反応性の異なる特徴的な5つの生育相から成り立っていることが明らかになった。このような生育相の分類は、これまでとかく連続的で複雑であると考えられてきた作物の生育に対する概念を単純化、明瞭化するのに役立ったと思われる。また、この分類によって、コムギの生育特性をこれまで用いられてきた生長のロジスチック曲線や他の複雑な関係式を用いることなく、単純に一次回帰式や二次回帰式によって数値として捉えることができたことは、今後、品種特性や気象反応を具体的に評価しうる可能性を示すものであった。さらに、第2章で明らかのように、コムギの群落は、出穂による形態の変化に伴って機能的にも構造的にも大きく変化し、この時期を中心に光エネルギーと生長速度との関係が変化することが明らかになったのは意義深い成果と言える。また、コムギは葉身ばかりでなく、穂、稈、葉鞘も活発に光合成作用を営んでいることから、その光合成能力、光吸収特性を評価するとともに

に、稈内一時貯蔵養分の蓄積・転流と子実生産との関係が明らかになり、従来不明な点が多かったコムギの登熟機構を解明することができた。最終章では、得られた結果を基にシミュレーションモデルを開発し、生産力の評価を試みた。その結果、必ずしも満足いくモデルの構築はできなかったものの、新しいモデルを作成し得る可能性が示された。

本研究で開発した生長モデルは、その初期設定値に実測データを用いている点、出芽期から成熟期まで連日して器官別乾物重を出力しながら逐次的に実行する点、さらに入力値として気象データのみを設定している点において、これまでに作られてきたモデルとは大きく異なっている。精度を高めるための数値操作は、一切行っていないことから、実行結果は、乾物重で実測値の2倍近い値を出力したが、発育経過および器官の構成比については、きわめてよく一致していたと考えられる。一般に、シミュレーションモデルを考える場合、その精度、いわゆる実測値をどれだけ正確に模倣できるかということに注目しがちであるが、計算機の発達した現代において数値の操作による精度の向上はさほど難しいことではなく、むしろ如何に本質を捉えているかに注目すべきである。特に、作物の生長モデルの場合、例え作成時の精度が高くても、その構成において作物のもつ生育特性が正しく評価されていなければ、新たな条件下で実行した場合、予測精度が大幅に低下することは、十分に予想されることである。本研究におけるモデルは、現段階では必ずしも精度の高いものとは言えないが、第6章第3節のように、実際に栽培・調査していない条件下での気象データを入力しても作物体の特性をかなり理論的に評価し得ることから、基礎モデルとして十分に価値あるものと考えられる。

これらの生理的知見および構築したモデルを実用化に近づけるためには、本研究に続いて水ストレスを初めとする様々なストレスの影響を研究していく必要がある。但し、ストレスの効果をモデルに組み込む場合、本研究の様にその生理・生態的特性を逐一明らかにして、これをモデル化していく方法だけでは、実用化に至るまでに多大な労力と時間が必要となる。そこで、数理的解析方法の導入を検討し、生理的知見によるモデルの構築と同時に、モデル解析の結果から生理・生態的特性を探るといった方法をとることにより、モデルの実用化がさらに進

むものとする。今後、本研究を基礎として、栽培・育種に貢献するモデルが完成することを切に望むものである。

謝 辞

本研究の遂行にあたり北海道大学名誉教授（現、東京農業大学教授）後藤寛治博士の御指導・御協力をいただくとともに、その計画から取りまとめにいたるまで、北海道大学教授中世古公男博士より終始御指導と御激励をいただいた。また、試験の実施にあたっては北海道大学農学部附属農場作物第1部渡辺春雄元技官、茂木紀昭技官、市川伸次技官の御協力をいただくとともに、北海道立北見農業試験場小麦科の皆様の御協力と御指導をいただいた。

さらに北海道大学教授木下俊郎博士および同島本義也博士より本論文の取りまとめについて暖かい御指導と懇切な御校閲を賜った。

ここにこれらの方々衷心より感謝の意を表する次第である。

摘 要

コムギの生育をダイナミックにとらえ、これを体系的に把握することを目的に春播コムギの生育特性を究明し、その結果をもとに生長のシミュレーションモデルを構築した。主な結果は以下のとおりである。

1. コムギの生育は、生長点の分化に由来する器官である葉身、穂および子実への乾物分配動向から、次の5つの生育相に区分された。生育相Ⅰ：出芽期から幼穂分化期まで、同化産物はもっぱら葉身の生長にふり向けられる。生育相Ⅱ：幼穂分化期から止葉出葉期まで、葉鞘と稈の伸長に伴い、葉身への分配が直線的に低下する。生育相Ⅲ：止葉出葉期から開花期まで、穂への分配が出穂期頃を最大として増加・減少する。生育相Ⅳ：開花期から乳熟期まで、子実の胚乳細胞分裂に伴い子実への分配が直線的に高まる。生育相Ⅴ：乳熟期から成熟期まで、胚乳の完成に伴い、同化産物はすべて子実へとふり向けられる。

2. これら各生育相での葉身、穂および子実への乾物分配率(Y)を出芽後日数(X)に対する回帰式にあてはめ、係数および定数を用いて分配動向の品種間差異について検討した。その結果、長稈・晩生品種では、葉身への分配傾向が強く、且つこの期間

が長いこと、短稈の半矮性品種では、穂への分配傾向が強いことが明らかとなった。

3. 各生育相の間を、その期間に要した日数の逆数である発育速度(DVR)により評価し、発育速度とその期間での平均気温および平均日長との関係について検討した。発育速度は、生育前半では気温および日長との関係式によって、生育後半では気温のみとの関係式によって表現されることが明らかとなり、品種の早晚性の違いは主に生育前半の発育速度の違いに原因していることが明らかとなった。

4. コムギ群落における光エネルギー(PAR)吸収量の生育に伴う変化を反射、透過率の推移から検討した。PAR透過率は、茎葉の繁茂に伴い直線的に低下し、その品種間差異は、受光係数(Ks)によって評価された。

5. 群落におけるPAR吸収量と生長量(CGR)との関係について検討したところ、両者の間には出穂期前後でそれぞれ異なる直線回帰式が認められた。このことは、群落構造が出穂前に比べて強光条件下により適する方向に変化したためと考えられた。

6. 群落でのPAR透過分布の播種期および品種による違いを検討し、PAR透過率は穂、止葉および下位葉の器官表面積の差を反映して大きく変動することが明らかとなった。

7. 稈は、体内に可溶性糖分を大量に蓄積することから、同化産物の一時貯蔵器官であることが明らかとなった。また、葉身の可溶性糖分は、貯蔵物質としてよりもむしろ光合成速度の大きさを反映しているものと考えられた。

8. 群落内での葉身の光合成速度を測定し、葉身の窒素含有量が潜在的な光合成能力を、糖分の日中増加量が群落条件下でのリアルタイムな光合成速度を示すことを明らかにした。

9. 登熟期間における稈の乾物重の推移を節位別、成分別に検討した。乳熟期から成熟期にかけての乾物重の減少は、主として可溶性糖分の減少のみ起因しており、第2節間および下位節間が貯蔵器官としての役割を果していることが明らかとなった。

10. コムギの登熟相は次の4つに分類された。登熟初期：開花期から稈伸長停止期まで、同化産物はもっぱら稈の伸長にふり向けられる。登熟前期：稈伸長停止期から乳熟期まで、同化産物は子実生長に利用され、余剰分が一時貯蔵養分として稈に蓄積さ

れる。登熟後期：乳熟期から光合成停止期まで，同化産物はおもっぱら子実生長に利用され，さらに不足分が稈から子実へと転流する。登熟末期：光合成停止期から成熟期まで，同化産物は新たに生産されず，子実は稈からの転流によってのみ生長する。

11. ドイツ育成の高バイオマス品種と北海道の半矮性品種との交雑後代系統の生産力を比較したところ，育成系統は，親品種に比べて収穫指数でやや劣るものの全乾物重が高く，親品種と同等あるいはそれ以上の収量性を示した。しかしながら，全乾物重は収穫指数に比べ，環境条件に対する反応が大きいたことが明らかとなった。

12. ストレス条件を考慮しない基本的な生長モデルを作成した。モデル構築に必要な基礎データは，すべて本研究で得られた実測値を用い，①入力層，②発育モデル，③生産モデル，④分配モデル，⑤出力層の5つのユニットを設けた。

13. モデルに実際の気象データを入力し，出力された計算値を実測値と比較した。計算値は乾物重の絶対値が実測値と一致しなかったものの，発育の経過や器官別乾物重の推移のパターンおよび構成比において実測値とよく一致した。

14. モデルの応用例の一つとして，平年と単年度の気象データを入力し，播種期を変動させた場合における子実重，全乾物重および収穫指数の変動を解析した。10年間の平年値に対して単年度のデータでは，気象変動を敏感に反映することが明らかとなった。

引用文献

1. HAUN, J. R.: Visual quantification of wheat development. *Agron. J.* **65**: 116-119, 1973.
2. LARGE, E. C.: Growth stages in cereals, illustration of the Feekes scale. *Plant Pathol.* **3**: 128-129, 1954.
3. ZADOKS, J. C., CHANG, T. T. and KONZAK, C. F.: A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* **14**: 415-421, 1974.
4. KIRBY, E. J. M.: Significant stage of ear development in winter wheat. in DAY W. and ATKIN R. K. eds. *Wheat Growth and Modelling*: 7-24, Plenum Press, New York and London. 7-24, 1984.
5. BAKER, C. K. and GALLAGHER, J. K.: The development of winter wheat in the field. 1. Relation between apical development and morphology within and between seasons. *J. Agr. Sci.* **101**: 327-335, 1983.
6. WALDREN R. P. and FLOWERDAY, A. D.: Growth stages and distribution of dry matter, N, P, and K in winter wheat. *Agron. J.* **71**: 391-397, 1979.
7. 森本 宏: 栄養実験のための理化学的分析方法: 動物栄養試験法 350-351, 養賢堂, 東京, 350-351, 1971.
8. 星川清親: 小麦の稔実に関する研究. 第2報胚乳組織形成の解剖学的観察, 第3報澱粉粒および貯蔵蛋白質の発達について. 日作紀 **29**: 415-420, 1961.
9. LOPATECKI, L. E., LONGAIR, E. L. and KASTING, R.: Quantitative changes of soluble carbohydrates in stem of solid- and hollow-stemmed wheats during growth. *Can. J. Bot.* **40**: 1223-1228, 1962.
10. MAKUNGA, O. H. D., PEARMAN, I., THOMAS, S. M. and THORNE, G. N.: Distribution of photosynthate produced before and after anthesis in tall and semidwarf winter wheat, as affected by nitrogen fertiliser. *Ann. Appl. Biol.* **88**: 429-437, 1978.
11. RAWSON, H. M. and EVANS, L. T.: The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. *Aust. J. Agr. Res.* **22**: 851-863, 1971.
12. 下野勝昭: 秋播小麦の栄養生理と窒素肥培管理法に関する研究. 北海道立農業試験場報告 **57**: 1-80, 1986.
13. THOME, U. and KUHBAUCH, W.: Change in the carbohydrate pattern in the cell content of wheat stems during grainfilling. *Z. Acker- und Pflanzenbau* **155**: 253-260, 1985.
14. RAWSON, H. M. and HOFSTRA, G.: Translocation and remobilization of ^{14}C assimilated at different stages by each leaf of the wheat plant. *Aust. J. Biol. Sci.* **22**: 321-331, 1969.
15. THORNE, G. N.: Physiological aspects of grain yield in cereals. in MILTHORPE, F. L. and IVINS, J. D. eds. *The growth of cereals and grasses*: 88-105, Butterworths, London, 1966.
16. WONG, L. S. L. and BAKER, R. J.: Developmental patterns in five spring wheat genotypes varying in time to maturity. *Crop. Sci.* **26**: 1167-1170, 1986.
17. 堀江 武・中川博視: イネの発育過程のモデル化と

- 予測に関する研究. 第1報モデルの基本構造とパラメータの推定法および出穂予測への適用. 日作紀 **59**: 687-695, 1990.
18. WEIR, A. H., BRAGG, P. L., PORTER, J. R. and RAYNER, J. H.: A winter wheat crop simulation model without water or nutrient limitations. *J. agric. Sci., Camb.* **102**: 371-382, 1984.
 19. PORTER, J. R., KIRBY, E. J. M., DAY, W., ADAM, J. S., APPELYARD, M., AYLING, S., BAKER, C. K., BEALE, P., BELFORD, K., BISCOE, P. V., CHAPMAN, A., FULLER, M. P., HAMPSON, J., HAY, R. K. M., HOUGH, M. N., MATTHEWS, S., THOMPSON, W. J., WEIR, A. H., WILLINGTON, V. B. A. and WOOD, D. W.: An analysis of morphological development stages in Avalon winter wheat crops with different sowing dates and at ten sites in England and Scotland. *J. agric. Sci., Camb.* **109**: 107-121, 1987.
 20. EVANS, L. T. and WARDLAW, I. F.: Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. in Agron.* **28**: 301-359, 1976.
 21. COTTRELL, J. E. and DALE, J. E.: The effects of photoperiod and treatment with gibberellic acid on the concentration of soluble carbohydrates in the shoot apex of spring barley. *New Phytol.* **102**: 365-373, 1986.
 22. MOHAPATRA, P. K., ASPINALL, D. and JENNER, C. F.: The growth and development of the wheat apex: the effects of photoperiod on spikelet production and sucrose concentration in the apex. *Ann. Bot.* **49**: 619-626, 1982.
 23. WIEGAND, C. L. and CUELLAR, J. A.: Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci.* **21**: 95-101, 1981.
 24. KEULEN, H. van and SELIGMAN, N. G.: Simulation of water use, nitrogen nutrition and growth of a spring wheat crop. 1-221, Pudoc, Wageningen, 1987.
 25. MCMASTER, G. S. and SMIKA, D. E.: Estimation and evaluation of winter wheat phenology in the central Great Plains. *Agr. and Forest Meteorol.* **43**: 1-18, 1988.
 26. STEWART, D. W. and DWYER, L. M.: Analysis of phenological observations on barley (*Hordeum vulgare*) using the feekes scale. *Agr. and Forest Meteorol.* **39**: 37-48, 1987.
 27. WRIGHT, D. and HUGHES, LL. G.: Relationships between time, temperature, daylength and development in spring barley. *J. agric. Sci., Camb.* **109**: 365-373, 1987.
 28. SAINI, A. D., DADHWAL, V. K., PHADNAWIS, B. N. and NANDA, R.: Thermal and photoperiod effects on phase durations of four wheat varieties grown on different sowing dates. *Indian J. Agr. Sci.* **56**: 646-656, 1986.
 29. MASLE, J., DOUSSINAULT, G. and SUN, B.: Response of wheat genotypes to temperature and photoperiod in natural conditions. *Crop Sci.* **29**: 712-721, 1989.
 30. PERRY, M. W., SIDDIQUE, K. H. M. and WALLACE, J. F.: Predicting phenological development for Australian wheats. *Aust. J. Agric. Res.* **38**: 809-819, 1987.
 31. 奥野忠一・久米 均・芳賀敏郎・吉沢 正: 重回帰分析: 多変量解析法. 25-157, 日科技連, 東京, 1971.
 32. GALLO, K. P., DAUGHTRY, C. S. T. and BAUER, M. E.: Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sensing of Environment* **17**: 221-232, 1985.
 33. 堀江 武・桜谷哲夫: イネの生産の気象的評価・予測法に関する研究(1)個体群の吸収日射量と乾物生産の関係. *農業気象* **40**: 331-342, 1985.
 34. ISODA, A., NAKASEKO, K. and GOTOH, K.: Some characteristics of two andigena (*S. tuberosum* ssp. *andigena*) strains in terms of dry matter production and canopy structure. *Japan. Jour. Crop. Sci.* **53**: 416-422, 1984.
 35. 中世古公男・後藤寛治: 大豆, 小豆, 菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究第7報エネルギー吸収量ならびにその乾物生産効率からみた生産力の作物間差異. 日作紀 **52**: 49-58, 1983.
 36. BLUM, A.: Photosynthesis and Transpiration in leaves and ears of wheat and barley varieties. *J. Exper. Bot.* **36**: 432-440, 1985.
 37. EVANS, L. T. and RAWSON, H. M.: Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* **23**: 245-254, 1970.
 38. 武田元吉: 麦類の光合成と物質再生産システム第1報麦類の光合成機能. *農技研報 D* **29**: 1-65, 1978.
 39. HIPPS, L. E., ASRAR, G. and KANEMASU, E. T.: Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter wheat. *Agr. Meteorol.* **28**: 253-259, 1978.
 40. THORNE, G. N.: Distribution between parts of

- the main shoot and the tillers of photosynthate produced before and after anthesis in the top three leaves of main shoots of Hobbit and Maris Huntsman winter wheat. *Ann. Appl. Biol.* **101**: 553-559, 1982.
41. GALLAGHER, J. N. and BISCOE, P. V.: Radiation absorption, growth and yield of cereals. *J. Agr. Sci.* **91**: 47-60, 1978.
 42. SAINI, A. D. and NANDA, R.: Relationship between incident radiation, leaf area and dry-matter yield in wheat. *Indian J. Agr. Sci.* **56**: 638-645, 1986.
 43. DONALD, C. M.: The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* **17**: 385-403, 1968.
 44. DUNCUN, W. G., LOOMIS, R. S., MILLIAMS, W. A. and HANAU, R.: A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* **38**: 181-205, 1967.
 45. KASANAGA, H. and MONSI, M.: On the light-transmission of leaves, and its meaning for the production of matter in plant communities. *Jap. Jour. Bot.* **14**: 304-324, 1954.
 46. TRENATH, B. R. and ANGUS, J. F.: Leaf inclination and crop production. *Field Crop Abstracts* **28**: 231-244, 1975.
 47. 丹野 久・中世古公男・後藤寛治: 春播ムギ類の生産生態に関する比較作物学的研究. 第2報群落構造と形態形質との関係. 北大農邦文紀 **13**: 324-329, 1982.
 48. 高 清吉・玖村敦彦・村田吉男: 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. 日作紀 **47**: 63-68, 1978.
 49. SIMPSON, G. M.: Association between grain yield per plant and photosynthetic area above the flag-leaf node in wheat. *Can. J. Plant Sci.* **48**: 253-260, 1968.
 50. SPIERTZ, J. H. J., HAG, B. A. ten and KUPERS, L. J. P.: Relation between green area duration and grain yield in some varieties of spring wheat. *Neth. J. Agr. Sci.* **19**: 211-222, 1971.
 51. YAP, T. C. and HARVEY, B. L.: Relations between grain yield and photosynthetic parts above the flag leaf node in barley. *Can. J. Plant Sci.* **52**: 241-246, 1972.
 52. SIDDIQUE, K. H. M., BELFORD, R. K., PERRY, M. W. and TENNANT, D.: Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* **40**: 473-487, 1989.
 53. BLUM, A.: Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light. *J. agr. Sci. Camb.*, **115**: 305-311, 1990.
 54. 高 清吉・玖村敦彦: コムギの光合成と物質生産に関する研究. 第2章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, 1975.
 55. EVANS, J. R.: Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* **72**: 297-302, 1983.
 56. HUNT, L. A.: Relationships between photosynthesis, transpiration and nitrogen in the flag and penultimate leaves of wheat. in DAY, W. and ATKIN, R. K. eds. *Wheat growth and modelling: NATO AST Series 149-156*, 1984.
 57. KHAN, M. A. and TSUNODA, S.: Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characters among cultivated wheat species and its wild relatives. *Japan. J. Breeding* **20**: 133-140, 1970.
 58. 玖村敦彦: 6. 水稲葉の発育と老化に伴う光合成機能の変化In光合成器官の生成と維持機構および呼吸の変動, 1984.
 59. ROBSON, M. J. and PARSONS, A. J.: Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. 1. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition. *Ann. Bot.* **42**: 1185-1197, 1978.
 60. MIGUS, W. N. and HUNT, L. A.: Gas exchange rates and nitrogen concentrations in two winter wheat cultivars during the grain-filling period. *Canadian Journal of Botany.* **58**: 2110-2116, 1979.
 61. MURTHY, K. K. and SINGH, M.: Photosynthesis, chlorophyll content and ribulose diphosphate carboxylase activity in relation to yield in wheat genotypes. *Journal of agricultural Science.* **93**: 7-11, 1979.
 62. PATTERSON, T. G. and MOSS, D. N.: Senescence in field-grown wheat. *Crop Science* **19**: 635-640, 1979.
 63. SINGH, V. P., SINGH, M. and KAIRON, M. S.: Physiological maturity in Aestivum wheat: visual determination. *J. agr. Sci., Camb.* **102**: 285-287, 1984.
 64. LAWLOR, D. W., KONTTURI, M. and YOUNG, A. T.: Photosynthesis by flag leaves of wheat in relation to protein, ribulose bisphosphate car-

- boxylase activity and nitrogen supply. *Jour. of Exper. Bot.* **40**: 43-52, 1989.
65. GREGORY, P. J., MARSHALL, B. and BISCOE, P. V.: Nutrient relations of winter wheat 3. Nitrogen uptake, photosynthesis of flag leaves and translocation of nitrogen to grain. *J. agric. Sci., Camb.* **96**: 539-547, 1981.
66. MACHLER, F., OBERSON, A., GRUB, A. and NOSBERGER, J.: Regulation of photosynthesis in nitrogen deficient wheat seedlings. *Plant Physiology*. **87**: 46-49, 1988.
67. MORGAN, J. A.: Growth and canopy carbon dioxide exchange rate of spring wheat as affected by nitrogen status. *Crop Science*. **28**: 95-100, 1988.
68. FARRAR, S. C. and FARRAR, J. F.: Carbon fluxes in leaf blades of barley. *New Phytol.* **100**: 271-283, 1985.
69. 高 清吉・玖村敦彦：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, 1973.
70. 石原 邦：作物の水ストレスに関する生理生態学的研究。昭和58年度科研費（一般研究B）研究成果報告書, 1984.
71. KUROYANAGI, T. and PAULSEN, G. M.: Mode of high temperature injury to wheat. 2. Comparisons of wheat and rice with and without inflorescences. *Physiological Plantarum* **65**: 203-208, 1985.
72. RUNECKLES, V. C.: Relative death rate: A dynamic parameter describing plant response to stress. *Journal of Applied Ecology*. **19**: 295-303, 1982.
73. SAYED, O. H., EMES, M. J., EARNSHAW, M. J. and BUTLER, R. D.: Photosynthetic responses of different varieties of wheat to high temperature. *Jour. Exper. Bot.* **40**: 625-631, 1989.
74. FISHER, R. A., BIDINGER, F., SYME, J. R. and WALL, P. C.: Leaf photosynthesis, leaf permeability, crop growth, and yield of short spring wheat genotypes under irrigation. *Crop Sci.* **21**: 367-373, 1981
75. VOLDENG, H. D. and SIMPSON, G. M.: The relationship between photosynthetic area and grain yield per plant. *Science*. **47**: 359-365, 1967.
76. LOPATECKI, L. E., LONGAIR, E. L. and FARSTAD, C. W.: Soluble carbohydrates of wheat stems and leaves. *Canadian Journal of Botany*. **35**: 9-12, 1957.
77. SPIERTZ, J. H. J. and de HAAR, H. van: Differences in grain growth, crop photosynthesis and distribution of assimilates between a semi-dwarf and a standard cultivar of winter wheat. *Neth. J. agric. Sci.* **26**: 233-249, 1978.
78. SMITH, D.: Removing and analyzing total non structural carbohydrates from plant tissue. (植物組織からの全非構造性炭水化物 (TNC) の抽出および分析法) *Res. Rept.* **41** (日草誌 **17**: 75-82.), 1969.
79. VAN SOEST, P. J. and WINE, R. H.: Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. 4. Determination of plant cell-wall constituents. *Jour. of the A. O. A. C.* **50**: 50-55, 1967.
80. 建部雅子・村上 高：酵素法 (HK/G6P-DH) によるテンサイ植物体の糖の定量。日作紀 **53**: 113-114, 1984.
81. PATRICK, J. W.: Distribution of assimilate during stem elongation in wheat. *Australian Journal of biological Science*. **25**: 455-467, 1972.
82. WARDLAW, I. F.: The velocity and pattern of assimilate translocation in wheat plants during grain development. *Aust. J. Biol. Sci.* **18**: 269-281, 1965.
83. WARDLAW, I. F. and PORTER, H. K.: The redistribution of stem sugars in wheat during grain development. *Aust. J. Biol. Sci.* **20**: 309-318, 1967.
84. STOY, V.: The translocation of ¹⁴C-labelled photosynthetic products from the leaf to the ear in wheat. *Physiol. Plantar.* **16**: 851-866, 1963.
85. KIM, N. I. and PAULSEN, G. M.: Assimilation and partitioning of photosynthate and nitrogen in isogenic tall, semidwarf, and doubledwarf winter wheats. *Journal of Agronomy and Crop Sci.* **156**: 73-80, 1986.
86. 星川清親：小麦の稔実に関する研究。第1報胚乳形成初期の発生学的観察。日作紀 **29**: 253-257, 1961.
87. SINGH, B. K. and JENNER, C. F.: A modified method for the determination of cell number in wheat endosperm. *Plant Sci. Lett.*, **26**: 273-278, 1982.
88. SINGH, B. K. and JENNER, C. F.: Factors controlling endosperm cell number and grain dry weight in wheat: effects of shading on intact plants and of variation in nutritional supply to detached, cultured ears. *Aust. J. Plant*

- Physiol.* **11**: 151-163, 1984.
89. JENNER, C. F. and RATHJEN, A. J.: Limitations to the accumulation of starch in the developing wheat grain. *Ann. Bot.* **36**: 743-754, 1972.
 90. SPIERTZ, J. H. J.: Grain growth and distribution of dry matter in the wheat plant as influenced by temperature, light energy and ear size. *Neth. J. agric. Sci.* **22**: 207-220, 1974.
 91. TASHIRO, T. and WARDLAW, I. F.: The effect of high temperature at different stages of ripening on grain set, grain weight and grain dimensions in the semi-dwarf wheat 'Banks'. *Ann. Bot.* **65**: 51-61, 1990.
 92. VOS, J.: Aspect of modelling postfloral growth of wheat and calculations of the effects of temperature and radiation. In *Wheat Growth and Modelling*. 143-148, 1984.
 93. TASHIRO, T. and WARDLAW, I. F.: The response to high temperature shock and humidity changes prior to and during the early stages of grain development in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* **17**: 551-561, 1990.
 94. BRIARTY, L. G., HUGHES, C. E. and EVERS, A. D.: The developing endosperm of wheat-A stereological analysis. *Ann. Bot.* **44**: 641-658, 1979.
 95. JENNER, C. F. and RATHJEN, A. J.: Factors limiting the supply of sucrose to the developing wheat grain. *Ann. Bot.* **36**: 729-741, 1972.
 96. WHINGWIRI, E. E., KUO, J. and STERN, W. R.: The vascular system in the rachis of a wheat ear. *Ann. Bot.* **48**: 189-201, 1981.
 97. HANIF, M. and LANGER, R. H. M.: The vascular system of the spikelet in wheat (*Triticum aestivum*). *Ann. Bot.* **36**: 721-727, 1972.
 98. LINGLE, S. E. and CHEVALIER, P.: Development of the vascular tissue of the wheat and barley caryopsis as related to the rate and duration of grain filling. *Crop Sci.* **25**: 123-128, 1985.
 99. EVANS, L. T., DUNSTONE, R. L., RAWSON, H. M. and WILLIAMS, R. F.: The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Aust. J. biol. Sci.* **23**: 743-752, 1970.
 100. McMULLAN, P. M., McVETTY, P. B. E. and URQUHART, A. A.: Dry matter and nitrogen accumulation and redistribution and their relationship to grain yield and grain protein in wheat. *Can. J. Plant Sci.* **68**: 311-322, 1988.
 101. LAW, C. N., SNAPE, J. W. and WORLAND, A. J.: The genetical relationship between height and yield in wheat. *Heredity.* **40**: 133-151, 1978.
 102. 堀口逸雄・楠 隆: 春播小麦の播種期と生育, 収量並に品質との関係. 北農 **10**: 144-148, 1942.
 103. 楠 隆: 春播小麦の作り方. 農業北海道 **14**: 24-27, 1962.
 104. 丹野 久・小牧有三・後藤寛治: 春播コムギにおける収穫指数による選抜の効果. 北大農邦文紀要 **14** (4): 352-356, 1985.
 105. DONALD, C. M. and HAMBLIN, J.: The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.* **28**: 361-405, 1976.
 106. 丹野 久・後藤寛治: 春播コムギにおける収穫指数の品種間および処理間差異. 北大農邦文紀要, **14**: 56-63, 1983.
 107. BRIGGLE, L. W. and VOGEL, O. A.: Breeding short-stature, disease resistant wheats in the United States. *Euphytica Supplement No. 1*: 107-130, 1968.
 108. NASS, H. G.: Determination of characters for yield selection in spring wheat. *Can. J. Plant Sci.* **53**: 755-762, 1973.
 109. SINGH, I. D. and STOSKOPF, N. C.: Harvest index in cereals. *Agron. J.* **63**: 224-226, 1971.
 110. 丹野 久・後藤寛治: 春播コムギの雑種後代における収穫指数とそれに関与する形質の変異. 北大農邦文紀要 **14**: 226-233, 1985.
 111. ATOSMON, D. and JACOBS, E.: A newly bred 'Gigas' form of bread wheat (*Triticum aestivum* L.): morphological features and thermo-photoperiodic responses. *Crop Sci.* **17**: 31-35, 1977.
 112. AUSTIN, R. B., BINGHAM, J., BLACKWELL, R. D., EVANS, L. T., FORD, M. A., MORGAN, C. L. and TAYLOR, M.: Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J. Agr. Sci.* **94**: 675-689, 1980.
 113. RIGGS, T. J., HANSON, P. R., START, N. D., MILES, D. M., MORGAN, C. L. and FORD, M. A.: Comparison of spring barley varieties grown in England and Wales between 1880 and 1980. *J. Agr. Sci.* **97**: 599-610, 1981.
 114. AUSTIN, R. B., FORD, M. A. and MORGAN, C.

- L: Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J. agric. Sci., Camb.* **112**: 295-301, 1989.
115. COX, T. S., SHROYER, J. P., BEN-HUL, L., SEARS, R. G. and MARTIN, T. J.: Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987. *Crop Sci.* **28**: 756-760, 1988.
116. PERRY, M. W. and D'ANTUONO, M. F.: Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Aust. J. Agric. Res.* **40**: 457-472, 1989.
117. BELFORD, R. K. and SEDGLEY, R. H.: Conclusions: Ideotype and physiology: Tailoring plants for increased production. *Field Crops Res.* **26**: 221-226, 1991.
118. MARSHALL, D. R.: Alternative approaches and perspectives in breeding for higher yields. *Field Crops Res.* **26**: 171-190, 1991.
119. RASMUSSEN, D. C.: A plant breeder's experience with ideotype breeding. *Field Crops Res.* **26**: 191-200, 1991.
120. SEDGLEY, R. H.: An appraisal of the Donald ideotype after 21 years. *Field Crops Res.* **26**: 93-112, 1991.
121. SLAFER, G. A., ANDRADE, F. H. and SATORRE, E. H.: Genetic improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crops Res.* **23**: 255-263, 1990.
122. BAUER, A., FRANK, A. B. and BLACK, A. L.: Estimation of spring wheat grain dry matter assimilation from air temperature. *Agron. J.* **77**: 743-752, 1985.
123. BAUER, A., FRANK, A. B. and BLACK, A. L.: Estimation of spring wheat spike water concentration and grain maturity from air temperature. *Agron. J.* **78**: 445-450, 1986.
124. CAO, W. and MOSS, D. N.: Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.* **29**: 1018-1021, 1989.
125. CAO, W. and MOSS, D. N.: Temperature and daylength interaction on phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.* **29**: 1046-1048, 1989.
126. ANGUS, J. F. and MONCUR, M. W.: Models of growth and development of wheat in relation to plant nitrogen. *Aust. J. Agric. Res.* **36**: 537-544, 1985.
127. 稲村達也・古山賢二・徳山博康: 水稻生育のコンピュータシミュレーション(第1報) 奈良農試研報 **17**: 1-10, 1986.
128. 武田元吉: 麦類の光合成と物質再生産システム第2報. 農技研報D **29**: 67-112, 1978.
129. SAINI, A. D. and DADHWAL, V. K.: Influence of sowing date on grain-growth duration and kernel size in wheat. *Indian J. Agr. Sci.* **56**: 439-447, 1986.
130. SAINI, A. D., DADHWAL, V. K., PHADNAWIS, B. N. and NANDA, R.: Influence of sowing dates on pre-anthesis phenology in wheat. *Indian J. Agr. Sci.* **56**: 503-511, 1986.
131. SAINI, A. D. and NANDA, R.: Influence of temperature and light intensity during ear growth period on grain number in wheat. *Indian J. Agr. Sci.* **56**: 512-519, 1986.
132. SPIERTZ, J. H. J.: Grain formation and assimilate partitioning in wheat. Part I. Ear development, assimilate supply and grain growth of wheat. In Simulation of plant growth and crop production. 136-144, Pudoc Wageningen, 1982.
133. KEULEN, H. van: Grain formation and assimilate partitioning in wheat. Part III. A deterministic approach to modelling of organogenesis in wheat. In Simulation of plant growth and crop production. 151-155, Pudoc Wageningen, 1982.
134. VOS, J., DREES, E. M. and PENNING DE, VRIES, F. W. T.: Grain formation and assimilate partitioning in wheat. Part II. Modelling of post-floral growth of wheat. In Simulation of plant growth and crop production. 144-151, Pudoc Wageningen, 1982.
135. AMIR, J. and SINCLAIR, T. R.: A model of the temperature and solar-radiation effects on spring wheat growth and yield. *Field Crops Res.* **28**: 47-58, 1991.
136. AMIR, J. and SINCLAIR, T. R.: A model of water limitation on spring wheat growth and yield. *Field Crops Res.* **28**: 59-69, 1991.
137. PORTER, J. R.: A model of canopy development in winter wheat. *J. Agric. Sci.* **102**: 383-392, 1984.
138. PORTER, J. R.: Approaches to modelling canopy development in wheat. NATO ASI Series Wheat Growth and Modelling 69-81, 1984.

139. BELLMANN, K., EBERT, W., FREIER, B., KUNKEI, K., MATTHAUS, E., SCHULTZ, A. and WENZEL, V.: Agroecosystem modelling and simulation-The winter wheat agroeco-system model AGROSIM-W. *Tag. -Ber., Akad. Landwirtsch. -Wiss. DDR, Berlin.* **242**: 5-28, 1986.
140. MATTHAUS, E., MIRSCHEL, W., KRETSCHMER, H., KUNKEL, K. and KLANK, I.: The winter wheat crop model TRITSIM of the agroeco-system AGROSIM-W. *Tag. -Ber., Akad. Land-wirtsch. -Wiss. DDR, Berlin.* **242**, 43-74, 1986.
141. WENZEL, V., MATTHAUS, E. and FLECHSIG, M.: The simulation system SONCHES. *Tag. -Ber., Akad. Landwirtsch. -Wiss. DDR, Berlin.* **242**: 29-41, 1986.
142. STAPPER, M. and HARRIS, H. C.: Assessing the productivity of wheat genotypes in a mediterranean climate, using a crop-simulation model. *Field Crops Res.* **20**: 129-152, 1989.

Summary

In any crop a better understanding of the dynamics in growth is the first step for more effective improvement of agricultural operations and varieties. In this experiment, the growth of spring wheat was divided into five main phases based on the seasonal pattern of dry matter partitioning. The interrelationships among organic development, dry matter production, partitioning, canopy structure, light interception and the movement of reserve materials were then analyzed systematically in each growth phase. Finally, the productivity of spring wheat was evaluated by a growth simulation model made from the data obtained in each section. The main results obtained were summarized as follows:

1. Based on the seasonal pattern of dry matter partitioning, the growth was divided into following five main phases. Growth phase I (emergence-double ridge stage); dry matter is mainly partitioned to the leaf blades (60-80%). Growth phase II (double ridge stage-flag leaf emergence); after elongation of the leaf sheath and the culm begins, the partitioning to the leaf blade decreases and eventually ceases during this phase. Growth phase III

(flag leaf emergence-anthesis); dry matter is partitioned to the culm and the ear (without grain). The partitioning to the ear almost ceases in this phase. The partitioning to the cellular contents in the culm decreases temporarily at about the time of heading. Growth phase IV (anthesis-milk ripe stage); the partitioning to the grain starts to increase about a week after anthesis. The partitioning to the culm decreases rapidly but that to the cellular contents still continues. Growth phase V (milk ripe stage-maturity); all of the dry matter including reserve material is partitioned to the grain. In growth phase I and growth phase II, the partitioning to leaf blade was represented by a linear regression, $Y_{11}=b_1X+C_1$ and $Y_{12}=-b_2X+C_2$. In growth Phase III, the partitioning to ear (chaff plus rachis) was represented by a quadratic equation, $Y_e=-a_3(X-b_3)^2+c_3$. In growth phase IV, the partitioning to grain was represented by a linear regression, $Y_g=b_4X-c_4$.

2. The varietal differences in partitionings for three varieties, tall Haruhikari, semi-dwarf Haruyutaka and tall late Selpek were analyzed by using these regressions. In growth phase II, tall Selpek had a smaller coefficient b_2 than the other two varieties, because Selpek had a longer term in this phase. In growth phase III, semi-dwarf Haruyutaka had the highest value of constant c_3 than others, but that of coefficient a_3 did not differ among the varieties, indicating that the rate of partitioning to ear was higher in Haruyutake than in the other varieties.

3. The influences of temperature and photoperiod on phenological development of two varieties, early Haruyutaka and late Selpek, were investigated under the field conditions. There were linear relations between the rate of development and temperature through all growth phases of both varieties. In growth phase I and II, the phases before flag leaf emergence, the rate of development increased as temperature increased more in Haruyutaka than in Selpek. In growth phase IV+V, the grain filling period, the rate of development decreased at a low temperature, especially in Selpek. The thermal developmental rate, $1/D(T-T_B)$, is the value of developmental rate, $1/D$, divided by temperature, $(T-T_B)$. T and T_B are mean and base temperature, respectively. There were liner realtionships between this thermal developmental rate and the

mean photoperiod in growth phase I and II, indicating that the photoperiod affected the developmental rate more sensitively in Haruyutaka than in Selpek.

4. Diurnal and seasonal changes of photosynthetically active radiation (PAR), both intercepted and reflected by the canopy, were measured throughout a growing season for Haruyutaka and Selpek. Each daily mean diurnal change in penetration and reflection was the same between a cloudy day and a clear day. The penetration decreased with the growth of surface area. After flag leaf emergence, total surface area became $10 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ or more; After the penetration rate decreased to 10% and below, it did not change. There was a linear relationship between total surface area and the exponential value of the penetration, although the coefficient of light intercepted, K_s , changed with the growth stage. The K_s value was also higher in Selpek than in Haruyutaka throughout the growing season. A linear relationship was observed between the intercepted PAR and the crop growth rate (CGR). However, above $8 \text{ MJm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ of intercepted PAR, Haruyutaka seemed to be saturated with light.

5. The relationship between the amount of intercepted PAR and the CGR was different before and after heading. The slope of the regression line was higher after heading, suggesting that the assimilation rate may increase after the emergence of the ear, which covers the top of the canopy.

6. There were negative relations between surface areas and PAR penetration within layers of ears, flag leaves and lower leaves. The surface area of ears was larger in Haruyutaka, that of flag leaves in Selpek; and that of lower leaves in Norin 61, respectively. The surface area of flag leaves was also larger in late sowing than in early sowing regardless variety.

7. Most water soluble sugar content (WSC) in vegetative parts existed in culm as the reserve material during the grain filling period. The amount of WSC in leaf blade was always higher in evening than in morning throughout the grain filling period, and closely related to photosynthetic rate.

8. Carbon exchange rate (CER) was measured with the flag, the second and the third leaf under two field conditions, intensive and natural light conditions within a canopy. The CER measured under intensive light conditions was closely related

with leaf nitrogen content. On the other hand, the CER measured under natural light conditions was related with the daily increase of WSC in leaf.

9. Changes in culm contents, cell wall constituents, net cellular matter and WSC were determined from anthesis to maturity in three parts of the main culm, the peduncle, second and lower internodes. After anthesis these three contents increased until milk ripe stage, then WSC decreased to almost zero at maturity. The percent WSC was higher in the second internode and the amount of WSC was higher in the lower internodes, suggesting that the second and lower internodes were main storage organs. In addition, the percent and amount of WSC were higher for semi-dwarf Haruyutaka than for tall Haruhikari and Selpek.

10. The dry weight of the grains, the WSC and structural weight of culm were measured every day during the grain filling period. As a result, the grain filling period was divided into four phases; (1) Initial grain filling phase (from anthesis to cessation of culm elongation), in which the assimilate was used mainly for culm elongation and the dry weight of grains increased slightly; (2) Early grain filling phase (from cessation of culm elongation to milk ripe stage), in which the assimilate was used for both grain growth and reserve in culm. (3) Late grain filling phase (from milk ripe stage to termination of photosynthesis), in which the assimilate was used entirely for grain growth and the culm reserve was also translocated to the grain; and (4) Final grain filling phase (from the end of photosynthesis to maturity), in which grain growth was supported only by translocation of reserve materials in culm, because the assimilate was no longer being actively produced.

11. Varietal difference in yield ability with the delay of sowing dates was investigated for three spring wheat varieties, old tall Haruhikari and modern semi-dwarf Haruyutaka bred in Hokkaido, and tall late Selpek bred in Germany. Grain yield decreased with delay in sowing dates in all varieties, mainly due to the decrease in biomass and grain number. The decrease in grain yield was smaller in Selpek than in the other two varieties; the late sowing yielded 34% less than the early sowing in Haruhikari, 36% in Haruyutaka and 14% in Selpek, because ear and spikelet number and the CGR for grain filling period did not decrease with

the delay in sowing dates in Selpék. Ear weight type variety (e.g., Selpék) may be useful for late sowing cultivation in Hokkaido.

12. In order to clarify the significance of biomass on grain production, six high yielding lines were selected from the progeny derived from crosses between Selpék (high biomass) and Haruyutaka (high harvest index), and between Max (high biomass) and Haruyutaka, and their yielding ability was compared between the two different districts of Abashiri and Sapporo. Four of them showed higher yield and total dry weight than Haruyutaka in 1990 at Abashiri and in 1991 at Sapporo, although their harvest indices were slightly lower than that of Haruyutaka. Harvest indices in six lines and three parental varieties showed a highly linear relation between these two locations, but total dry weight did not. To improve biomass production in wheat, a new ideotype must be developed in each district with different environment conditions.

13. A wheat growth simulation model under optimal field conditions was established to evaluate productivity by using the data obtained in this experiment. The simulation model consists of five sub-models: (1) an input sub-model, for which environmental data (temperature, photoperiod and radiation) and fundamental values are inputted; (2) a phenology submodel, for which developmental index (DVI) and rate (DVR) are calculated by temperature and photoperiod; (3) an assimilation sub-model, in which the crop growth rate (CGR) is calculated by radiation and PAR interception in canopy; (4) a partitioning sub-model, for which dry matter partitioning to leaf, culm, ear and grain are estimated for each phase; and (5) an output sub-model, for which dry weights and surface areas of leaf, culm, ear and grain are outputted. The model started to run at emergence and ended when the phenology model showed maturity. Seasonal patterns of dry weight in each organ were calculated from daily data of temperature, photoperiod and radiation for each of the five sub-models.

14. The simulation results and observed data were compared for Haruyutaka and Selpék in 1986 and 1987. The simulation data were very similar to observed data in 1986 Haruyutaka in terms of phenological stage, changing patterns and proportion of organs, but did not fit dry weight of organs.

The model could express the difference between years, 1986 and 1987. The calculated data in Selpék, however, did not simulate well due to the lack of fundamental data, compared with Haruyutaka.

15. The responses of grain yield, total dry weight and harvest index to sowing days were simulated by the model in the average year during 1982-1991 and in a single year, 1988. In the average year, grain yield decreased with the delay of sowing dates, due to a decrease in total dry weight. However the harvest index was high in April, May and July, and low in June. In 1988, nevertheless, these characters fluctuated more with changes in climatic environments than in the average year.