



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	水稻における“初期光合成産物呼吸”と“貯蔵物質呼吸”
Author(s)	大崎, 満
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第1669号
Issue Date	1981-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/32744
Type	doctoral thesis
File Information	1669.pdf



水稻における“初期光合成産物呼吸”と

“貯蔵物質呼吸”

農芸化学専攻博士課程

大 崎 満

謝 辞

本研究を遂行するに当り、終始適切かつ懇篤なる御指導を賜わりました田中明教授に衷心より感謝の意を捧げます。

また、有益な御助言を賜わりました岡島教授ならびに千葉教授に深く感謝いたします。

日常些事に渡って御助言をいただいた但野助教授、山口助手、藤田助手、有末事務官、浦山技官に厚く御礼申し上げます。

主要用語集

用 語	略号	単 位	備 考
総光合成量(含無機成分)	P	$g \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $g \cdot \text{個体}^{-1}$	$\Delta W + R$
総光合成能(含無機成分)	p	$g \cdot t^{-1} \cdot g^{-1}$	$RGR + r$
総光合成量(除無機成分)	P_G	$gCH_2O \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $g \cdot \text{個体}^{-1}$	$P_N + R$
絶光合成量	P_N	$gCH_2O \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$	光条件下におけるみ かけの CO_2 取込み 量
乾物重	W	$g \cdot \text{個体}^{-1}$	
乾物生産量	ΔW	$g \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$	$P - R$
相対生長率	RGR	$g \cdot t^{-1} \cdot g^{-1}$	$\Delta W / W$
呼吸量	R	$mgCH_2O^* \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $mgCH_2O^* \cdot \text{個体}^{-1}$	$R_g + R_m$ 又は $R_p + R_s$
呼吸能	r	$mgCH_2O^* \cdot t^{-1} \cdot g^{-1}$	$r_g + r_m$ 又は $r_p + r_s$
生長呼吸量	R_g	$mgCH_2O^* \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $mgCH_2O^* \cdot \text{個体}^{-1}$	
生長呼吸能	r_g	$mgCH_2O^* \cdot t^{-1} \cdot g^{-1}$	
維持呼吸量	R_m	$mgCH_2O^* \cdot t^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $mgCH_2O^* \cdot \text{個体}^{-1}$	

用 語	略号	単 位	備 考
維持呼吸能	r_m	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$	
初期光合成産物呼吸量	R_p	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{個体}^{-1}$	同化後2日目までの光合成産物を基質とする呼吸
初期光合成産物呼吸能	r_p	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$	
初期光合成産物呼吸基質量	$R_{(p)}$	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{個体}^{-1}$	R_p の基質の量
貯蔵物質呼吸量	R_s	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{個体}^{-1}$	同化後2日目以降に貯蔵された光合成産物を基質とする呼吸
貯蔵物質呼吸能	r_s	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$	
貯蔵物質呼吸基質量	$R_{(s)}$	$\text{mgCH}_2\text{O}^* \cdot \text{t}^{-1} \cdot \text{個体}^{-1}$ 又は $\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{個体}^{-1}$	R_s の基質の量
生長効率	GE	%	$\Delta W / (\Delta W + R) \times 100 = \Delta W / P \times 100$
生長呼吸割合	$k (k')$		$R_g / P (R_g / P_g)$
生長呼吸係数	k_e		$R = k_e \cdot P_g + r_m \cdot W$ を満足する係数
Production Value	P_v		単位グルコース量より生成する乾物量の割合, $\Delta W / P_g$
初期光合成産物呼吸割合			R_p / P

用 語	略号	単 位	備 考
^{14}C 残 存 割 合		%	^{14}C 同化量に対するその後植物体内に残存した ^{14}C 量の割合
^{14}C 穂 (茎葉) 分配割合		%	^{14}C 同化量に対するその後穂 (茎葉) に分配された ^{14}C 量の割合
時 間	t	hr, day	
葉 面 積	LA	cm ²	

※ 一部 乾物重表示の場合がある。

水稻における“初期光合成産物呼吸”と “貯蔵物質呼吸”

内 容

I . 緒 論-----	1
II . 実験材料および実験方法-----	11
III . 生育各時期に同化した ¹⁴ Cの残存割合-----	22
IV . “初期光合成産物呼吸”と“貯蔵物質呼吸”の解析-----	31
V . “初期光合成産物呼吸”、“貯蔵物質呼吸”、“生長呼吸”、“維持呼吸”の相互関係----	56
VI . “初期光合成産物呼吸”、“貯蔵物質呼吸”、“生長呼吸”、“維持呼吸”の相互関係に およぼす環境条件の影響-----	70
VII . 総 括-----	107
VIII . 要 約-----	115
IX . 引用文献-----	117

I. 緒 論

高等植物は太陽エネルギーによって二酸化炭素と水から有機物を生産し、酸素を放出する光合成作用を行っている。一方、酸素を取り込み、二酸化炭素を放出する呼吸作用により光合成産物の一部を分解し、各種の化学エネルギーを生成し、これを利用して、養分吸収、植物体を構成する有機化合物の合成および植物体の生理機能の維持を行っている。この意味から植物の乾物生産 (ΔW) は光合成 (P) と呼吸 (R) の差し引き ($\Delta W = P - R$) で表わされる。しかし、植物は呼吸によりエネルギーを生成し、これにより、植物体の構成物質を合成したり、植物体の維持を行っているのであるから、呼吸を単純に乾物生産に対する負の要因と考えることはできない。この意味で、(1) ΔW , P , R の三者間に一定の関係が存在するかどうか、また(2)初期光合成産物より植物体を生成するのに要する呼吸量および植物体の維持に必要な呼吸量はいくらかを知る必要がある。

Tanaka et al.⁴⁵⁾ は ΔW , P , R の関係を解

析するために、生長効率 ($GE = \Delta W / [\Delta W + R]$) なる概念を提案し、稲の熱帯品種 Peta について、生長効率は移植期より幼穂形成期までは約60%であり、その後、窒素肥料を多量に与えて群落の相互遮蔽程度を高めると生長効率は低下すると報告した。また、開花期の乾物重はほぼ類似であるが草丈の違う品種の生育後期における生長効率は Hung で32%、Century Patna 231 で47%、Chianung 242 で40%、台中(在来)1号で53%であり、これらの生長効率の違いは草丈および相互遮蔽程度の違いで説明できることを報告した。

トウモロコシの生長効率⁵¹⁾は生育初期より抽糸期までは、60~65%であり、続いて約30日間ゆるやかに低下し、その後、急速に低下する。大豆の生長効率⁵²⁾は栄養生長期間中、約60%に維持され、登熟期で30~40%に低下する。一方、熱帯稲において、呼吸は総光合成量 ($\Delta W \times 0.9 + \text{呼吸量}$) の約40%を占め、この値は品種・栽植密度および生育時期にかかわらず一定であるという報告もある⁶⁾。

生長効率と類似の概念で、群落条件下での

CO₂ の収支の測定値より求めた総光合成量(P_G)
に対する純光合成量 (P_N) の比である P_N/P_G
比は水稻では栄養生長旺盛期において, 55~
77%³⁹⁾, 69~71%⁴²⁾ であり, 冬小麦⁴⁰⁾ では葉
面積指数が最大値を示す4月下旬から5月上
旬の期間において, 約73%であり, 大麦⁴⁾ で
は生育初期において55~67%, 出穂期以降13
~56%であり, 大豆²⁸⁾ では子実肥大開始前
において53~59%, 子実肥大開始後において34
~46%であり, 馬鈴薯³⁷⁾ では塊茎肥大期に
おいて80~85%であり, 甜菜⁵⁾ では塊根肥大中
で76%であることが報告されている。その他,
トウモロコシの幼植物で67~78%^{*,10)}, 60~70%
^{*,1)}, 小麦で52% (栄養生長期)^{*,17)}, 53% (出
穂期)⁹⁾, 甘藷で70~80% (全期間)⁴⁹⁾, アルフ
アルファで30~32%^{*,17)}, シロクロローバで57~
62%^{*,22)}, サブタレーニアンクロローバで34~40
%^{*,17)}, 綿で50~58%^{*,3)}, ライグラスで55%^{*,34)},
50%²³⁾, 大麦で51%²³⁾, などの値が報告され
ている。

※ グロスキャビネットもしくはファイトト
ロンにて生育

しかし，生長効率や PN/P_G 比は，かなり長期に渡る生育期間中の光合成と呼吸の収支を示すものである。それゆえ，ある特定の時期に同化した同化産物が収穫期までに呼吸により消費されてどの程度植物体内に止り，最終的な乾物生産に貢献するかを調べるためには ^{14}C を用いて調査する必要がある。そこで， $^{14}CO_2$ 同化量に対する同化後時間が経過した後植物体内に残存する ^{14}C 量の割合（ ^{14}C 残存割合）が調査されている。Lian and Tanaka¹⁹⁾ は，群落条件下で，熱帯稲（品種 Peta）の移植後 40 日目，穂孕期，乳熟期に $^{14}CO_2$ を同化すると，収穫期の ^{14}C 残存割合はそれぞれ 65，50，40% であり，生育とともに ^{14}C 残存割合が低下し，この低下は生育後期には相互遮蔽により無駄な呼吸が増加するためであると述べている。Hum and Criswell¹⁴⁾ は大豆群落について，栄養生長期，子実肥大期に $^{14}CO_2$ を同化させると，収穫期の ^{14}C 残存割合はそれぞれ 30～40%，65% であったと報告している。その他， ^{14}C 残存割合は大麦^{12,13,35)}（出穂期同化）で約 40%，小麦²⁾（出穂期同化，各品種こみ）で 64～75%，ルー

ピン²⁹⁾の開花始め，子実肥大期同化でそれぞれ20～30%，約70%，トマト（果実肥大期）で68%⁷⁾（同化後18時間），約70%⁵⁶⁾（同化後15日目）であつたという報告がある。

葉位により¹⁴C残存割合は異なり，出穂期の小麦³⁰⁾では，止葉および第2葉に同化した場合，それぞれ76，44%であり，出穂期の大麦¹²⁾では止葉，第3葉，第5葉に同化した場合，21日目それぞれ35，55，20%程度であつたという。

植物は呼吸基質を消費してエネルギーを生成し，このエネルギーにより植物体を構成する各種の有機質成分を合成するが，どのような基質を用いて，どのような成分を合成するかにより，呼吸の効率は変化すると考えられる。Monsi²⁵⁾は，植物の初期生長期における貯蔵物質を消費して新しく形成される器官の量と，この器官の形成に当てられた貯蔵物質の消費量との比を転形率と呼んだ。転形率はイネの種子やジャガイモの塊茎のような炭水化物が貯蔵物質の主体である場合には0.5～0.6⁹⁾，ヒマワリやヒマのように脂肪に富む種子では

約0.8⁵⁵⁾である。田中ら⁴⁸⁾は幼植物が暗所で種子中の貯蔵物質を利用して盛んに生長している場合には、生長効率はほぼ一定の値を示し、稲では約60%、トウモロコシでは約70%、大豆で約70%であると報告している。なお、これらの効率は15~35°Cの温度範囲では、ほとんどその影響を受けないという^{9,50)}。

一方、貯蔵器官である子実、塊茎、塊根などが肥大するに当って、これらの貯蔵器官の生長効率を測定することにより、植物体の構成物質が合成される際の呼吸の効率が推定できるはずである。この意味での貯蔵器官の生長効率⁵²⁾は炭水化物を主体とするイネ・トウモロコシで約70%、蛋白質・脂肪を主体とする大豆で45%であった。また、トマトの果実で59~80%(25°C)⁵⁷⁾、綿の実で64~69%¹¹⁾、65%²⁶⁾、菜種の果実で61%¹⁵⁾であったという。

光合成初期産物であるグルコース単位量から合成される各種成分量を転換効率と命名すると、蛋白質、脂肪、炭水化物の転換効率は各種作物の収穫部位における成分含有率とその生長効率を測定することにより試算すること

が可能であり，それらの効率はいずれも0.38, 0.31, 0.84と試算されている⁵⁰⁾。一方，Penning de Vries et al³³⁾は単位グルコース量から生産される各種成分量をProduction Value (PV) と名付け，代謝経路に関する生化学的知見に基づいて，2～3の仮定を設け，この値を試算した。このPV値は蛋白質では窒素源が $\text{NH}_4\text{-N}$ のとき0.62, $\text{NO}_3\text{-N}$ のとき0.40, 脂肪では0.33, 炭水化物では0.83であった。この各成分のPV値を用いて，Sinclair et al³⁸⁾は1gの光合成産物から大麦，イネでは0.75g，菜豆類では0.64～0.67g, 大豆では0.50g，ナタネ，ゴマでは0.42～0.43gが生産されると述べている。

さて，植物の呼吸は(a)植物体を構成する有機化合物の合成のために必要な呼吸（生長呼吸）と(b)植物体の生理機能の維持のために必要な呼吸（維持呼吸）に分けて考えることが出来る。前記のごとく，生長呼吸と生長量の関係については可成の研究が行われて来たのであるが，維持呼吸についてはその測定が困難なために研究例が少かった。

これまでに報告された維持呼吸の測定法を

記すと下記のごとくである。

(1) 光条件を変えて光合成能を変化させ、光合成能（乾物増加能）と呼吸能を測定し、両者の関係を外挿して、光合成能がゼロのときの呼吸を維持呼吸とみなす方法²⁰⁾（両者の回帰直線の傾きを生長呼吸係数と呼ぶ）。あるいは、実際に乾物増加能がみかけ上ゼロとなったときの呼吸を維持呼吸とみなす方法⁵³⁾。

(2) 一定期間暗処理を行ない、植物体の生長が停止した時点の呼吸を維持呼吸とみなす方法^{21,53)}。

(3) $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、その直後からの $^{14}\text{CO}_2$ 放出を経時的に測定すると、同化後24時間以内は急速に放出速度が低下し、その後一定の放出速度を保つことから、24時間までの $^{14}\text{CO}_2$ 放出を生長呼吸、その後の $^{14}\text{CO}_2$ 放出を維持呼吸によるとみなす方法^{27,36)}。

(4) 蛋白質のターンオーバーと細胞内のイオン濃度を保つために必要なエネルギー量を生化学的知見に基づいて推定する方法³²⁾。

この他、発芽を開始していない種子や生長していない器官の呼吸、あるいは生長が終

わった器官を植物体から切除し，その器官の呼吸（あるいは乾物減少速度）を測定して維持呼吸を推定する方法³²⁾，さらに，植物体の構成成分を分析し，転換効率あるいは P_v 値より生長呼吸量を求め，それ以外の呼吸を維持呼吸とみなす方法なども考えられる。

さて，植物は光合成を行いつつ，呼吸しているのであるから，呼吸の基質としては(α)光合成によつて生産された初期光合成産物と，(b)初期光合成産物が一度安定した体構成物質すなわち貯蔵物質となつたものが考えられる。そこで，これらをそれぞれ“初期光合成産物呼吸”(Rp)と“貯蔵物質呼吸”(Rs)と呼ぶことにしよう。

この様に呼吸を2分しておいて，上記の測定法より求めた維持呼吸と対応させて考えてみると，(1),(2),(3)による維持呼吸の推定においては，いずれも“初期光合成産物呼吸”が“生長呼吸”に，“貯蔵物質呼吸”が“維持呼吸”に対応することを前提にしていると見ることが出来る。すなわち，一定期間暗処理するか，光合成量を変化させることにより貯蔵物質を

基質とする呼吸(R_s)を測定し、これを維持呼吸(R_m)とみなし、残り($R - R_m$)を生長呼吸(R_g)とみなしているわけである。したがって、(1)貯蔵物質を基質とする呼吸(R_s)と維持呼吸(R_m)が一致するかどうか、また、(2)これが実際に一致しないとすれば、貯蔵物質呼吸は環境条件によってどのように変化するかを知らることによって、生長と生長呼吸・維持呼吸の量的関係を明かに出来ると考える。

本研究は以上の点を解析し、乾物生産と呼吸の関係をさらに明確にするために行なったものである。

II. 実験材料および実験方法

実験材料

実験材料としては水稻(Oriza sativa)を使用した。供試品種は水田においては1975年にユーカーラ(晩生, 短稈), 1976年にユーカーラ, 坊主6号(中生, 長稈), 1977年にイシカリ(早生, 短稈), 栄光(中生, 中稈)であり, 水耕, 土耕においてはイシカリであった。北海道における優良品種決定年次は坊主6号, 栄光, ユーカーラ, イシカリの順であり, 現在イシカリがもっとも広く栽培されている。

栽培方法

水田における栽培: 4月25日前後に苗床に播種し, 約1ヵ月後にN, P₂O₅, K₂Oをそれぞれ基肥として100kg/ha (1975年のみ窒素を基肥80kg/ha・追肥50kg/ha)施与した本田に30cm×15cm, 1株2本植で移植し, 慣行に従って管理した。なお, 1976年, 1977年には窒素無施与区も設けた。

土耕栽培：N, P₂O₅, K₂O を 0.5, 1, 1g および 3, 1, 1g を 3kg の土壌と混合し，これを 1/5000a のワグネルポット（前者を 0.5N 区，後者を 3N 区と呼ぶ）に充填し，水稻 2 個体を移植し，ビニールフィルムを天井に張った網室で生育させ，灌水は水道水で行なった。

水耕栽培：直径 4.5cm のプリンカップの底に直径約 2cm の穴を開け，水稻の苗の根を通し，小石で苗を固定し，このカップを 56ℓバットの上蓋 (75cm × 45cm) に約 6cm の穴を開けて最高 36ヶを設置してガラス室で生育させた。培養液（第 1 表）は水道水を用いて調製し，pH を 5.0 に調

第 1 表 水耕培養液の組成

元素	濃度(ppm)	使用塩類
N	30	NH ₄ NO ₃
P	10	NaH ₂ PO ₄ ・2H ₂ O
K	30	KCl/K ₂ SO ₄
Ca	30	CaCl ₂ ・2H ₂ O
Mg	20	MgSO ₄ ・7H ₂ O
Fe	2	FeSO ₄ ・7H ₂ O
Mn	0.5	MnSO ₄ ・4H ₂ O
pH	5.0	

節し， 7 ～ 10 日に一回更新した。

温度処理・暗処理はグロスクャビネットで行なった。グロスクャビネット内での一般的生育条件として湿度を約70%，照度を天井付近および56 l のバット上でそれぞれ約6万，2万 Lux に保ち，照明は400 W 陽光ランプで行なった。

$^{14}\text{CO}_2$ の同化方法

水田の場合には，群落中より数株を無作為に選び，それぞれの株の周りに針金で枠を組み，その枠内に $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_2$ (5～25 μCi) を含む 0.1 N の苛性ソーダ溶液を2等分して入れた2個のビーカーを置き，枠に無色透明ビニールフィルム（厚さ0.06mm）の袋を被せ，底部を土で密閉後，ただちに注射器でビニールフィルムを通してそれぞれのビーカーに約2 ml の30%過塩素酸を注入して $^{14}\text{CO}_2$ を発生させ，約1時間 $^{14}\text{CO}_2$ を同化させた。

水耕，土耕の場合には，それぞれポットごと（水耕ではあらかじめ小型ポットに移す）にビニールフィルムの袋を被せ，底部をビニ-

ルテープで密閉後，水田の場合と同様にして行なった。

水稻よりの $^{14}\text{CO}_2$ 放出の連続測定を行なった株と温度処理を行なった株の場合には， CO_2 測定箱に植物体を数株入れ，暗条件下で $^{14}\text{CO}_2$ を発生させて CO_2 測定箱内に設置したファンで十分に攪拌し，その後，500 W 陽光ランプ10個で両側面より照射して $^{14}\text{CO}_2$ を30分間同化させた。

$^{14}\text{CO}_2$ 同化株の各試料採取時の株数は水田では4～6株（1975年には同化誤差測定のために8株），土耕・水耕では2～4株であった。

本実験条件下では株間の生育量の差や $^{14}\text{CO}_2$ 同化時の条件の差などにより， ^{14}C 同化量に実験誤差が生じることが予測される。1975年の各試料採取時には8株が反復として採取されたが，それぞれの採取時において各株の乾物重（g/株）と比放射能（dpm/mg）との間には統計的に有意な負の相関が認められた（第2表）。また，株当り乾物重と比放射能の積より求めた ^{14}C 量の変動係数は，各試料採取時とも乾物重や比放射能の変動係数より小さかった（第3表）。このことから，密閉された条件下で一定量の

$^{14}\text{CO}_2$ を同化させると，株当り乾物重の大小にあまり影響されず，ほぼ一定量の $^{14}\text{CO}_2$ が同化されると考えられる。

第2表 乾物重 (g/株) と比放射能 (dpm/mg) との相関係数 (1975 年)

^{14}C 同化時期	試料採取時期	
	同化直後	収穫期
幼穂形成期	-0.851**	-0.791*
乳熟期	-0.775*	-0.781*

* 5% レベルで有意。

** 1% レベルで有意。

第3表 乾物重 (g/株)，比放射能 (dpm/mg) および ^{14}C 量 (dpm $\times 10^3$ /株) の変動係数 (%) (1975 年)

^{14}C 同化時期	項 目	試料採取時期	
		同化直後	収穫期
幼穂形成期	乾物重	24.7	12.4
	比放射能	17.4	15.2
	^{14}C 量	9.8	9.0
乳熟期	乾物重	14.2	19.5
	比放射能	20.7	22.2
	^{14}C 量	9.8	14.0

^{14}C 同化試料の調製・分析法

採取株は，株ごとに，ただちに茎葉，穂，根の各部位に分け，80℃で通風乾燥し，秤量後粗粉碎（約20メッシュ全通）し，さらにその一

部を微粉碎(約100メッシュ全通)した。

^{14}C の分析は1975年には炭・水素自動定量装置(Coleman Model 33)を用い、微粉碎試料約10mgを燃焼して試料中の ^{14}C 化合物を $^{14}\text{CO}_2$ に酸化し、20mlバイアル中の10mlのハイアミン・トルエンシンチレーター(100mlのハイアミン・OH型X-10とDPO 4g, POPOP 200mgを含む900mlのトルエンとの混合液)に直接捕集し、これを液体シンチレーションカウンター(Aloka Model LSC-502)で測定して行なった。

1976年以降には微粉碎試料約10mgを20mlバイアルに分取し、これに水を0.5ml加えて加湿後、溶解剤(NCS)0.5mlを加えて、約35°Cの保温器中で6時間溶解後、過酸化水素水0.5mlで脱色し、完全に消泡したのち、乳懸濁リニオンシンチレーター(ニッサノニオンNS-210 300ml, DPO 4g, POPOP 200mg, Cab-O-Sil 15gにトルエンを加えて1ml溶とした混合液)を約15ml加えて一晚冷暗所に放置後、攪拌して、液体シンチレーションカウンターで測定した。なお、この方法は草間¹⁸⁾の総説を参考にして組立てたもので、予備試験によって、炭・水素自動定量装置による燃焼法と同一の結果

を与えることを確認した。

なお，すべての分析は約2反復とし，得られたcpm値をクエンチングの程度により補正し，dpm値で表示し，反復測定値の平均値を示した。

呼吸の測定法

呼吸の測定はYamaguchi⁵⁰⁾の方法に準じた。植物体を攪拌用のファンの付いた塩化ビニール製のCO₂測定箱（必要に応じて温度制抑装置を付けた）に地上部・地下部別に設置し，兩部位をプラスチック粘土で密閉した。植物体からのCO₂放出速度はCO₂測定箱に流入する前の空気の一部と，CO₂測定箱内で攪拌後流出する空気の一部を赤外ガス分析器に流して両空気のCO₂濃度差より求めた。なお，土耕した稲の呼吸はポットごとCO₂測定箱に入れて測定した。

呼吸能は炭水化物(CH₂O)量に換算して，mg CH₂O·g⁻¹·hr⁻¹もしくはmgCH₂O·g⁻¹·day⁻¹で示し，また，生育中に温度を制抑しなかった場合にはQ₁₀=2と仮定して，測定日前後14日間の平均気温に

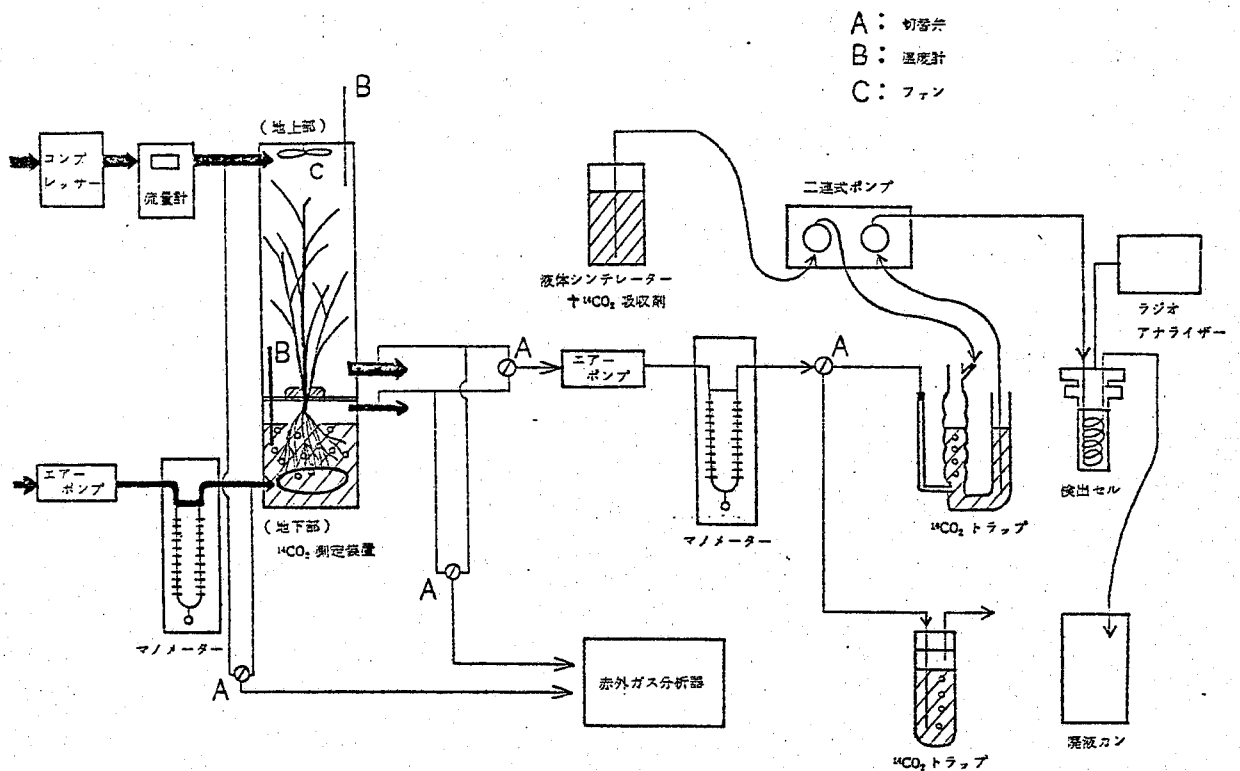
補正して示した。

光合成の測定法

光合成の測定法は呼吸の測定法と同じであった。光合成中には500Wの陽光ランプ10個で側面より照射した。陽光ランプとCO₂測定装置の間に水を張った水槽を置き、熱を吸収した。同化箱の側面における照度は約6万Luxであった。

¹⁴CO₂放出量の測定法

植物体からの¹⁴CO₂の放出量の測定は暗所で地上部と地下部ごとに外気をそれぞれのCO₂測定箱に通気し、CO₂測定箱内で攪拌された後放出される空気を一部採取し第1図に示す装置を用いて行なった。通気量は呼吸量が測定できる範囲とした。植物体からの¹⁴CO₂放出量の定量は¹⁴C測定セル(FS-302, Aloka)と¹⁴C測定器(ラジオアナライザー, Aloka製)を接続した装置(流動するシンチレーターを連続して測定できる)で行なった。



第1図 $^{14}\text{CO}_2$ 放出および呼吸の測定装置の配置図

シンクレーター (CO_2 吸収剤も含む) はモノエタノールアミン:エタノール:ネオン:トルエン (1:4:1:4) 混液 1 ℓ に POPOP 200mg, DPO 4g を加えたものを使用した。ハイアミン・トルエンシンクレーターと測定効率は一一致した。シンクレーターの流量は $2 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$, $^{14}\text{CO}_2$ 吸収部位の容量は 15~20ml, 測定ガスの流量は約 $1 \ell \cdot \text{min}^{-1}$ とした。なお, $^{14}\text{CO}_2$ 吸収部位のシンクレーターが 1 回更新するのに約 5 分間を要するので, $^{14}\text{CO}_2$ の放出速度が急速に変化している同化後 1 時間目までは別途に, $^{14}\text{CO}_2$ 吸収剤としてエタノール:モノエタノールアミ

ン (4:1) 混濁を 50 ml 入れた試験管で $^{14}\text{CO}_2$ を 5 ~ 10 分毎に捕集し、その液 1 ml をトルエシンシンチレーター - 15 ml を入れたバイアルに加えて液体シンチレーションカウンターで測定した。

$^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は同化 ^{14}C 量に対する一分間の ^{14}C 放出割合 ($\% \cdot \text{min}^{-1}$) で示した。 $^{14}\text{CO}_2$ の同化量は試料採取時まで植物体から放出された $^{14}\text{CO}_2$ 量の積算値に試料採取時において植物体内に残存した ^{14}C の量を加えて求めた。

糖および澱粉の分析法

糖は各生育時期の茎葉の微粉碎試料を、熱エタノールで抽出し除蛋白した溶液について、澱粉はその残渣を 52% 過塩素酸で抽出した溶液について、それぞれアンスロン法で分析し、両者の合計を炭水化物含有率として示した。

生長効率, ^{14}C 残存割合, ^{14}C 分配割合の計算

生長効率 (GE) は $GE = \Delta W / [\Delta W + R]$ より求めた。ただし、 $\Delta W = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1)$ で、 W_1, W_2 は時期 t_1, t_2 における全植物体の乾物重である。

^{14}C 残存割合は ^{14}C 同化量（同化直後の植物体内の ^{14}C 量）に対する，時間経過後の植物体内に残存した ^{14}C 量の割合である。 ^{14}C 分配割合は， ^{14}C 同化量に対する時間経過後の植物体の各器官に分布している ^{14}C 量の割合である。

Ⅲ．生育各時期に同化した ^{14}C の残存割合

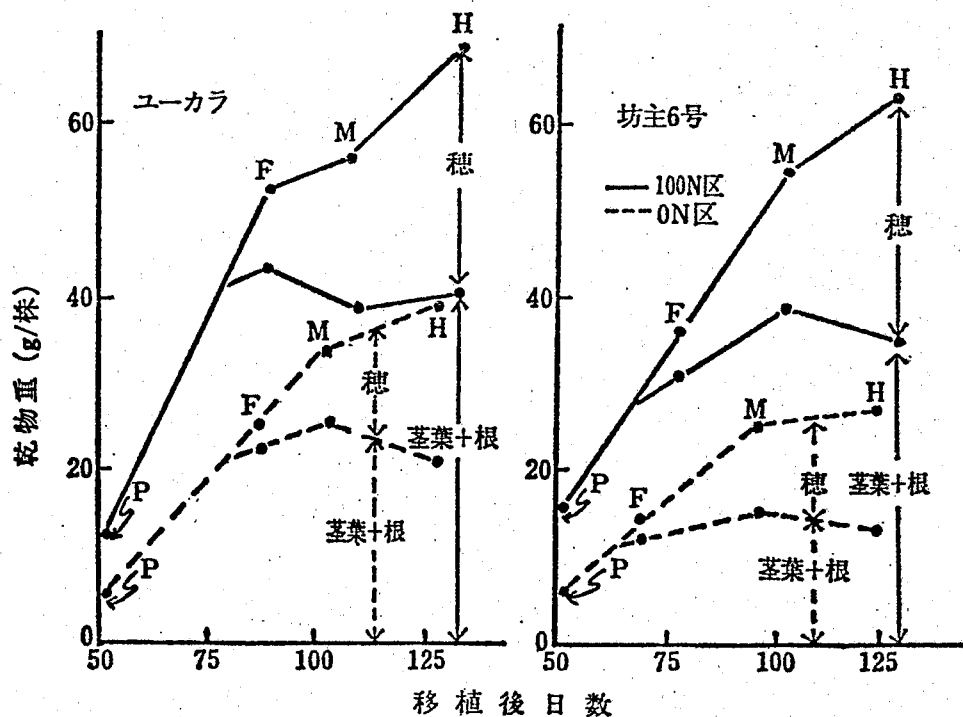
本章は、北海道の稲について水田条件下で ^{14}C 残存割合を求め、乾物生産と呼吸との量的関係を明らかにし、さらにこの結果をLian and Tanaka¹⁹⁾が報告した熱帯稲の ^{14}C 残存割合の結果およびこれまで報告されている生長効率の結果⁴⁵⁾と対比して論じたものである。

1975年(ユーカラ), 1976年(ユーカラ, 坊主6号)に水田で水稻を栽培し、幼穂形成期, 開花盛期, 乳熟期に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、同化終了直後と収穫期に ^{14}C 同化株を採取した。さらに1976年のユーカラ・100N区については同化後1日目および7日目にも試料株を採取した。そして、採取株を各部位に分け、乾物重, ^{14}C 量の測定を行なった。

50%開花日は1975年のユーカラで8月13日, 1976年のユーカラで8月17日(ON区)および8月20日(100N区), また坊主6号で7月31日(ON区)および8月9日(100N区)であり、収穫日は、1975年のユーカラで10月3日, 1976年のユーカラで10月2日(ON区)および10月7日(100N区),

また坊主6号で9月27日(ON区)および10月1日(100N区)であった。

1975年には7月中旬から8月初旬に曇天や雨天の日が多かった。また1976年には7月中旬から8月初旬にかけて低温寡照の日が多かったが、他の月は平年並で、収量は平年よりやや低く、ユーカーと坊主6号との間には収量の差はほとんどなかった。



第2図 生育に伴う乾物重の変遷 (1976年)
(P: 幼穂形成期, F: 開花盛期, M: 乳熟期, H: 収穫期)

1976年の茎葉重の生育に伴う増減をみると、

乳熟期まで生育に伴い増加し，その後減少した（第2図）。

収穫期における ^{14}C 残存割合，穂分布割合についての1975年，1976年のユーカラ窒素施与区の結果（第4表）を比較すると， ^{14}C 残存割合は幼穂形成期同化で約45%，乳熟期同化で約80%，穂分布割合はそれぞれ約5.5%，約70%で年次間差は小さかった。

第4表 収穫期の ^{14}C 残存割合と穂分布割合（%）

（品種ユーカラ，1975年および1976年）

年度	窒素施与量 (kg/ha)	^{14}C 同化時期	
		幼穂形成期	乳熟期
1975	80+50	46(5.6)	83(68)
1976	100	44(5.3)	86(78)

（ ）内は穂分布割合。

1976年のユーカラ，坊主6号の各区の収穫期の ^{14}C 残存割合，穂分布割合（第5表）を比較すると， ^{14}C 残存割合は幼穂形成期同化で38～45%，開花盛期同化で55～75%および乳熟期同化で71～86%であり，各品種，各処理区とも生育が進むにつれて高くなる傾向にあった。なお，ユーカラの幼穂形成期，開花盛期

同化の場合，ON区は100N区に比較して低い傾向にあった。また乳熟期同化の場合，坊主6号でユーカラより低い値を示した。穂分布割合は各品種，各処理区とも幼穂形成期同化で約5%と低く，乳熟期同化では66～80%と高かった。

第5表 ユーカラおよび坊主6号の収穫期の¹⁴C残存割合，穂分布割合(%) (1976年)

品 種	窒素施与量 (kg/ha)	¹⁴ C 同化時期		
		幼穂形成期	開花盛期	乳熟期
ユーカラ	0	38(3.8)	55(32)	85(80)
	100	44(5.3)	75(35)	86(78)
坊主6号	0	45(5.1)	60(25)	71(66)
	100	44(6.2)	57(22)	82(79)

() 内は穂分布割合。

第6表 ¹⁴C 残存割合の経時的变化
(品種ユーカラ，100N区，1976年)

¹⁴ C 同化時期	採 取 時 期		
	同化後1日目	同化後7日目	収穫期
幼穂形成期	68(—)	69(—)	44(5.3)
開花盛期	94(9.7)	89(16)	75(35)
乳熟期	99(52)	99(79)	86(78)

() 内は穂分布割合。

1976年のユーカラ100N区の経時的变化をみると，¹⁴C残存割合は同化後1日目でほぼ安定

し，その後しばらく一定の値を保ったのち，再び減少する傾向があった(第6表)。また，同化後1日目の ^{14}C 残存割合は幼穂形成期同化で低く，開花盛期，乳熟期同化で高い値を示した。

茎葉の炭水化物含有率は生育に伴い上昇し，乳熟期に最高となり，その後低下する傾向にあり，両品種ともON区で100N区よりも高い値を示したが，とくにユーカーラのON区で高い値であった(第7表)。

第7表 茎葉の炭水化物含有率(%) (1976年)

品 種	窒素施与量 (kg/ha)	同 化 時 期			
		幼 穂 形成期	開 花 盛 期	乳熟期	収穫期
ユーカーラ	0	16.1	30.3	35.2	20.1
	100	8.8	20.1	22.2	17.3
坊主6号	0	19.0	16.0	21.3	13.9
	100	15.3	13.1	16.3	9.5

考 察

作物の乾物生産と呼吸の量的関係を表わす生長効率は、水稲やトウモロコシ群落では栄養生長期には通常60～65%であり、生育後期に低下し、この低下は草型の悪い品種でとくに著しいと報告されている^{47,50)}。すなわち、生育後期には光合成能が低下するが、この低下に比べて呼吸能の低下は小さく、直接生長に関与する呼吸の割合が低下するために、生長効率が低下すると考えられる。また一般に、水稲の乾物生産能は群落条件下では光環境に支配され、生育後期には相互遮蔽のため光環境が悪化しやすく、とくに草型の悪い品種の場合光合成産物の呼吸による損失が大きくなり、乾物生産や子実生産は低下するといわれている。

北海道における水稲について実施した本実験の結果によると、水稲群落の収穫期の¹⁴C残存割合は幼穂形成期同化では約45%と低く、生産後期に高まり、乳熟期同化では約80%に達した(第4,5表)。なお、窒素施与の有無によ

っても¹⁴C残存割合に大きな差異が生ぜず，ユーカラの開花盛期までの¹⁴C同化ではむしろ無窒素で低い傾向が認められ，開花盛期以後の同化の場合，坊主6号でユーカラよりやや低い値を示した。

ユーカラ100N区の乳熟期同化の場合，同化後1日目および同化後7日目の¹⁴C残存割合は99%であり，収穫期の¹⁴C残存割合は86%で，14%が呼吸に消費されたに過ぎず，78%が穂中に貯蔵された(第6表)。すなわち，この時期の光合成産物は茎葉においては呼吸の基質としてほとんど消費されず，極めて効率よく穂に転流し，穂でその約15%が呼吸によって消費され，このエネルギーによって貯蔵澱粉が生産されたと考えられる⁵²⁾。一方，幼穂形成期同化の場合，同化後1～7日目で¹⁴C残存割合は68～69%で安定し，その後収穫期にかけて44%に低下したことから，この時期の光合成産物の約30%は，その時点における生長のための呼吸に消費され，このようにして生産された物質の一部は茎葉に貯蔵され，登熟期における茎葉の呼吸基質として消費されると推

定される。つまり茎葉における貯蔵炭水化物の少ない幼穂形成期においては，この時点の生長効率（60～65%）⁵⁰と同化後1～7日目の¹⁴C残存割合（68～69%）とは近い値であったが，その後茎葉で貯蔵炭水化物の量が増加し，乳熟期にはその貯蔵炭水化物が茎葉の呼吸基質として使用されるため，この時点における光合成産物は茎葉における呼吸の基質となる割合が低く，能率よく穂に向かうために¹⁴C残存割合が高い。しかし，乳熟期には相互遮蔽や植物体の枯れ上りが進むため，茎葉における貯蔵炭水化物の消費において呼吸は引き続き高く維持されるために，生長効率は低下するものと考えられる。

幼穂形成期および開花盛期の茎葉の炭水化物含有率(第7表)と幼穂形成期および開花盛期同化における収穫期の¹⁴C残存率との関係を見ると(第5表)，ユーカラでは，炭水化物含有率はON区で高く，100N区で低く，¹⁴C残存割合は逆にON区で低く，100N区で高い傾向にあり，坊主6号では，両窒素区間の炭水化物含有率の差は小さく，¹⁴C残存割合にも差がなかった。

この傾向は上記の推論を支持するものである。

Lian and Tanaka¹⁹⁾は熱帯の草型の悪い品種 Peta を用いて、本実験と同様の実験を行ない、収穫期における¹⁴C残存割合は栄養生長期同化の場合には約60%であるが、窒素多施与では生育後期同化の場合低下する傾向にあり、このことから、相互遮蔽により群落の光環境が悪化した場合、生育後期における光合成産物は呼吸基質として消費される割合が多くなり、子実生産が低下すると推論した。本実験の結果はこのLian and Tanakaの熱帯稻についての結果と著しく異なった。この相違は品種、気象、栽培条件の違いによる登熟期までに茎葉に貯蔵される炭水化物の量の相違に基因する可能性があり、この点に関しては後に再び論ずる。

いずれにしても北海道の水稲では登熟期間中においては、その時点の光合成産物は効率よく穂に向か、て穂の構成成分となり、茎葉の呼吸基質としてはそれ以前の同化産物が使用されている可能性が考えられる。

Ⅳ.“初期光合成産物呼吸”と“貯蔵物質呼吸”の解析

前章で水稻群落における呼吸と乾物生産との量的関係を知る目的で、各生育時期に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、一定期間後の ^{14}C 残存割合を求め、その結果を、既報の生長効率⁵⁰⁾の値と対比して、下記の推論をした。

(1)登熟期における光合成産物は茎葉における呼吸の基質としてはほとんど消費されず、効率よく穂へ転流し、穂でその約15%が呼吸により消費され、このエネルギーによって子実が生産される。

(2)登熟期の茎葉における呼吸は、主に開花期以前の貯蔵物質を基質としている。

上記の推論によると、呼吸基質は“初期光合成産物”と“貯蔵物質”より成ると考えられる。そこで本章では、初期光合成産物(同化後2日目^{*}までに呼吸により消費される光合

* 初期の実験において、同化後の日数が一定していないが、後の実験の結果に基づいて同化後2日目までの呼吸を初期光合成産物呼吸と定義する。

成産物),貯蔵物質(同化後2日目以降に呼吸により消費される光合成産物)を基質とする呼吸を,それぞれ“初期光合成産物呼吸”,“貯蔵物質呼吸”と呼び,両者の関係を解析するために,引き続き,生長効率, ^{14}C 残存割合,および各器官の ^{14}C 分配割合,さらに,これらの関係におよぼす窒素,光条件および生育時期の影響を調査した。

実験1. 遮光・窒素処理が ^{14}C 残存割合および生長効率におよぼす影響

1977年に土耕により水稻を生育させた。窒素処理は,硫酸を基肥として,0.5および3gN/ポットを施与(以下,それぞれを0.5N区,3N区と略記する)して行なった。これら両区を,さらに自然光区(網室内)と遮光区(遮光率63%の鼠色寒冷紗〔クレモナ寒冷紗374〕を網室内に地面より1m離して蚊帳状に張ったなか)に分けた。遮光区はさらに,7月4日から7月29日まで(出穂・開花期遮光区)または7月30日から8月22日まで(登熟期遮光区)に遮光を行う2処理に分けた。

このようにして生育させた各区の水稻に、出穂・開花期遮光区では7月21日(出穂始め)に、登熟期遮光区では8月12日(登熟始め)に、自然光区では7月21日と8月21日に、 $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、それぞれ同化の直後と8～10日後に試料を採取した。

呼吸の測定は、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化個体について試料採取日の前日に行い、乾物重の測定も $^{14}\text{CO}_2$ 同化個体について行った。

出穂・開花期における0.5 N・自然光区では生長効率および ^{14}C 残存割合がともに約70%であり、0.5 N・遮光区、3 N・自然光区では ^{14}C 残存割合は

第8表 生長効率および ^{14}C 残存割合 (実験1)

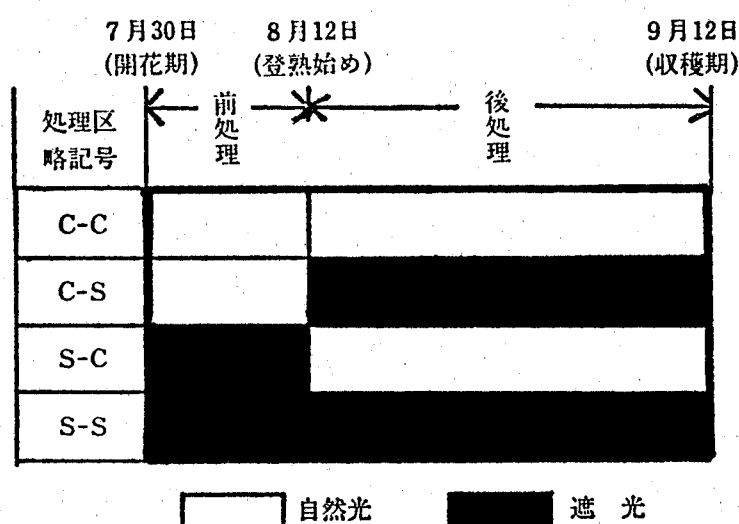
測定項目	処 理 時 期			
	出穂・開花期		登 熟 期	
	自然光	遮 光	自然光	遮 光
0.5 N 区				
生長効率	70	42	60	0以下*
^{14}C 残存割合	71	77	90	91
3 N 区				
生長効率	53	55	62	0以下*
^{14}C 残存割合	74	56	93	89

* 乾物増加量が負のため、負の生長効率を示した。

75%前後で、生長効率は42~53%と ^{14}C 残存割合より低く、3N・遮光区では両者とも55%程度であった(第8表)。登熟期における ^{14}C 残存割合は、すべての区で89%以上と高く、生長効率は、両窒素区とも自然光区では約60%であり、遮光区では負の値であった。

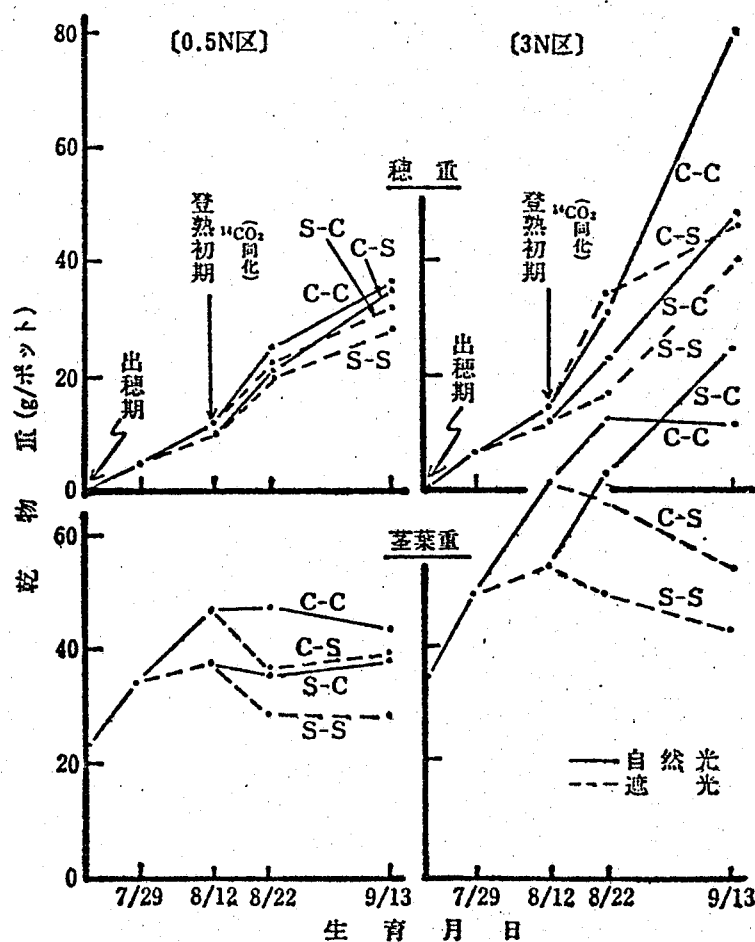
実験2. 遮光処理が ^{14}C 残存割合・ ^{14}C 分布割合 におよぼす影響

上記の両窒素区(0.5N区, 3N区)について登熟始め(8月12日)を境に、その前後の遮光処理に



第3図 実験2の設計

より4処理区を設けた(第3図)。なお、略記号として自然光処理をC、遮光処理をSとし、前期処理-後期処理の順で、たとえば8月12日まで自然光でその後遮光した区はC-S区と示した。 $^{14}\text{CO}_2$ の同化は登熟始め(8月12日)に、また、試料の採取は同化直後および収穫期(9月



第4図 乾物重の変遷(実験2)

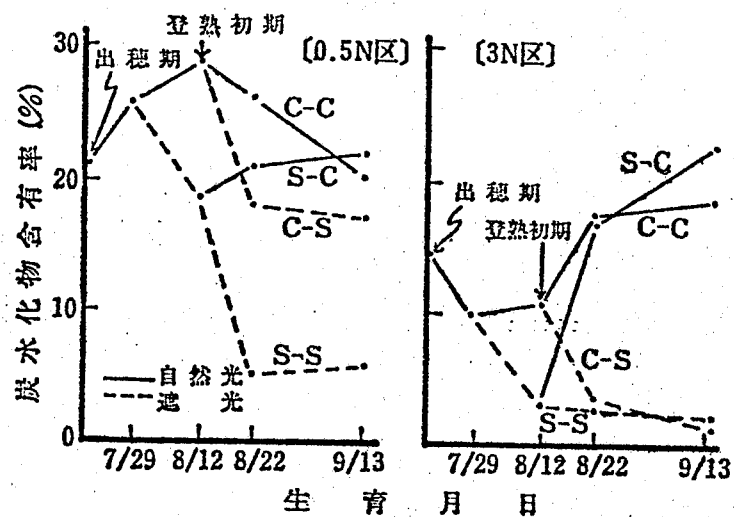
12日)に、2反復で行った。

収穫期の乾物重は各区とも3N区が0.5N区より大きかった(第4図)。茎葉重は、0.5N区では各区とも登熟初期まで増加し、その後の自然光区(C-C区, S-C区)ではほぼ一定に保たれ、遮光区(C-S区, S-S区)ではやや低下する傾向にあり、3N区では登熟初期以後の自然光区(C-C区, S-C区)では引き続き増加し、遮光区(C-S区, S-S区)では著しく低下した。収穫期の穂重は3N区が0.5N区より大きかったが、3N区では0.5N区に比べて遮光による低下度合が大きかった(第4図)。

茎葉の炭水化物含有率は3N区が0.5N区より低く推移し、両窒素区とも遮光するとただちに低下した(第5図)。なお、3N・自然光区では出穂期より開花盛期にかけて一時低下した。

¹⁴C穂分布割合は0.5N区では各処理区とも59～62%とほぼ一定であったが、3N区ではS-C区で24%と著しく低く、他の区で40～54%であった(第9表)。

¹⁴C茎葉分布割合は0.5N区では15～26%、3



第5図 茎葉における炭水化物含有率の変遷 (実験2)

第9表 登熟初期に同化した ^{14}C の収穫期における分布割合
および残存割合(%) (実験2)

分布区分	処理	C-C	C-S	S-C	S-S
0.5N区					
穂		59	59	62	62
茎葉		25	15	26	16
^{14}C 残存割合		87	76	90	78
3N区					
穂		40	51	24	54
茎葉		48	40	50	36
^{14}C 残存割合		91	95	77	92

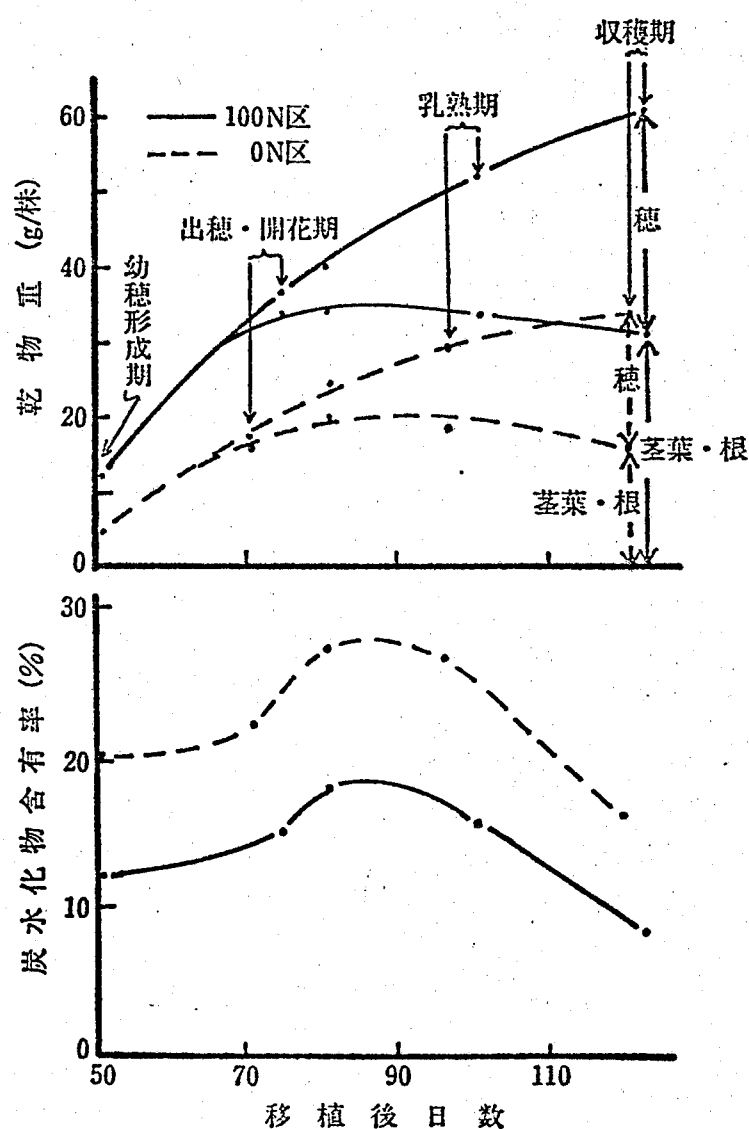
N区では36～50%であり，また，両窒素区とも $^{14}\text{CO}_2$ 同化後の遮光区（C-S区，S-S区）で自然光区（C-C区，S-C区）より約10%低かった。 ^{14}C 残存割合は0.5N区では $^{14}\text{CO}_2$ 同化後の自然光区（C-C区，S-C区）で87～90%，遮光区（C-S区，S-S区）で76～78%であり，3N区ではS-C区が77%と低くそれ以外の区では，91～95%と高かった。

実験3．標準栽培下における光合成産物の分配割合

1977年に水田で水稻品種栄光，イシカリを栽培し， $^{14}\text{CO}_2$ の同化は幼穂形成期，出穂期，乳熟期に，また試料の採取は $^{14}\text{CO}_2$ の同化直後および収穫期に行った。なお，実験結果は前章の1976年における坊主6号およびユーカーラについての結果と類似しており，品種間差は論じえないので，これら4品種についての生育時期ごとの平均値について論じた。

収穫期の乾物重は穂および茎葉・根とも100N区でON区の約2倍あり，また，茎葉・根重は両窒素区とも乳熟期に最高に達し，その後やや

減少した(第6図)。茎葉の炭水化物(糖+澱粉)含有率は各生育時期ともON区が100N区より高く、また、両窒素区とも登熟初期まで上昇し、その後、収穫期にかけて低下した(第6図)。



第6図 乾物重および茎葉における炭水化物含有率の変遷
(実験3, 4品種の平均)

第10表 収穫期における ^{14}C 分布割合および ^{14}C 残存割合
(%) (実験3, 4品種の平均値)

分布区分	同化時期			
	幼穂形成期	出穂・開花期	乳熟期	
0 N 区				
穂	6.0	28	70	
茎	葉	35	32	5.9
	根	6.7	1.9	0.6
¹⁴ C 残存割合	48	62	77	
100 N 区				
穂	7.4	28	82	
茎	葉	37	36	6.9
	根	4.8	1.7	0.4
¹⁴ C 残存割合	49	66	89	

^{14}C 分布割合は窒素処理の影響をあまり受けなかった(第10表)。しかし、乳熟期同化の場合、 ^{14}C 穂分布割合および ^{14}C 残存割合は100N区が0N区より約10%高かった。 ^{14}C 茎葉分布割合は出穂・開花期同化までは32~37%とほぼ一定であったが、その後急速に低下し、それに伴い、 ^{14}C 穂分布割合が高まった。 ^{14}C 根分布割合は、幼穂形成期同化で5~7%と高く、その後低下した。 ^{14}C 残存割合は生育時期が進むにつれ高まった。言い換えると、呼吸による損失割合は生育とともに低下した。

考 察

前章の結果から推論すると、呼吸としては (a) 初期光合成産物を基質とする呼吸 (初期光合成産物呼吸) と、(b) 一時的貯蔵物質を基質とする呼吸 (貯蔵物質呼吸) とが考えられた。この両者の関係を知るために、 $(a) = [100 - {}^{14}\text{C} \text{ 残存割合}^*]$ 、 $(b) = [100 - \text{生長効率}] - (a)$ と考えて、実験 1 の第 8 表を検討した。

出穂・開花期の 3N 区以外の区では“貯蔵物質呼吸”の割合は遮光により増大し、また、その傾向は出穂・開花期に比べて登熟期で顕著であった。つまり、“貯蔵物質呼吸”の割合は (1) source が制限された場合に大きく、(2) この傾向は sink (穂) が大きい程助長されるといえる。

出穂・開花期の 3N 区では、上記の区とは逆に“貯蔵物質呼吸”の割合は自然光区で高く、遮光区で低かった。さらに、自然光区で茎葉の炭水化物含有率は出穂期から乳熟期にかけ

※ 残存割合は同化後 10 日目の値であるので正確には初期光合成産物呼吸と貯蔵物質呼吸との関係を論じえないが、しかし、大まかな傾向は論じうると考えた。

て低下していることから、貯蔵物質が多量に消費されたと考えられる(第5図)。このことは、穂が急速に伸長・肥大する3N・自然光区においてはsourceが制限要因となっていることを示唆する。つまり、ビニール・フィルムを張った網室内で生育させたため日射量が不十分であったためsource能が制限されやすいこと、また、多量に窒素を供給したためsinkは十分確保されたこと、などから相対的にsource能が生長の制限要因となっていたと解釈される。

一方、3N・遮光区の ^{14}C 残存割合・生長効率の測定時には、両時期とも遮光により炭水化物含有率は5%前後と低くなり、一時的貯蔵物質量が不足していたと考えられる。したがって、出穂・開花期では“初期光合成産物呼吸”の割合が高まった。しかし、登熟期では“貯蔵物質呼吸”の割合が高く、炭水化物以外の体構成物質を分解して呼吸基質として利用した可能性が強い。つまり、呼吸基質が不足している状態で、(1) sink 能が弱い時には初期光合成産物が呼吸基質として使用される割合が高く、(2) sink 能が強い時には、体構成物質が分解さ

れて呼吸基質として使用されるため，その割合が高まると考えられる。

以上の考察をまとめると，相対的に **source** 能が制限されている状態では“貯蔵物質呼吸”の割合が大きい。しかし，貯蔵物質量が少ない状態では，**sink** 能に応じて，呼吸基質として初期光合成産物もしくは貯蔵物質が使用されると考えられる。

つぎに，光条件が乾物生産および光合成産物の呼吸，穂・茎葉への分配に及ぼす影響（第9表，第4,5図）について述べる。茎葉重は登熟初期($^{14}\text{CO}_2$ 同化時期)以後，3N・S-C 区以外では，ほとんど増加しないか，むしろ減少した。すなわち，3N・S-C 区においては，依然として茎葉の生育が旺盛であり，その他の区においては，穂の肥大のみが旺盛であった（第4図）。そのため， ^{14}C 残存割合は茎葉の生育が旺盛な3N・S-C 区で低かった。

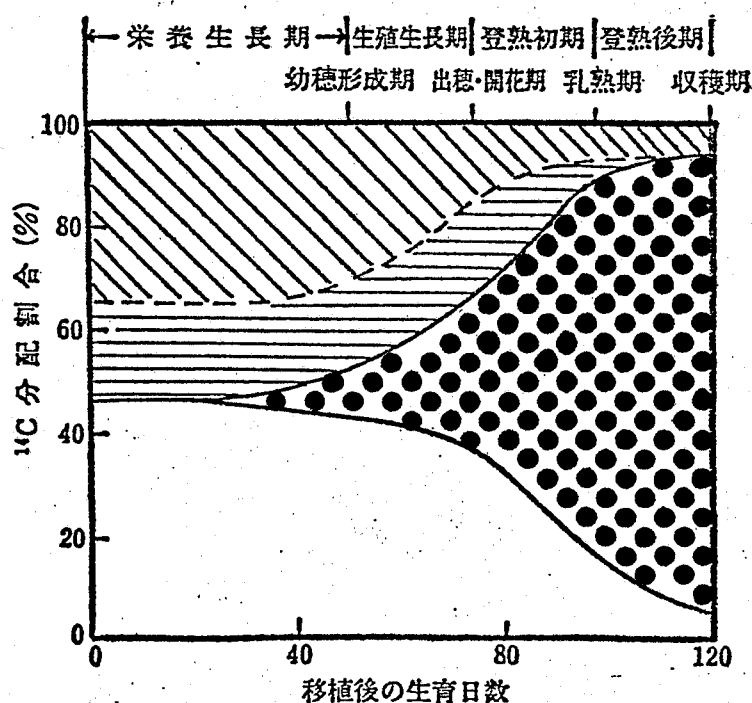
また，穂重は0.5 N 区で遮光処理の影響が小さく，一方，3 N 区では C-C 区に比べて他区で著しく低下しており，このことは0.5 N 区では **sink** が制限要因となっており，3 N 区では C-C

区以外の区で潜在的 sink 能は大きく, source 能が制限要因となっていたことを意味する。したがって ^{14}C 茎葉分配割合は ^{14}C 同化後の遮光 (C-S, S-S) により低下するが, この分, 0.5 N 区では ^{14}C 残存割合が低下し, 3N 区では ^{14}C 穂分配割合が高まった (第 9 表)。

3N 区の C-S 区, S-S 区では, 8 月 22 日以降, 茎葉の炭水化物含有率は 2 ~ 4 % と低いが, 茎葉重はその後も低下しており, さらに ^{14}C 残存割合も高いことから, 炭水化物以外の体構成物質を基質として茎葉の呼吸が行われたと推定される。これに対して, 0.5 N 区の C-S 区, S-S 区では遮光後ある期間をおいて後, 茎葉重および炭水化物含有率が一定になった。すなわち, これらの区では子実肥大に伴う茎葉の分解が少なかったと判断される。

つぎに, 第 7 図に水稲群落が生育の各時期に同化した光合成産物の分配割合を模式図として示した。この図は第 10 表の 100 N 区についての結果に加えて, 第 6 表のユーカラ・100 N 区の同化後 1 日目の ^{14}C 残存割合の値も参照して作成したものである。この図では, ある生育

期間における初期光合成産物のその後の行方を，(a)“初期光合成産物呼吸”の基質($R(p)$)，(b)“貯蔵物質呼吸”の基質($R(s)$)，(c)穂，(d)茎葉・根，への分布に区分している。ただし，幼穂形成期以前および乳熟期以後の分配割合は，それぞれの生育時期の前後の時期の値から推定して作図したものである。



第7図 生育各時期に同化した光合成産物の分配割合に関する模式図(実験3, 4品種の平均値)

- ▨ 同化後1日目までに呼吸される基質量
- ▬ 一時貯蔵され，収穫期までに呼吸される基質量
- 穂
- 茎葉・根

この模式図によると，光合成産物が一時的に貯蔵物質となり，その後消費される呼吸基質（R(s)）の割合は栄養生長期から生殖生長期にかけての光合成産物では18%であり，その後の生育とともにこの割合は低下する。

水稻の生長効率は栄養生長の旺盛な時期には60～65%である^{47,54)}。一方，第7図によると，栄養生長期の初期光合成産物を基質とする呼吸割合は34%であるから，この時期の呼吸基質の主体は初期光合成産物であると考えてよい。したがって，この時期に同化され，呼吸基質として一時的に貯蔵された物質は，その後の生育時期に呼吸により消費されると考えられる。また，第6表によると，呼吸基質として一時的に貯蔵された光合成産物は一定期間後に消費される傾向があった。これらのことから，ある時期に同化した呼吸基質としての貯蔵物質は次の時期に順送りに呼吸により消費されると考えられる。

Tanaka⁴³⁾は水稻の生育に伴う，各葉位葉における窒素の集積・流失曲線より，(1)下位葉から上位葉へと順次集積・流失が起こり，(2)幼

穂形成期および開花期に数枚の葉についてのこの曲線の頂点が重なり、それぞれの時期以後これらの葉から窒素が同時に流失してゆくことを報告している。葉からの窒素の流出が葉の構成物質の分解を示すとする、貯蔵物質を基質とする呼吸の活性化と窒素の流出とは密接な関係があり、幼穂形成期および開花期を境として、それ以降に、それぞれの時期以前における貯蔵物質が呼吸により放出されると推定される。

この考えに基づき、生育期間を4期に区分し、ある生育期間に茎葉に貯蔵された呼吸基質はつぎの生育期間に呼吸により消費されると仮定して、第6図(100 N区の乾物重)および第7図より、各生育期間における光合成産物の分配量(g [乾物]/株)を試算し、第11表に示した。つまり、ある生育期間における呼吸の総量(R)は、その期間の初期光合成産物呼吸量(R_p)とその前期に茎葉根に蓄積した貯蔵物質を基質とする呼吸量(R_s)の和であると考えた。つぎに、乾物増加量(ΔW)と全呼吸量(R)より生長効率($\Delta W/(\Delta W + R)$)を求めた。

第11表 光合成産物の分配量, 生長効率および呼吸・乾物増加速度 (実験3)

項 目	生 育 期 間				
	栄 養 生長期	生 殖 生長期	登 熟 初 期	登 熟 後 期	全期間
光合成産物の分配量 (g [乾物]/株)					
Rp	6.2	8.6	2.2	0.9	17.9
R(s)	3.3	6.5	3.2	0.1	13.1
穂の構成物質質量	0.7	5.7	12.8	10.8	30.0
茎葉根の構成物質質量	8.0	15.1	6.2	1.3	30.6
P	18.2	35.9	24.4	13.1	91.6
呼吸量・乾物増加量(g[乾物]/株) および生長効率 (%)					
R	6.2	11.9	8.7	4.1	30.9
ΔW	12	24	16	9	61
G.E.	0.66	0.67	0.65	0.69	0.66
呼吸・乾物増加速度 (mg [乾物]/g/日)					
rp	20.6	14.9	2.1	0.7	—
rs	0	5.7	6.1	2.3	—
r	20.6	20.6	8.2	3.0	—
RGR	40	42	15	6.3	—

Rp: 初期光合成産物を基質とする呼吸量

R(s): 貯蔵された呼吸基質量

Rs: 前の期間の R(s) を基質とする呼吸量

ΔW : 乾物増加量 (g/株, 第6図より)

rp, rs, r: それぞれ Rp, Rs, R の単位乾物当たりの呼吸速度

RGR: 単位乾物当たりの乾物増加速度

$$P = R_p + R(s) + \text{穂の構成物質質量} + \text{茎葉根の構成物質質量 (総光合成量)}$$

$$R = R_p + R_s \quad (\text{全呼吸量})$$

$$G.E. = \Delta W / [\Delta W + R] \quad (\text{生長効率})$$

この計算法による生長効率は全生育期間を通して、65～69%である。この値は、熱帯稻在来品種 Peta の生長効率は移植期より幼穂形成期までは約60%であり、その後低下するという報告⁴⁷⁾の値より高い。また、鈴木・村田³⁹⁾によると、水稻群落における総生産量(P_G)に対する純生産量(P_N)の比(P_G/P_N)は全生育期間を平均すると0.67であったという。いずれにしても、本報の結果によると、北海道の水稻群落においては、生長効率は全生育期間ほぼ一定に保たれると考えられる。

出穂・開花期の茎葉・根重に占める貯蔵呼吸基質量および穂への転流物質量の割合は、それぞれ20%(イ)^{*}、10%(ロ)^{*}である。この時期の貯蔵呼吸基質の大部分が炭水化物であったと仮定すると、この時期の茎葉の炭水化物含有率は15%(第6図)であることから、穂への転流物質の主体は炭水化物以外の物質であったと考えざるをえない。

※ (イ) 出穂・開花期の R_S (6.5)/出穂・開花期の茎葉・根重(33)

(ロ) [(出穂・開花期までの穂分配量(0.7+5.7)-出穂・開花期の穂重(3))/出穂・開花期の茎葉・根重(33)]

窒素は開花期以降，それ以前に茎葉に貯蔵されたものが多量に穂へ移行する^{16, 41)}。したがって，出穂・開花期までに茎葉に貯えられ，登熟期に穂へ転流した物質は，主として，窒素化合物であった可能性が大きい。また，登熟期以前の茎葉における構成物質が収穫期の穂中に占める割合は，11% (イ)^{*}であり，さらに貯蔵呼吸基質も間接的に穂の生産に貢献したと仮定すると，登熟期以前の茎葉の構成物質が子実生産に貢献する割合は33% (ニ)^{*}となる。したがって，登熟期以前の茎葉は穂の構成物質および呼吸基質の貯蔵器官としても重要な役割を果しているものと考えられる。

McCree²¹⁾は，生育初期の白クローバーおよびソルゴーについて，光条件を変えて光合成量と呼吸量を測定した結果，呼吸量は光合成量に比例する部分と，植物体の重量に比例する部分との和として示されるとし，前者を生長呼吸，後者を維持呼吸とよんだ。本実験の結

※ (イ) $\{ \text{出穂・開花期までの穂分配量} (0.7 + 5.7) - \text{出穂・開花期の穂重} (3) \} / \text{収穫期の穂重} (30)$

(ニ) $\{ (イ) + [\text{出穂・開花期の} R(s) (6.5)] \} / \text{収穫期の穂重} (30)$

果と McCree の結果とを比較すると、両者は呼吸基質には二つのプールが存在し、光条件の悪化により初期光合成産物を基質とする呼吸の光合成量に対する割合は変化しないという意味で一致する。また、初期光合成産物の大部分が伸長・肥大中の部位へ移行し、その部位で構成物質になり、一部が呼吸で放出されると仮定すると、初期光合成産物を基質とする呼吸および貯蔵物質を基質とする呼吸はそれぞれ McCree の生長呼吸および維持呼吸に相当すると考えられる。

この仮定に従って、貯蔵物質を基質とする呼吸量より単位乾物当り維持呼吸速度($\text{mg}[\text{乾物}]/\text{g}/\text{day}$)を算出(第11表)すると、生殖生長期から登熟後期の間で2.3～6.1であった。この値は Penning de Vries³²⁾ が各種作物の全植物体についてまとめた7～47($\text{mg}[\text{グルコース}]/\text{g}/\text{day}$)、および山口・田中⁵⁴⁾ が水耕した水稻について報告した14～21($\text{mg}[\text{グルコース}]/\text{g}/\text{day}$)の値より低い。

呼吸量(R)に占める貯蔵物質呼吸量(R_s)の割合は、生殖生長期で28%、登熟期で75～77%であることから、維持呼吸量の割合は水田条

件下では生育後に高まる傾向が認められた。

次に，初期光合成産物を基質とする呼吸を生長呼吸と仮定し，生長呼吸割合($k=R_g/P \doteq R_p/P$)を第11表より算出すると，栄養生長期で0.34，生殖生長期で0.24，および登熟期で0.07～0.09であった。生長呼吸割合(K)は茎葉の生育が旺盛な時期においては，ソルゴー²¹⁾で0.26，白クローバ²¹⁾で0.25，トラモロコシ³³⁾，菜豆²⁴⁾で0.24，ヒマワリ³³⁾，ライグラス³⁴⁾で0.21である。

また，Penning de Vries³¹⁾は単位グルコース量より生産される単位成分量を，各成分の主要代謝経路より算出し，その効率を P_v と呼び，澱粉が生産されるときに P_v は0.86であると報告している。本報の光合成産物量は乾物ベースで示してあるので，登熟期には澱粉の合成が主体であると考え，グルコースベース(乾物ベース/0.9)に換算して登熟期の $\Delta W/P_g$ (de Vriesの P_v に相当)を求めると0.81～0.83である。したがって，登熟期においては，初期光合成産物は大部分，澱粉の合成のために使用されたと考えられる。

以上のことから，水田条件下では，生殖生

長期以降において光合成産物は効率よく伸長・肥大部位へ移行し，そこで生長のために使用されたと判断される。しかし，栄養生長期の生長呼吸割合は0.34であることから，生育初期で光条件が良好な場合，生長と維持のための呼吸基質は，主に，初期光合成産物によりまかなわれている可能性がある。

以上の実験結果から総合的に判断すると，(1) sourceが制限された場合，一般に“貯蔵物質呼吸”の割合が高まり，また，(2)貯蔵炭水化物が茎葉中にほとんど存在しない条件下でsourceが制限されたとき(a)茎葉の生育が旺盛な場合には初期光合成産物呼吸の割合が高まり，(b)穂の生育が旺盛な場合には，初期光合成産物が茎葉の維持呼吸に使用されることは少なく，むしろ，茎葉の構成物質が分解され，その一部が茎葉の維持呼吸に使用されると推定される。

一方，水田条件下において，ON区では100N区に比べ，登熟期における光合成産物の呼吸による放出割合が多く，穂への分配割合が低い(第10表)。さらに，sinkが制限要因となっ

ている土耕の0.5 N 区では遮光により ^{14}C の茎葉からの呼吸による放出割合が高まった(第9表)。また、トウモロコシにおいて、雌穂の切除または受粉阻止により、対照区に比べ葉の呼吸能が高く、さらに同化後20日目の ^{14}C 残存率が低くなり⁴⁴⁾、菜豆において莢切除を行なうと栄養器官の呼吸量が著しく高まる⁴⁶⁾ことが報告されている。つまり、sink 能が弱くなった場合、光合成産物の呼吸による放出割合が多くなることが推定される。

すなわち、初期光合成産物および貯蔵物質を基質とする呼吸割合は、source 能と sink 能の相対的な強度関係により左右される側面があると考えられる。

Tanaka⁴³⁾は、水稻について、光合成を盛んに行なっている葉を活動中心葉と呼び、活動中心葉は生育に伴って、上位の葉へと向頂的に移動し、同化産物は、その生育時期に伸長しつつある部位に速やかに移動し、生長のためのエネルギー源となり、その器官の構成物質となると報告している。これらの報告と本実験の結果とを考え合せると、活動中心葉で生

産された光合成産物のうち，一部は茎葉の維持のために使用されるが，大部分は速やかに伸長・肥大部位へ移行し，その一部をエネルギー源として使用して構成物質を合成する。やがて，その葉の生理作用が衰えると，光合成産物は主にその葉の維持のために使用され，さらに老化が進むと，その葉の構成物質が分解され，一部（主として窒素化合物）は伸長・肥大部位へ転流し，一部は呼吸により消費されると考えられる。つまり，光条件が悪化した場合，生理作用が衰えつつある葉においては，構成物質の分解が促進され，その一部を呼吸基質として使用し，活動中心葉で生産した初期光合成産物をその葉の維持のための呼吸基質として多量に消費することはないものと考えられる。

しかし，光条件が極端に悪化し，茎葉が旺盛に生育している場合には，初期光合成産物の維持呼吸に使われる割合が増大することもあると考えられる。

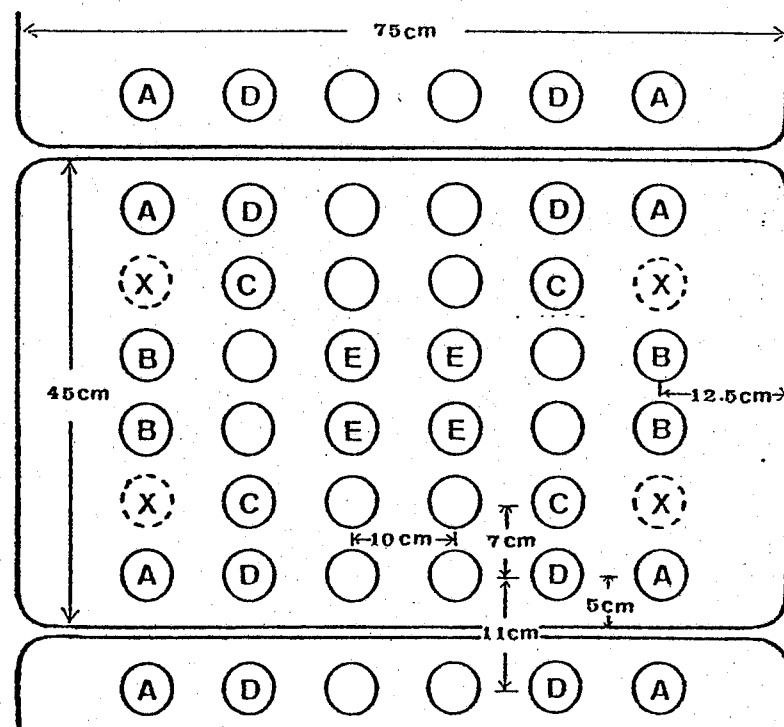
V. “初期光合成産物呼吸”, “貯蔵物質呼吸”, “生長呼吸”, “維持呼吸” の相互関係

前章までに呼吸は呼吸基質の種類に基づいて, “初期光合成産物呼吸”(R_p)と“貯蔵物質呼吸”(R_s)に分けられることを指摘した。一方, 呼吸はその機能に基づいて, 生長呼吸(R_g)と維持呼吸(R_m)に分けて考えられている。

そこで本章では, 呼吸能および同化¹⁴Cの呼吸・体内各部位への分配割合が群落内の相互遮蔽程度や暗処理によってどの様に変化するかを調査し, R_p ~ R_s, R_g ~ R_m間の量的関係を検討した結果について述べる。

1979年6月20日に56 Lバットに10 cm × 7 cmの栽植密度, 1株・2本立て移植した。7月21日に上記のごとく準備した数個のバットを第8図のように密着して並べ, X位の株を欠株としバット上の株の位置によってA, B, C, D, E株と命名した。株間の相互遮蔽程度はA株で最も弱く, E株で最も強いことになる。

幼穂伸長期(7月21日), 出穂期(8月5日),



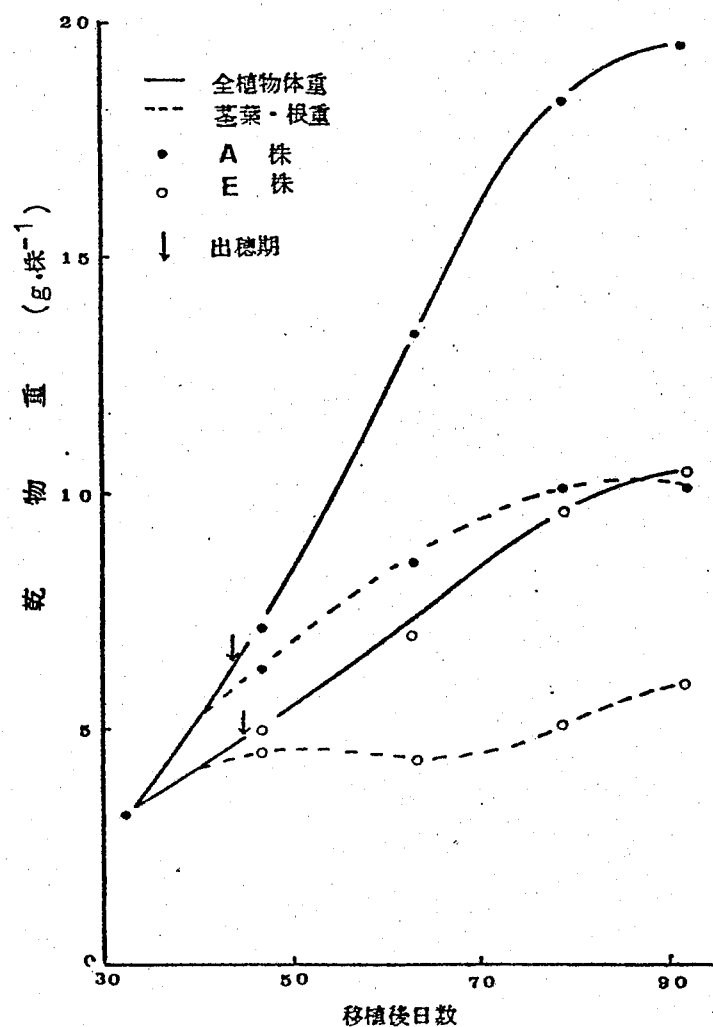
第8図 相互遮蔽効果を高めるための株の配置図

乳熟期（8月21日）、糊熟期（9月7日）に、A株とE株に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、同化直後、2日目、収穫期（9月20日）に試料をそれぞれ4反復で採取した。

さらに、各 $^{14}\text{CO}_2$ 同化日の2日後にA、E株を暗所（ $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ）に移し、暗処理開始時、2日目、8日目に地上部、根部別に呼吸量を測定した。また、暗処理開始時の乾物重、呼吸量の測定はB、C、D株についても行った。

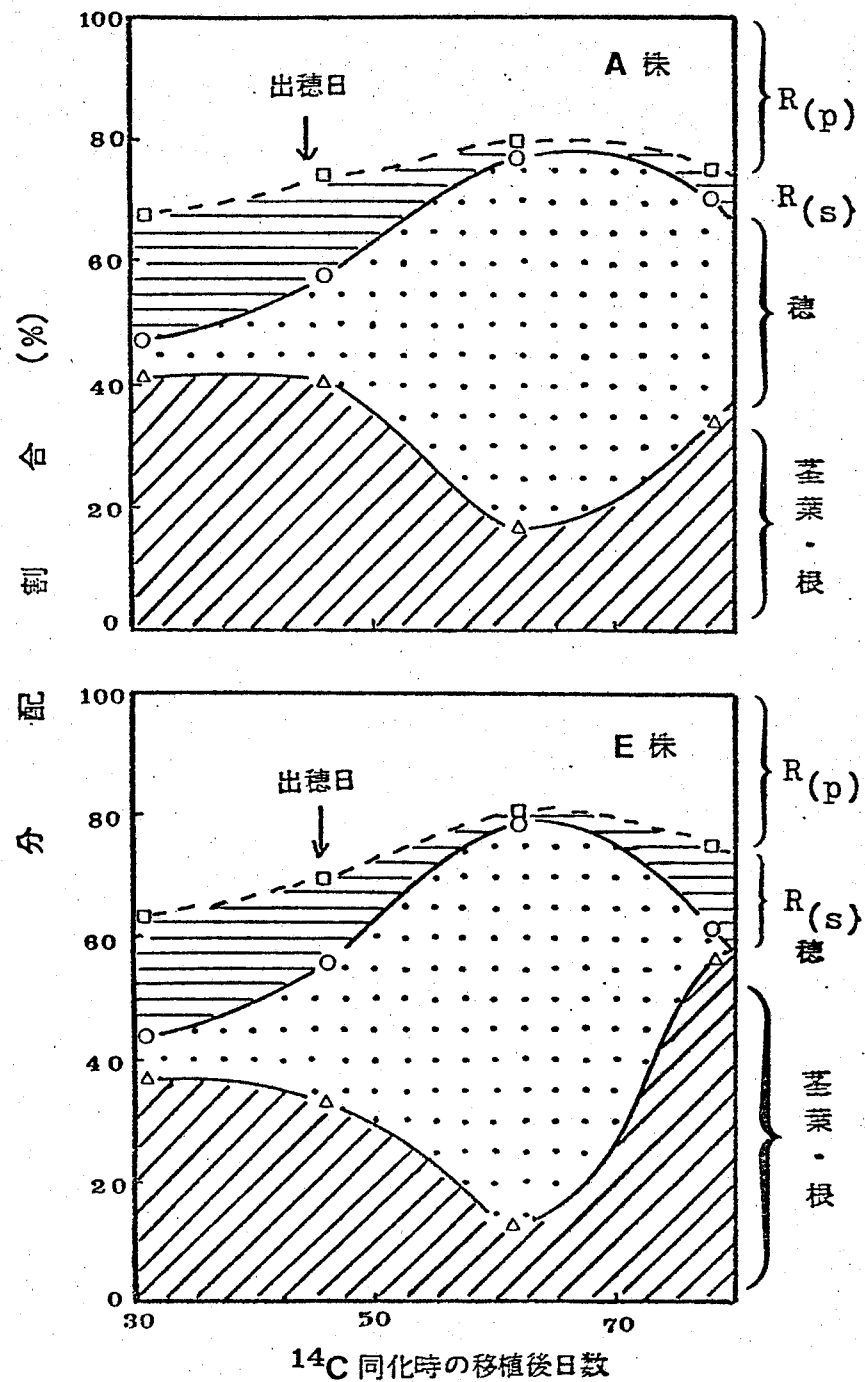
出穂始めはA、C、E株でそれぞれ8月3日（移

植後44日目), 8月3~4日, 8月4~5日であつた。9月20日(92日目)に全株を収穫したが, A, C, E株で穂数は株当り15, 10, 8, 全植物体重は19.5, 12.9, 10.4 g/株, 穂重は9.3, 5.6, 4.5 g/株, 葉面積は606, 466, 335 cm²/株で, 窒素が生育末期まで供給されたため, 各株とも下位葉の枯死はほとんど認められず, A, B株では遅れ穂が多少あつた。E株の葉面積を葉面積指数に換算すると約4.8であつた。



第9図 相互遮蔽程度の異なる株の生育にともなう乾物重の変遷

A, E株の乾物重の生育に伴う変遷を第9図に示した。これによると茎葉・根重は生育末期まで増加しつづけた点で圃場における通常の生育経過とはやや異っていた。



第10図 相互遮蔽程度の異なる株の生育各時期に同化した ^{14}C の収穫期における分配割合

生育の各時期に同化した $^{14}\text{C}\text{O}_2$ の分配割合を第10図に示した。なお、この図は同化直後の ^{14}C 量に対する割合で表示しており、 $R(p)$ は同化後2日間の呼吸による ^{14}C 減少量、 $R(s)$ は同化後2日目より収穫期までの呼吸による ^{14}C 減少量、穂、茎葉・根は収穫期の ^{14}C 分配量を示している。この図によると、乳熟期(移植後62日目)同化までは、A株とE株で類似で、生育に伴い、穂分配割合が増加し、これに対応して $R(p)$ 、 $R(s)$ および茎葉・根への分配割合が減少し、 $R(s)$ の減少が特に著しかった。その後E株でA株に比べて穂分配割合の低下が著しく、茎および $R(s)$ への分配割合が増大した。

呼吸能は生育とともに低下し、A株に比べ

第12表 相互遮蔽程度を異にする株の生育に
呼吸能($\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)*の変遷

移植後日数	32	47	63	79
A株	27.4	31.2	17.7	8.3
E株	27.4	23.7	13.3	7.8

* $Q_{10}=2$ と仮定して測定前後2週間の
平均気温における値に換算

て E 株で低かった (第 12 表)。

生育期間を幼穂伸長期 (移植後 32 ~ 47 日目), 出穂・開花期 (47 ~ 63 日目), 登熟期 (63 ~ 79 日目) に分け, 乾物重 (第 9 図), ^{14}C 分配割合 (第 10 図), 呼吸能 (第 12 表) の値より, それぞれの生育期間の乾物生産量 (ΔW), 呼吸量 (R), ^{14}C 分配割合を推定した。そして, これらの推定値を用いて, 各期間の総光合成量 (P) は $P = \Delta W + R$, 生長効率 (GE) は $GE = \Delta W / P$, さらに初期光合成産物呼吸量 (R_p) は $R_p = P \times [\text{同化後 2 日間の呼吸による } ^{14}\text{C} \text{ の放出割合}]$, 貯蔵物質呼吸量 (R_s) は $R_s = R - R_p$ として求めた (第 13 表)。なお, 念のために述べると, この場合の R_s はその期間の貯蔵物質を基質とする呼吸量であり, ここで述べている R_s はある時期に同化されたものが収穫期までの全生育期を通じて R_s の基質として消費された量である。

P は E 株で A 株に比べて小さく, また単葉光合成能 (P/LA) および GE は出穂・開花期までは A 株で E 株より大きく, その後, E 株でやや大きかった (第 13 表)。

R_p / P は生育とともに低下し, A 株と E 株

第13表 相互遮蔽程度を異にする株の光合成と呼吸の量的関係

項目	株の 位置	生 育 期 間		
		(幼穂伸長期)	(出穂・開花期)	(登熟期)
		32-47	47-63	63-79
総光合成量 ($\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$)	A	6.3	10.0	8.0
	E	3.8	3.5	4.0
単葉光合成能 ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$)*	A	16.1	19.4	13.7
	E	11.7	11.9	14.8
生長効率 (%)	A	60	63	62
	E	52	48	67
R_p / P	A	0.30	0.24	0.23
	E	0.31	0.25	0.23
R_s / R	A	0.19	0.35	0.49
	E	0.29	0.51	0.41
貯蔵物質呼吸能 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)	A	5.7(6.8)	7.8(8.8)	4.7(5.9)
	E	7.6(9.0)	9.5(10.7)	3.1(3.9)

()内は $Q_{10}=2$ として 25°C 下に換算した値

* 単葉光合成能 = 総光合成量 (P) / 葉面積 (LA)

で差は認められなかった。 R_s / R は A 株では生育とともに増大し, E 株では出穂・開花期に最高で, その後低下し, また, 出穂・開花期までは E 株で A 株より大きく, その後逆転した。貯蔵物質呼吸能 (r_s) は出穂・開花期にかけて上昇し, その後低下し, また出穂・開花期までは

第14表 相互遮蔽程度を異にする株の暗処理後
における全植物体の呼吸能 ($\text{mgCH}_2\text{O} \cdot$
 $\text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)* の変遷

暗処理日数	幼穂伸長期		出穂・開花期	
	A 株	E 株	A 株	E 株
0	34.9	29.1	25.4	20.0
2	15.8	16.1	13.7	15.5
8	12.8	10.4	8.9	7.8

* $Q_{10}=2$ として 25°C 下に換算した値

E 株で A 株より高く、その後むしろ A 株で高かった。

呼吸能は幼穂伸長期で出穂開花期より高く、A 株で E 株より高く、暗処理により急速に低下した(第14表)。

考 察

乾物生産量は総光合成量と呼吸量の差($\Delta W = P - R$)であり、総光合成量は単葉光合成能 (P / LA)と葉面積(LA)の積($P = P / LA \times LA$)であり、また総光合成量と乾物生産量との関係は生長効率 ($GE = \Delta W / P$)で示される。

ΔW が E 株で A 株に比べて小さいのは、出穂開花期までは P および GE が小さいためであり、

P が小さいのは葉面積 (LA) と単葉光合成能 (P/LA) が共に小さいためであり，登熟期においては，両株間に単葉光合成能および GE の差はなく，葉面積が小さいためである (第 13 表)。それ故，B 株で A 株に比べて乾物生産能が低いのは葉面積が小さいことが主因であり，それに加えて単葉光合成能と生長効率が低いことがあげられる。

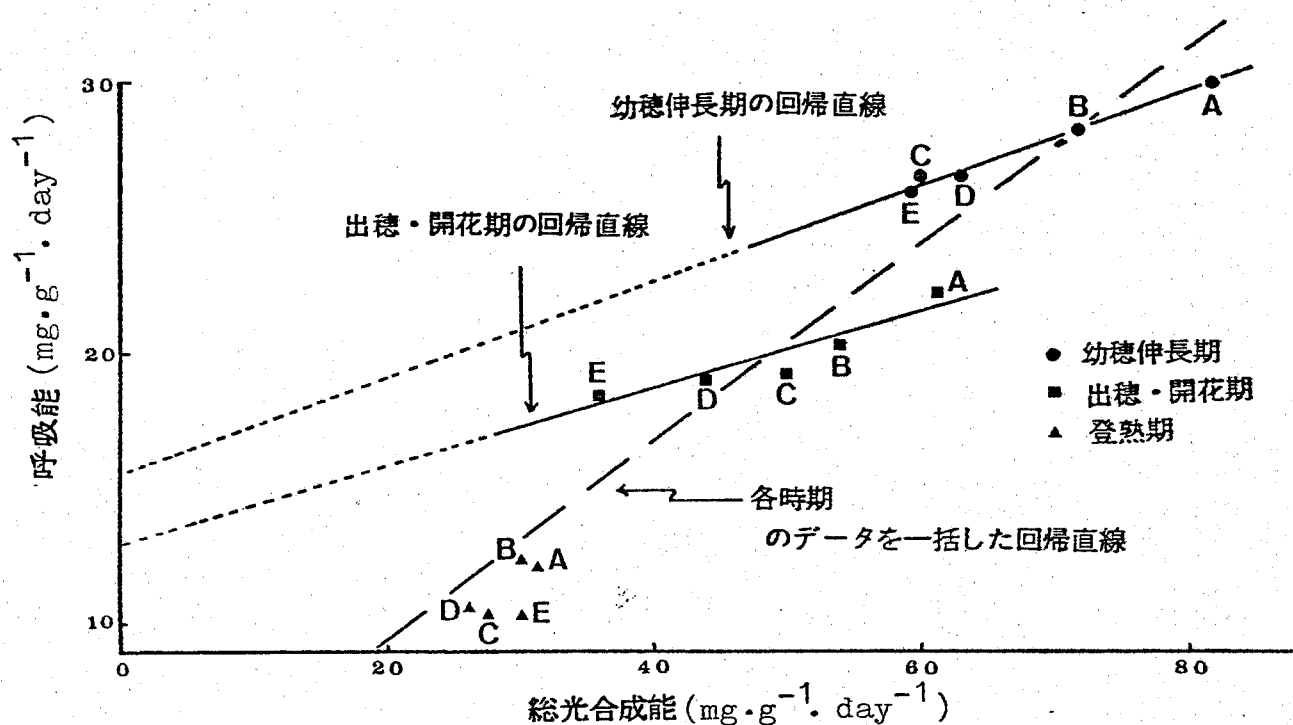
R_p/P の株間差は認められず，生育とともに低下した (第 13 表)。このことは，光合成と R_p の割合は生育時期によつては変化するが，生育条件によつてはあまり変化しないことを示すものである。 R_s/R は生育とともに上昇する傾向にあり，B 株で A 株より大きく，生育後期にこの関係は逆転した。また，暗処理 2 日目の呼吸能は $14 \sim 16 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ で生育時期，株間差は小さかった (第 14 表)。

以上のことから生育にともない光合成能が低下し， R_p も低下するが， R_s はそれほど変化せず， R_s/R が高まると解釈される。

McCree²⁰⁾ は色々な光条件で植物を育て，光合成と呼吸を測定し， R は P に比例する部分

と，植物体重(w)に比例する部分に分けられるとして，これらの関係を $R = kePG + rmw$ で示し， ke を生長呼吸係数， rm を維持呼吸能と呼んだ。また，Thornley⁴⁸⁾ はバクテリアについての実験結果を引用して，上記のMcCreeの式と類似の式が得られることを指摘した。

そこで，ここに得られた実験結果を用いて，生長呼吸と維持呼吸をMcCreeの回帰式より求めた。すなわち，各生育時期ごとに，各株の乾物生産量およびその期間の平均気温に換算した呼吸量を算出し，これらの値から総光合成能と呼吸能との関係図(第11図)を作り，得られ



第11図 相互遮蔽程度が異なる各株の総光合成能と呼吸能との関係

た回帰直線の傾きを生長呼吸係数， y 軸との切片を維持呼吸能として，それぞれの値を求めた(第15表)。なお，登熟期については相関が認められなかったののでこれらの値は推定出来なかった。

さらに，McCree²¹⁾ は暗処理48時間目以降呼吸能はほぼ一定となるため，この時点の呼吸を維持呼吸と考えることが出来ると提案した。また，山口・田中⁵³⁾ はトウモロコシについて(a)自然条件から暗所に移し，生長部の伸長が停止した8日目の呼吸量，または(b)サランネットなどにより遮光程度を次第に強めてゆき乾

第15表 生長呼吸係数(割合)および維持呼吸能($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)*の試算

推定法	株	生長呼吸係数(割合)		維持呼吸能	
		(幼穂伸長期)	(出穂・開花期)	(幼穂伸長期)	(出穂・開花期)
回帰直線法	A-E	0.18	0.14	19	14
暗処理法 (2日間暗処理)	A	0.23	0.19	16	14
	E	0.20	0.12	16	16
暗処理法 (8日間暗処理)	A	0.26	0.26	13	9
	E	0.29	0.32	10	8

* $Q_{10}=2$ として 25°C に換算した値

物増加量がゼロになったとき(自然光の6%の光強度)の呼吸量が、それぞれ暗処理直前または自然光状態での呼吸量の22~23%であったので、自然条件下における呼吸の20%強が維持呼吸であると考えた。

そこで、暗処理2日目および8日目の呼吸を維持呼吸(R_m)と仮定し、暗処理直前の呼吸と維持呼吸との差を生長呼吸(R_g)として、生長呼吸割合(k)を R_g/P より求めた(第15表)。

これらの結果によると、回帰直線より求めた $r_m(25^{\circ}\text{C}$ における)は、暗処理2日目の呼吸能とほぼ一致したが、8日目の値より大きかった。また、暗処理2日目の呼吸を維持呼吸と考えると、暗処理法によると生長呼吸係数は幼穂伸長期で0.20~0.23、出穂・開花期で0.12~0.19であり、回帰直線法で求めた値とほぼ等しい。

なお、各生育時期ごとの回帰直線と3生育時期を一括した回帰直線とは著しく異なっていた(第11図)。それゆえ、生育時期の異なる植物体の呼吸能と総光合成能(あるいは乾物増加能)との回帰直線より r_m と r_g を解析している例があるが、この方法の信頼性は低いと考えざる

を得ない。

つぎに，暗処理(2日目)法または回帰直線法より求めた維持呼吸(R_m)と ^{14}C 法より求めた貯蔵物質呼吸(R_s)との関係について述べる。暗処理開始2日目には初期光合成産物は消費し尽くされており，また回帰直線法で総光合成能がゼロの場合にも初期光合成産物は存在しないと考えるべきであろう。それ故，これらの状態における維持呼吸はすべて貯蔵物質によってまかなわれているはずである。しかし， ^{14}C 法より求めた貯蔵物質呼吸能(r_s , 25°C 換算)は幼穂伸長期と出穂開花期でそれぞれ7~9, 9~11 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ であり，回帰直線法および暗処理(2日目)法で求めた維持呼吸能(r_m , 25°C 換算)は両時期でそれぞれ16~19, 14~16 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ であり， r_s の方が小さい。すなわち，暗処理法や回帰直線法で求めた維持呼吸の基質としては ^{14}C 法で求めた R_s の基質に加えて何らかの基質が消費されていることを示している。この理由としては，例えば山口・田中⁵³⁾によると暗処理2日目では引き続き伸長部位では伸長が続いているのであって，前記の方法で推定

した維持呼吸には既存組織の維持のみでなく、初期光合成産物不足下における体内物質の再編成のための呼吸も加わっているとも考えられる。

いずれにしても、以上の結果によると、生長呼吸係数(割合)に対する生育条件の影響は小さいが、維持呼吸能や貯蔵物質呼吸能は条件によって変動するために、“初期光合成産物呼吸”、“貯蔵物質呼吸”、“生長呼吸”、“維持呼吸”の量的関係は複雑であり、この複雑な関係を解明するためには、生育条件を色々に変化させた場合の各呼吸の変化の仕方を詳細に調査しなければならない。

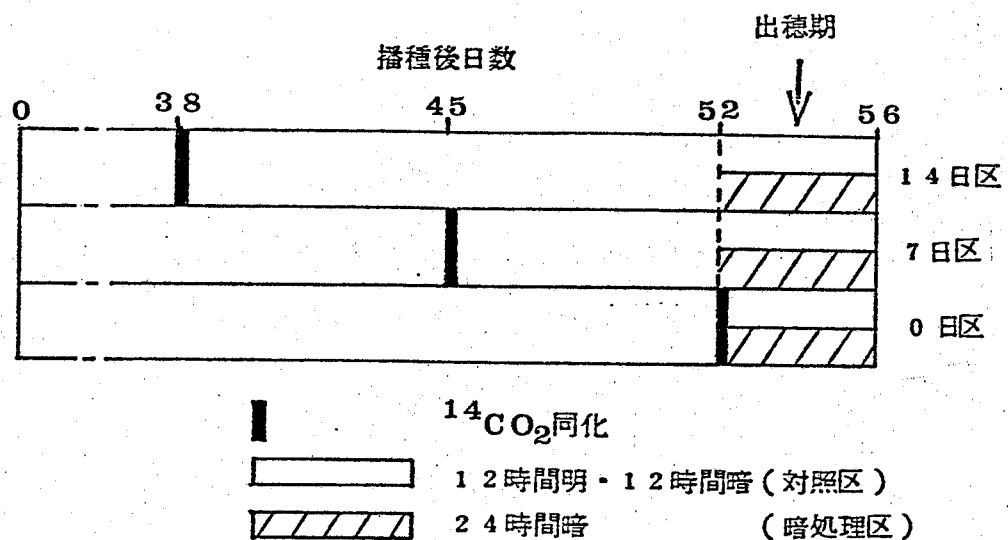
Ⅵ. “初期光合成産物呼吸”, “貯蔵物質呼吸”, “生長呼吸”, “維持呼吸”の相互関係におよぼす環境条件の影響

前章で, “初期光合成産物呼吸”と“生長呼吸”, “貯蔵物質呼吸”と“維持呼吸”はそれぞれ必ずしも完全には対応してはおらず, 光条件や体内における貯蔵物質の量により, その対応関係が変化することを指摘した。

そこで, 明・暗処理, 長期間の温度処理を行ない, $^{14}\text{CO}_2$ の放出経過, 呼吸能, 光合成能等を測定して, 上記のそれぞれの呼吸の相互関係について詳細に調査した。

実験1. $^{14}\text{CO}_2$ の放出経過およびそれにおよぼす光処理の影響

1980年7月21日に播種し, 8月3日に56ℓ容バットに1株2本立で24株を移植し, ガラス室で生育させた。その後, 第6葉期(8月24日)に上記バット2個を気温を 25°C に保ったグロスキャビネットに移し, 明期12時間・暗期12時間で生育させた個体に, 8月29日; 9月5



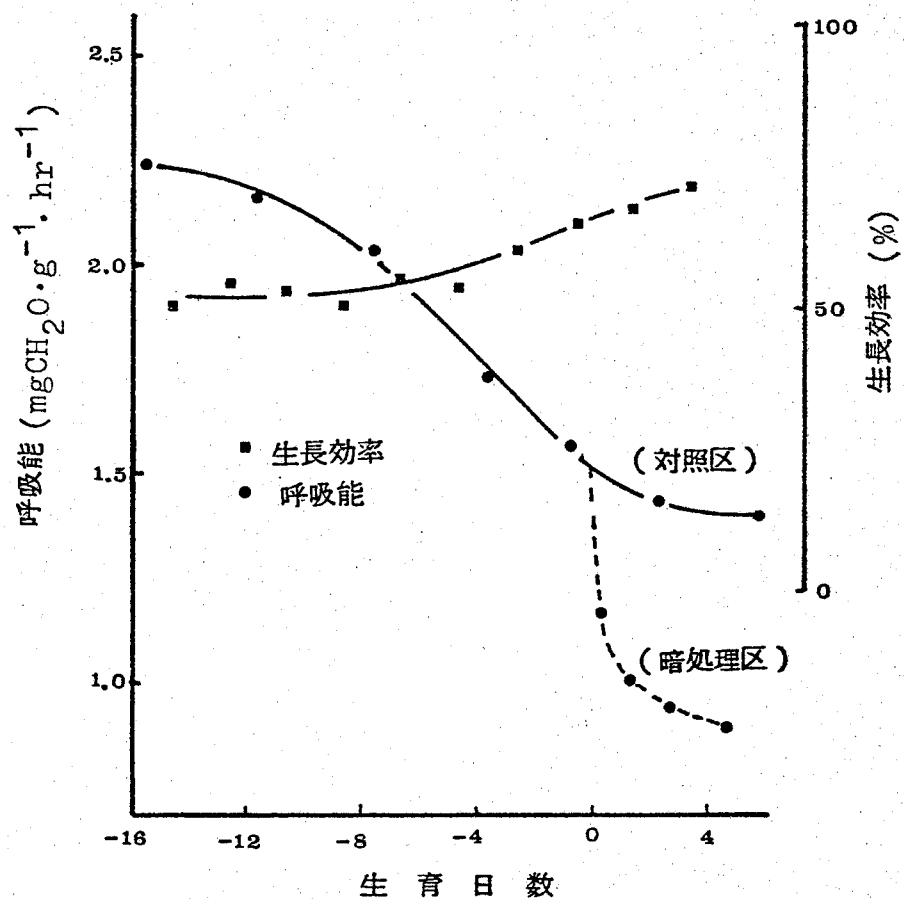
第12図 実験1の実験設計

日，9月12日に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ(それぞれ ^{14}C 同化日から9月12日までの日数によって14日区，7日区，0日区と呼ぶ)，さらにそれぞれの区を9月12日より2分し，それまで通りの12時間日長区(対照区)と暗所で生育させた区(暗処理区)を設け，全体で6処理区を作った(第12図)。

明期の最後の30分前に4株(対照区，暗処理区のそれぞれについて2株づつ)を地上部，地下部を別々に $^{14}\text{CO}_2$ 測定箱(第1図)に設置し，地上部部分を密閉後， $^{14}\text{CO}_2$ を30分間同化させ，同化終了後ただちに $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度の測定を開

始した。 $^{14}\text{CO}_2$ 同化株は9月16日に採取した。
乾物重、呼吸能の測定は $^{14}\text{CO}_2$ 同化株以外につ
いても8月26日より約4日毎に行なった。

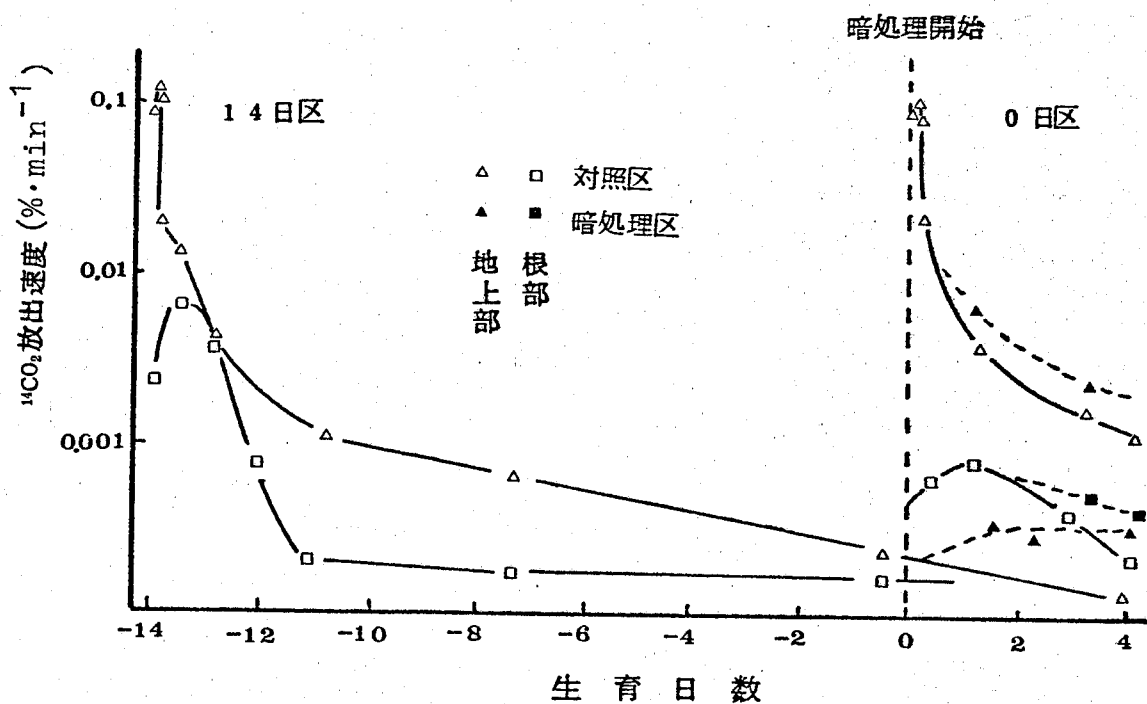
呼吸能は生育とともに低下した(第13図)。ま
た、暗処理により1日間で著しく低下し、そ
の後4日目まで徐々に低下し、4日目で0.89



第13図 全植物体の呼吸能と生長効率の変遷
(実験1, 生育日数は暗処理開始日
(9月12日)を基準に表示)

$\text{mg CH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ に達した。対照区についての生長効率は生育初期で約50%で、生育とともに上昇し約70%に達した(第13図)。

全植物体からの $^{14}\text{CO}_2$ の放出速度は原則として ^{14}C 同化後時間とともに低下し、その低下速度は $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度を対数表示して判断すると、(1)同化直後の短期間(数分間)の上昇期、(2)その後、約1時間の急速な低下期、(3)同化後約1時間目より2日目までの可成速かな低下期、



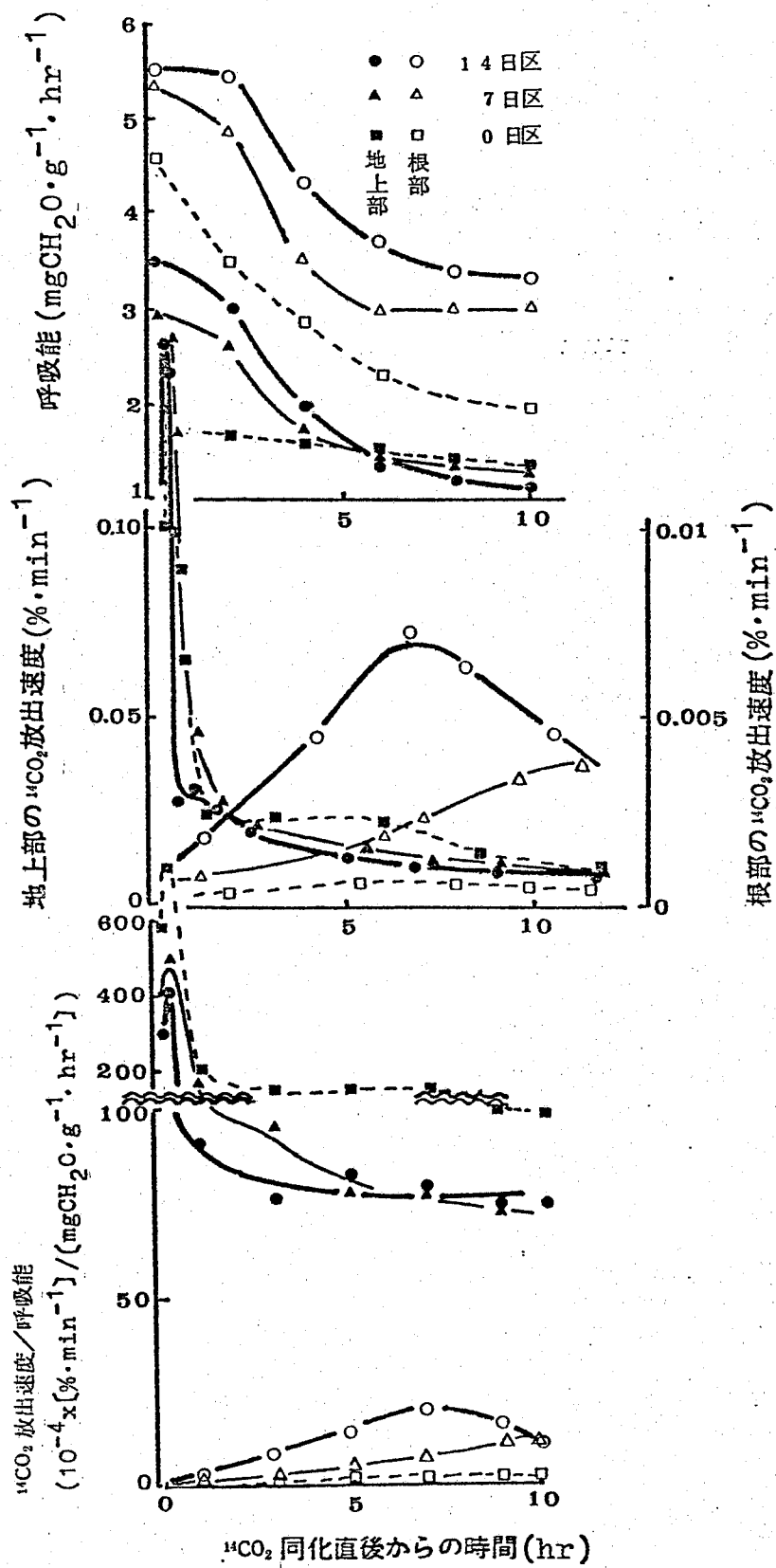
第14図 14日区および0日区の $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度の経時的変化
(実験1, 生育日数は暗処理開始日を基準に表示)

(4)それ以後のゆるやかな低下期の4期に分けることが出来る(第14図)。根部からの ^{14}C 放出速度は同化後約10時間目に最大となりその後徐々に低下した。

対照区に対して暗処理区の $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は暗処理開始後明らかに高まった。

各区の対照区の個体を暗所に移してからの呼吸能の変遷を第15図(上)に示した。暗処理開始時の呼吸能は生育にともない、地上部、根とも共に低下し、いずれの時期でも根で地上部よりは高かった。そして、呼吸は生育の各時期とも明期の直後に高く、暗期6時間目頃まで急速に低下したが、この低下は地上部では生育後期になるにつれてやや緩慢になった。暗期10時間目の呼吸能は8月29日、9月5日、9月12日でそれぞれ地上部では1.1, 1.3, 1.4 $\text{mg CH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ であり、根では3.4, 3.2, 2.6 $\text{mg CH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ であった。

次に、上記の呼吸能の変遷に対応する $^{14}\text{CO}_2$ の放出経過について述べる(第15図, (中))。 $^{14}\text{CO}_2$ 同化時期間での $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は地上部ではほとんど差が認められず、各区とも前述の経過



第15図 各生育時期における $^{14}\text{CO}_2$ 同化後の呼吸能、 $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度およびそれらの比についての変遷 (実験1)

をたどって、同化後 1 時間に急低下し、その後次第に低下した。根では同化直後の放出速度は $^{14}\text{CO}_2$ 同化時期が生育の後期になるほど低下し、その速度が最高値に達するまでの時間も長くなかった。

呼吸能と $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度との相対的關係を知るために両者の比($^{14}\text{CO}_2$ 放出速度/呼吸能, $^{14}\text{CO}_2/r$ 比と以下に呼ぶ)を第 15 図(下)に示した。この直は、生育の後期になるほど、地上部で高まり、地下部で低下する傾向にあった。また、各時期のこの値は地上部では $^{14}\text{CO}_2$ 同化後約 1 時間で急速に低下し、その後極めて緩かに低下し、根では $^{14}\text{CO}_2$ 同化後逆に徐々に高まる傾向があった。

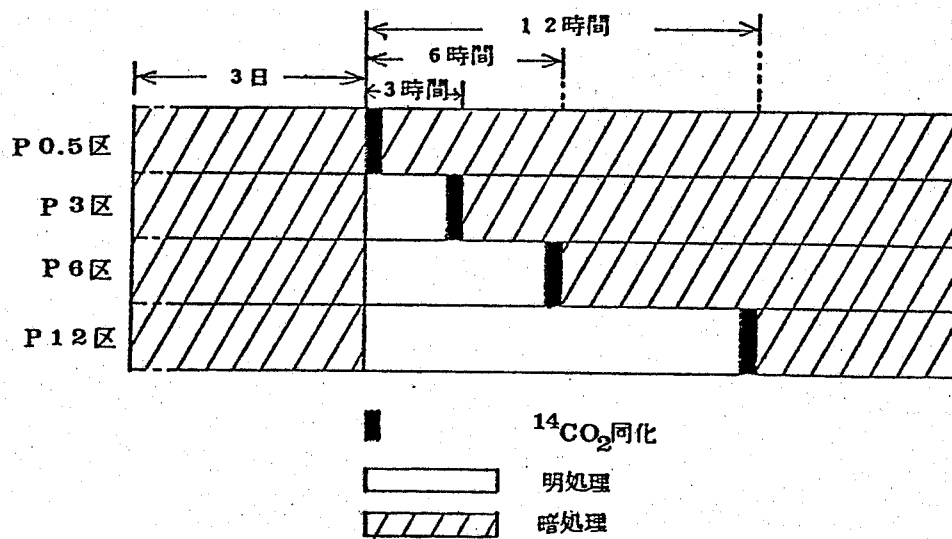
第 16 表 ^{14}C 残存割合(%, 実験 1)

同化日	対照区		暗処理区
	同化後 48 時間目	試料 採取時	試料 採取時
暗処理 14 日前	63.7	51.3	48.3
暗処理 7 日前	62.0	51.6	51.1
暗処理開始日	68.0	64.0	60.5

^{14}C 残存割合は対照区では同化後48時間目で62～68%，実験終了時で51(14日区)～64(0日区)％であり，実験終了時には対照区より暗処理区で小さな値を示したが，その差は小さかった(第16表)。

実験2. 暗処理後の光合成期間の長さが $^{14}\text{CO}_2$ 放出におよぼす影響

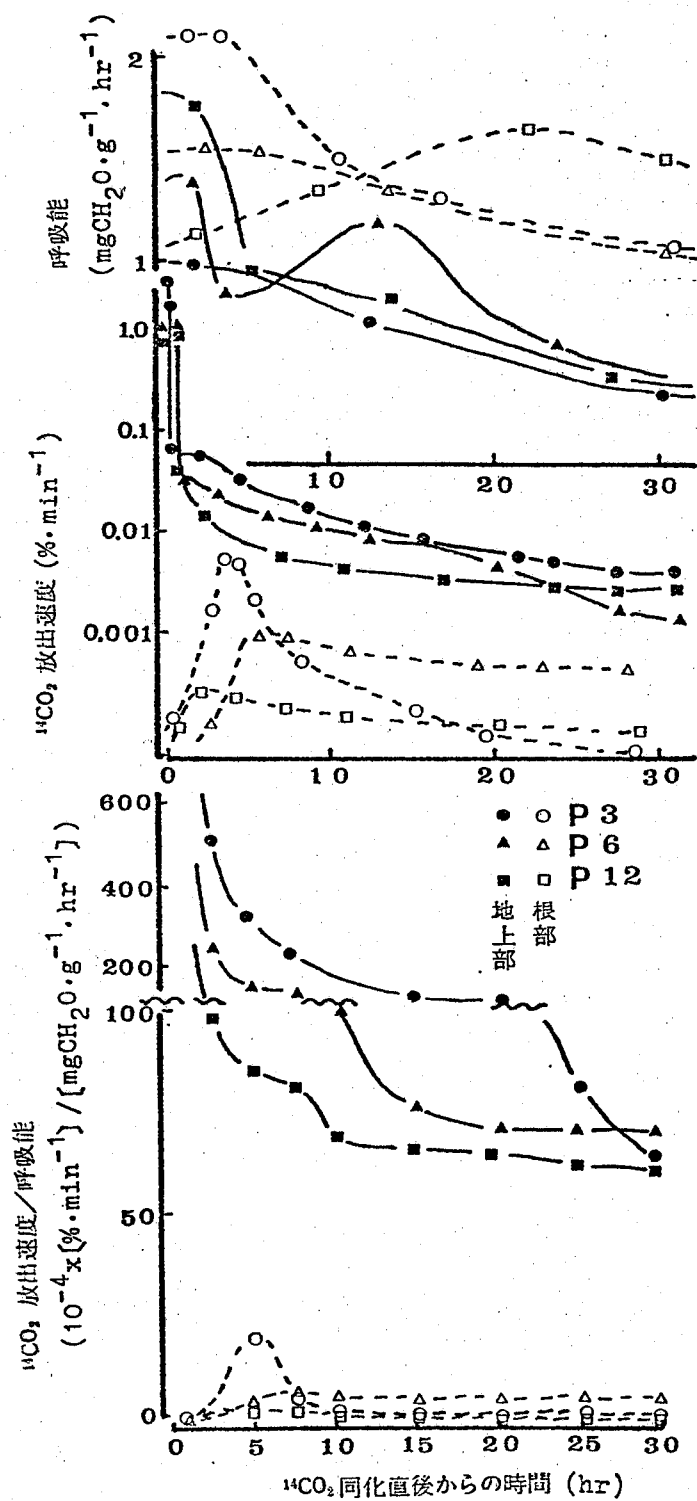
1980年4月26日に播種し，実験1と同様に生育させ，穂孕期(6月30日)に余分の分けつを切除して1個体当り茎数を3本にそろえ，7月4日より7月7日まで(約72時間)グロースキャビネットで25℃で暗処理した。その後植物体を地上部と根部別に $^{14}\text{CO}_2$ 測定箱に設置し，明所で通気しつつ，0.5，3，6，12時間(以下，p0.5，p3，p6，p12区と省略する)光合成を行なわせ，この期間の光合成能を測定し，光合成期間の最後の30分間には地上部の CO_2 測定箱を密閉系として $^{14}\text{CO}_2$ を同化させた。その後，ふたたび暗処理し，実験1と同様の方法で植物体からの $^{14}\text{CO}_2$ の放出，呼吸能を地上部，根部別に約48時間測定した(第16図)。



第16図 実験2の実験設計

地上部の呼吸能は明処理の時間が長くなるにつれて高まり，暗処理後に低下し，各区とも約30時間で一定値に達し，その値は約 $0.59\text{mg CH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ であり，明処理直前の値とほぼ同じであった(第17図上)。根の呼吸能は暗処理開始後しばらくの間高まり，光合成時間が長くなるにつれて，最高値に達するのに時間を要した。

地上部からの $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は $p3 > p6 > p12$ の順で大きく，同化後約1時間目まで急速に低下



第 17 図 明処理後の呼吸能、 $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度、およびそれらの比についての変遷 (実験 2)

し、その後対数表示でほぼ一定速度で低下した。なお、実験1のごとく同化後の短期間において一時的に放出速度が高まる傾向を示さなかったのは、 ^{14}C 同化後の $^{14}\text{CO}_2$ 放出の測定が実験1より10～15分遅れたためである。根部からの $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は初期において $p3 > p6 > p12$ の順で大きく、同化後3～5時間は上昇し、その後地上部と平行して低下した。

$^{14}\text{CO}_2/r$ 比は地上部では $p3 > p6 > p12$ の順で大きく、根部では処理間差は認められず、地上部に比べて著しく小さかった。

以上の結果に基づいて光合成と呼吸の収支より生長呼吸割合を算出した(第17表)。生長呼吸割合の算出に当たって明処理直前の貯蔵物質呼吸量は、その後も一定であると仮定し、明処理によって増加した呼吸を生長呼吸とみなし、生長呼吸量の変遷を模式的に第18図に示した。なお、この図では破線は明期を、実線は暗期を示す。また、明期の純光合成量は $p3, p6, p12$ では33, 105, 232mg CH_2O /個体であった。

生長呼吸割合は処理間でほとんど差がなく

第17表 暗処理後の明処理期間の長さが光合成と呼吸の量的関係におよぼす影響(実験2)

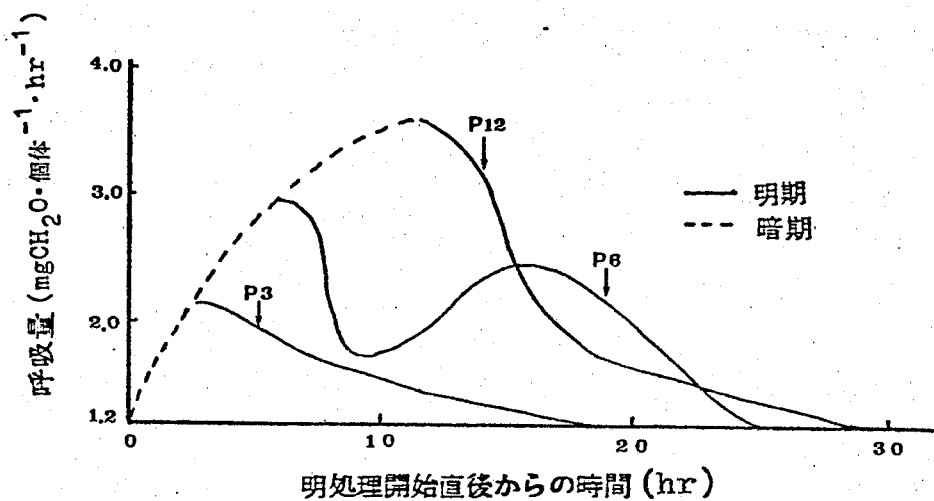
項目	処 理 区		
	P3	P6	P12
試算の対称となった時間(hr)	20	25	30
明期の純光合成量*	33	105	232
明期の総呼吸量*	5.4	13.8	32.4
総光合成量*	38.4	119	264
明処理により増加した呼吸量*	6.1	26	52
^{14}C 残存割合 (%)	44(56)	47(53)	64(36)
生長呼吸割合 (%)	16	21	20

() 内は ^{14}C 呼吸割合 (= $100 - ^{14}\text{C}$ 残存割合)

* 単位は $\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{個体}^{-1}$

総光合成量 = 明期の純光合成量 + 明期の総呼吸量

生長呼吸割合 = 明処理により増加した呼吸量 / 総光合成量



第18図 生長呼吸量の変遷に関する模式図(実験2)

第18表 暗処理後の明処理期間の長さが同化後2日目の¹⁴C分配割合におよぼす影響（実験2）

部 位	処 理 区			
	P0.5	P3	P6	P12
穂	1.2	1.9	2.2	6.2
展開葉	33.9	15.4	17.7	20.4
未展開葉	7.4	5.9	7.0	11.2
茎	24.5	15.9	15.1	22.3
根	1.2	0.9	1.4	2.6
残存割合	68.2	40.0	43.4	62.6

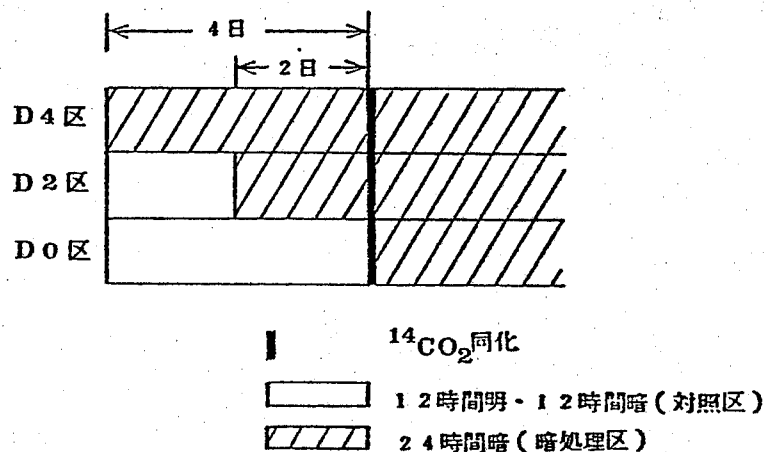
16～21%であった(第17表)。¹⁴C残存割合は $p3 < p6 < p12$ の順で大きかった。

同化後2日目の¹⁴C分配割合は0.5p区で他区に比べ展開葉、茎で高く、穂で低く、0.5p区以外では各部位での分配割合が $p3 < p6 < p12$ 区の順で高まった(第18表)。

実験3. 暗処理期間の長さが¹⁴CO₂の放出速度におよぼす影響

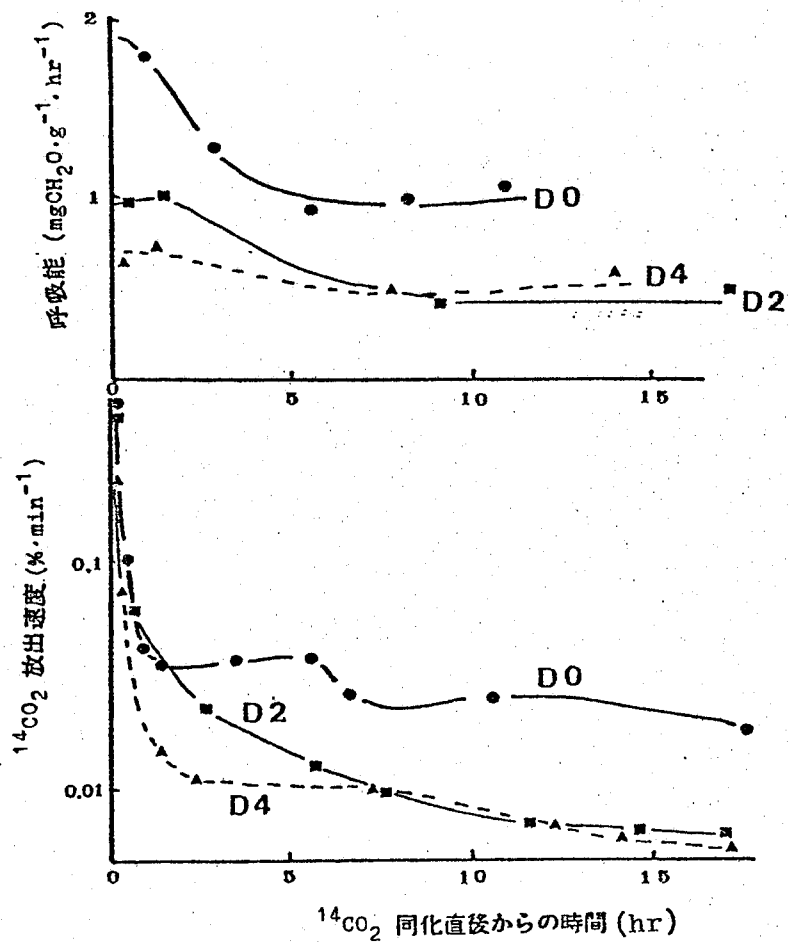
実験2と同様に生育させた個体について、7月6日または7月8日より暗処理を開始した区を作り、これに暗処理をしなかった区を

加えて暗処理期間を 4 日, 2 日, 0 日(それぞれ, D4 区, D2 区, D0 区と以下に省略する)とし, 7 月 10 日に $^{14}\text{CO}_2$ を 30 分間同化させ, 同化後再び暗処理を行ない, 地上部のみについて呼吸能および $^{14}\text{CO}_2$ の放出経過を約 15 時間測定した(第 19 図)。



第 19 図 実験 3 の実験設計

呼吸能は D2 区, D4 区に比べて D0 区で大きく, 各区とも時間の経過につれて低下し, D2, D4 区では 7-8 時間後にほぼ等しくなった(第 20 図)。 ^{14}C 放出速度は $\text{D0} > \text{D2} > \text{D4}$ 区の順で大きく, D2, D4 区では 7-8 時間後にほぼ等しくなった。



第20図 暗処理期間の長さが呼吸能および
 $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度におよぼす影響(実験3)

第19表 暗処理期間の長さが同化後1日目の ^{14}C
分配割合におよぼす影響(実験3)

部 位	処 理 区		
	D0	D2	D4
穂	9.0	1.2	0.4
展開葉	21.7	47.3	56.1
未展開葉	5.7	14.4	16.5
茎	24.8	16.6	12.4
根	1.7	0.6	0.6
残存割合	62.9	80.1	86.0

^{14}C 残存割合はD0, D2, D4区でそれぞれ63, 80, 86%であり, 暗処理期間が長いほど ^{14}C 残存割合が大きかった(第19表)。 ^{14}C 總分配割合はD0>D2>D4区の順であり, ^{14}C 展開葉および ^{14}C 未展開葉分配割合はD0<D2<D4の順であった。

実験4. 長期間の温度処理が初期光合成産物呼吸, 貯蔵物質呼吸, 生長呼吸, 維持呼吸におよぼす影響

4月26日に播種し, 実験1と同様に生育させた後, 7月10日(幼穂形成期)よりグロースキヤビネットで昼夜の温度を 20°C と 30°C の2区に設定し(それぞれ 20°C 区, 30°C 区と省略する), 日長は10時間(夜間14時間)で生育させた。そして, それぞれの区について7月18日, 7月25日, 8月1日〔出穂・開花期: 20°C 区で8月1日, 30°C 区で7月25日〕に $^{14}\text{CO}_2$ を同化($20\mu\text{Ci}$)させ, $^{14}\text{CO}_2$ 同化個体を同化後2日目に4株ずつ採取した。呼吸の測定は $^{14}\text{CO}_2$ 同化後2日目に採取する個体について, 採取の前日に地上部と根部を別々に行なった。なお, 測定期間中の気

温・水溫はそれぞれの処理区の温度に制御した。

また、5月13日に播種した水稻についても、同様に生育させた後、8月14日にグロースキャビネットに移し、 35°C (35°C 区と省略する)、日長10時間で生育させ、8月16日(幼穂伸長期) 8月22日(出穂・開花期)、8月28日(乳熟初期)に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、上記と同様の測定を行なった。

生長効率および ^{14}C 残存割合は、 20°C 区では生育とともに高まり、 30°C 区では出穂・開花期でもっとも高い値を示し、 35°C 区では生育とともに低下した(第20表)。また、これらの値は 20°C 区に比べて 30°C 区で低く、さらに、両区とも生長効率が ^{14}C 残存割合より低い値を示した。

総光合成量は 20°C 区で生育とともに増大し、 30°C 、 35°C 区では出穂・開花期でもっとも高い値を示した(第21表)。貯蔵物質呼吸能は〔総光合成能 $\times$ (^{14}C 残存割合 $-$ 生長効率)]より求めた。この呼吸能は 20°C で生育とともに増大し、 30°C で出穂・開花期において著しく低下し、 35°C で生育とともに低下した(第21表)。

第20表 温度処理に伴う生長効率と ^{14}C 残存割合
の変化(実験4)

処理温度 ($^{\circ}\text{C}$)	生 育 時 期			
	幼穂伸長期	穂孕期	出穂・開花期	乳熟期
生 長 効 率 (%)				
20	57	60	63	-
30	51	-	60	37
35	46	-	44	30
同化後2日目の ^{14}C 残存割合 (%)				
20	67	67	74	-
30	59	-	60	55
35	73	-	64	55

第21表 温度処理が光合成量(P), 貯蔵物質呼吸能(rs),
維持呼吸能(rm)におよぼす影響(実験4)

処理温度 ($^{\circ}\text{C}$)	生 育 時 期			
	幼穂 伸長期	穂孕期	出穂・ 開花期	乳熟期
P ($\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{個体}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)				
20	139	260	436	-
30	210	-	341	286
35	369	-	634	417
rs ($\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)				
20	6.5	7.5	10.0	-
30	8.0	-	0.0	11.0
35	28.1	-	21.9	14.9
rm ($\text{mgCH}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)*				
20	12.2	14.3	10.9	-
30	24.1	-	16.6	24.0
35	25.7	-	34.8	26.8

* 生長呼吸割合を0.25と仮定して算出した

^{14}C 穂分配割合は生育にともない 30°C 区で著しく高まり, 35°C 区で低下した(第22表)。

第22表 温度処理が2日目の ^{14}C 分配割合におよぼす影響(実験4)

部 位	生 育 時 期			
	幼穂伸長期	穂孕期	出穂・開花期	乳熟期
20°C 区				
穂	2.4	5.0	7.0	
展開葉	16.7	16.3	20.6	
未展開葉	9.5	3.0	-	
茎	35.5	40.2	43.1	
根	2.5	2.7	3.2	
残存割合	66.6	67.3	74.2	
30°C 区				
穂	6.8		10.4	30.7
展開葉	17.9		15.8	9.1
未展開葉	2.8		-	-
茎	28.5		30.4	13.2
根	3.1		3.2	1.9
残存割合	59.1		59.8	54.9
35°C 区				
穂	9.1		5.4	4.2
葉	27.6		21.7	16.5
茎	35.5		34.4	32.1
根	5.1		2.5	1.9
残存割合	77.3		64.0	54.7

考 察

前章までに呼吸はその基質によって“初期光合成産物呼吸”(R_p)と“貯蔵物質呼吸”(R_s)に分けて考えることが出来ることを指摘した。一方、呼吸はその機能により“生長呼吸”(R_g)と“維持呼吸”(R_m)に分けて考えられている。しかし、R_gとR_mを直接実測することは不可能であり、現在、R_p、R_sの関係を測定して、R_g=R_p、R_m=R_sと仮定して求めている場合が多い。

しかし、本研究で明期(¹⁴C法)と暗期(暗処理法)のR_sが必ずしも一致しないことが明らかになり、R_sは生育時期や光条件によって変化する可能性があることを指摘した。そこで本章では各呼吸の関係を詳細に解析する目的で各種の処理条件下で¹⁴CO₂を同化させ、その後の植物体からの¹⁴CO₂放出速度および呼吸能を経時的に測定した。

¹⁴CO₂放出速度は実験1～3を通じて、同化直後短期間に上昇する部分があるが、これを除くと同化後1時間以内では急速に低下し、その後徐々に低下した。さらに、実験1によるとそのゆるやかな低下は対数表示で2つの直

線に分けられる。すなわち，第 1 の直線は同化後 1 時間目から同化後約 2 日目，第 2 の直線はそれ以降である(第 14 図)。

第 1 の直線および第 2 の直線で示すことのできる¹⁴CO₂の放出速度をそれぞれ r_I , r_{II} とすると，暗処理の 14 日および 7 日前に同化した区を込にして，

$$\ln r_I = -0.0437t - 4.361 \quad \cdots \cdots \textcircled{1}$$

$$\ln r_{II} = -0.00642t - 6.851 \quad \cdots \cdots \textcircled{2}$$

で近似できる。この場合， r_I , r_{II} は同化¹⁴Cの 1 単位量当り，1 時間当りの¹⁴C放出速度であり， t は¹⁴C同化後の時間である。

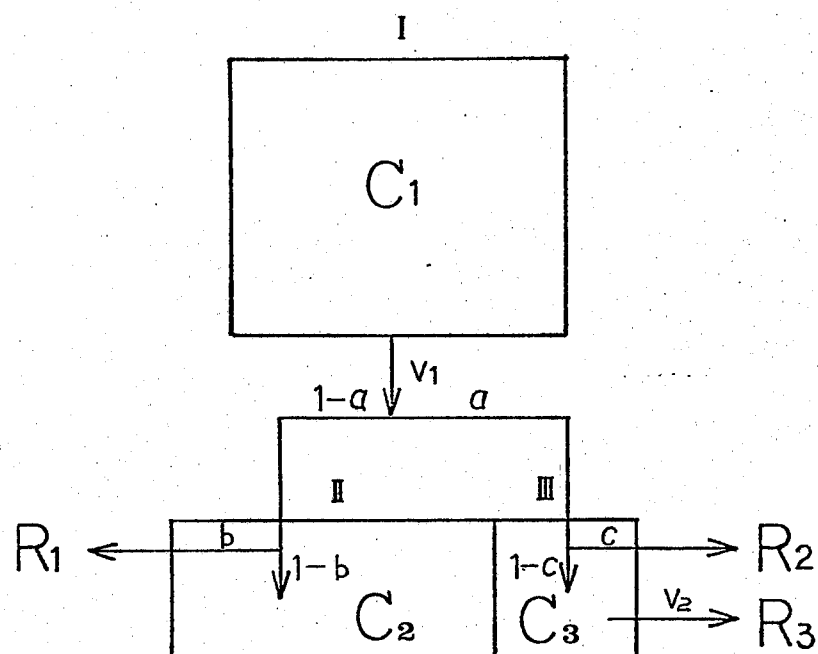
したがって $\textcircled{1}$ ， $\textcircled{2}$ は

$$r_I = 0.0128e^{-0.0437t} \quad \cdots \cdots \textcircled{1}'$$

$$r_{II} = 0.00106e^{-0.00642t} \quad \cdots \cdots \textcircled{2}'$$

と変型できる。

次に，上記の¹⁴C放出速度関数(r_I , r_{II})の内容を検討するために，¹⁴CO₂同化後の¹⁴CO₂放出経過のモデルを作成した(第 21 図)。このモデルは光合成により植物体内に取り込まれた 1 単位の¹⁴Cの分配を模式化したものであり，¹⁴Cは同化後，同化部位から生長部位に転流し，そ



a, b, c : 分配率
 v_1 : ^{14}C 供給速度
 v_2 : 貯蔵物質呼吸速度
 I : 初期光合成産物のプール
 II : 体構成物質生産の場合
 III : 貯蔵呼吸基質のプール
 C_1, C_2, C_3 : それぞれ、I, II, IIIに存在する ^{14}C 量
 R_1, R_2, R_3 : ^{14}C 放出量

第21図 ^{14}C O_2 放出の模式図

の部位で ^{14}C の一部を呼吸により消費して、そのエネルギーにより各種成分を合成し、一部は植物体の構成物質となり、一部は一時的貯蔵物質となった後に呼吸により消費されると仮定した。つまり、I, IIIはそれぞれ初期光合

成産物，貯蔵呼吸基質のプール，Ⅱは体構成物質生産の場であり， ^{14}C 同化後に時間が経過してⅠ，Ⅱ，Ⅲに存在する ^{14}C 量をそれぞれ C_1 ， C_2 ， C_3 とし，体構成物質合成，貯蔵呼吸基質合成のための呼吸および貯蔵物質を基質とする呼吸により放出された ^{14}C 量を R_1 ， R_2 ， R_3 とする。そして， ^{14}C は次のように分配されると仮定した。

まず，Ⅰからの ^{14}C の流出速度 v_1 を

$$v_1 = dC_1/dt = -k_1 C_1 \quad (\text{ただし，} k_1 \text{は} v_1 \text{の速度定数}) \cdots \cdots \textcircled{3}$$

とする。このようにしてⅠから流出した ^{14}C はⅡとⅢに $1-a$ と a の比で配分される。Ⅱに流入した ^{14}C は体構成物質合成に関与する呼吸による放出と体構成物質に b と $1-b$ の比で配分され，Ⅲに流入した ^{14}C は貯蔵呼吸基質合成に関与する呼吸による放出と貯蔵呼吸基質に c と $1-c$ の比で配分される。そして，貯蔵呼吸基質の ^{14}C は v_2 の速度で呼吸により放出され，この速度を

$$v_2 = dR_3/dt = k_2 C_3 \quad (\text{ただし，} k_2 \text{は} v_2 \text{の速度定数}) \cdots \cdots \textcircled{4}$$

とする。

以上の仮定に基づくと， t 時間目の C_3 の変

化速度は流入量と流出量の差で示すことができ、

$$dC_3/dt = k_1 a(1-c)C_1 - k_2 C_3 \dots\dots\dots ⑤$$

となる。

式③を解くと、

$$C_1 = D_1 e^{-k_1 t} \quad (D_1 \text{ は積分定数})$$

となるが、 $t=0$ においてIにおける ^{14}C 量を1単位量であるとしたので $D_1=1$ となり、したがって

$$C_1 = e^{-k_1 t} \dots\dots\dots ⑥$$

である。

式⑤を解くと、

$$C_3 = \frac{k_1}{k_1 - k_2} C_1 \{ D_2 e^{(k_1 - k_2)t} - a(1-c) \}$$

(D_2 は積分定数)

となるが、 $t=0$ のとき、 $C_1=1$ 、 $C_3=0$ であるので

$$C_3 = \frac{k_1}{k_1 - k_2} a(1-c)C_1 (e^{(k_1 - k_2)t} - 1) \dots\dots\dots ⑦$$

である。

したがって、初期光合成産物呼吸による ^{14}C の放出速度(Γ_p)は

$$\begin{aligned} \Gamma_p &= dR_1/dt + dR_2/dt \\ &= k_1(1-a)bC_1 + k_1 acC_1 \end{aligned}$$

と考えられ、これに⑥式を代入すると

$$r_p = k_1 \cdot \{ (1-a)b + ac \} \cdot e^{-k_1 t} \dots\dots\dots ⑧$$

となる。

貯蔵物質呼吸による¹⁴Cの放出速度(r_s)は④式より

$$r_s = dR_3/dt = k_2 C_3$$

と考えられる。これに⑥，⑦式を代入すると

$$r_s = \frac{k_1 k_2}{k_1 - k_2} a(1-c)(e^{-k_2 t} - e^{-k_1 t}) \dots\dots\dots ⑨$$

となる。

呼吸による全¹⁴C放出速度(r)は $r_p + r_s$ であるので⑧式，⑨式より

$$r = r_p + r_s = m e^{-k_1 t} + n e^{-k_2 t} \dots\dots\dots ⑩$$

となる。ただし，

$$m = \frac{k_1}{k_1 - k_2} \{ (k_1 - k_2)(1-a)b + (k_1 c - k_2)a \} \dots\dots\dots ⑪$$

$$n = \frac{k_1 k_2}{k_1 - k_2} a(1-c) \dots\dots\dots ⑫$$

である。

さて，実測された¹⁴Cの放出速度の経時的変化からみて， r_I と $m e^{-k_1 t}$ が， r_{II} と $n e^{-k_2 t}$ が対応すると考えられ， k_1 は $0.0437 \text{ hr}^{-1} (4.37\% \text{ hr}^{-1})$ ， k_2 は $0.0064 \text{ hr}^{-1} (0.64\% \text{ hr}^{-1})$ となる。また，体構成物質の合成における基質炭素の呼吸による消費割合(b)を0.35，貯蔵呼吸基質合成における基質炭素の呼吸による消費割合(c)を0.20と仮定して，⑪式，

⑫式に各値を代入してⅡとⅢの配分比 a の値を求めると，それぞれ 0.16 (⑪式)，0.18 (⑫式) となる。したがって，光合成産物の約 17 % が貯蔵呼吸基質のプールに配分されると考えられる。

今， a ， b ， c をそれぞれ 0.17，0.35，0.20 と仮定すると，初期光合成産物呼吸および貯蔵物質呼吸による ^{14}C の放出速度は⑧式，⑨式に各値を代入して，

$$r_p = 0.0142 e^{-0.0437t}$$

$$r_s = 0.00102 (e^{-0.00642t} - e^{-0.0437t})$$

で表わすことができ，これらの式を積分すると，

$$R_p = \int r_p dt = 0.3249 (1 - e^{-0.0437t})$$

$$R_s = \int r_s dt = 0.0233 e^{-0.0437t} - 0.1589 e^{-0.00642t} + 0.136$$

となる。そこで同化後の 2 日間 (48 時間) の各 ^{14}C 放出量を算出すると R_p ， R_s でそれぞれ 0.285，0.022 であり，全呼吸 ($R_p + R_s$) 中に占る R_s の割合は 7.2 % であった。したがって，同化後 2 日目までに放出される ^{14}C の一部は貯蔵物質呼吸に使用されることを意味するが，しかし，この量は大きくはないので一般的に同化後 2 日目

を境に初期光合成産物呼吸と貯蔵物質呼吸に分けて考えることが可能である。

なお、 $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は同化直後の短期間(数分間)、一時的に増大した後、急速に低下した(第14図)。この初期の $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度については上記の単純なモデルでは理解することができない。しかし、おそらく、この一時的な放出速度の増大は光合成産物が sink へ移行してから呼吸により消費されるために生ずる時間的ずれと考えられる。また、特に高い放出速度とその急速な低下度合から推察すると、サイクリックな代謝系が働いている可能性があり、これらから生ずる代謝産物は一旦プールされた後、より低い速度で植物体の構成に利用されているように思われる。

$^{14}\text{CO}_2$ 放出速度と呼吸能の相対的關係を知るために $^{14}\text{CO}_2/r$ 比を求めた。もし、処理間で光合成能が同じであるなら、 $^{14}\text{CO}_2/r$ 比の大きい方が、呼吸中に占る初期光合成産物呼吸の割合が大きいことを意味する。

実験1の生育各時期において、光合成能にはほとんど差異がなかった。したがって、地

上部の $^{14}\text{CO}_2/r$ 比は生育とともに高まったことから、この場合生育とともに全呼吸中に占る貯蔵物質呼吸の割合が低下したと考えられる(第15図)。また、生長効率は生育初期では約50%で、後期には60~70%に高まった(第13図)。同化48時間目の ^{14}C 残存割合は生育期間を通して62~68%であった(第15表)ことから、生育前期に貯蔵物質呼吸の割合が高く、その後低下したと考えられる。この理由として、この供試植物はグロースキャビネット中で平均照度約3万Lux程度の弱光下で生育させたため、生育初期に貯蔵物質呼吸能が高まったことが考えられる。

一方、実験1の暗処理区と対照区を比較すると、 $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は $^{14}\text{CO}_2$ 同化後2~4日目において、暗処理区で対照区の約2倍程度であった(第14図)。

これらの結果は光条件の悪化に伴ない、貯蔵物質呼吸(R_s)の割合が増大することを示唆するもので、 R_s が植物の生育条件に支配されていることを意味する。

実験1において各生育時期の根の $^{14}\text{CO}_2/r$ 比

は地上部に比べて極めて低い(第15図)。暗処理5時間目における地上部と根部の呼吸量の比は14日, 7日, 0日区で2.0, 2.4, 4であるが, 地上部と根の $^{14}\text{CO}_2/r$ 比の比はそれぞれ5.1, 16, 50であり初期光合成産物が呼吸基質として根に供給される割合が極めて低く, 生育とともにその傾向が顕著になることを意味する。また, 根の $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は同化後数時間後に高まる傾向にあり, このことは, 地上部で呼吸基質が不足すると初期光合成産物は根には供給されにくくなることを意味する。

次に初期光合成産物呼吸と光条件との関係について述べる。実験3で暗処理時間を長くするにつれて ^{14}C 放出速度は低下し(第20図), ^{14}C 残存割合はD0, D2, D4でそれぞれ63, 80, 86%と高まった(第19表)。また, 実験2においても暗処理後短期間光を照射したp 0.5 (D2, D4にほぼ相当)で他の長時間光照射区に比べて ^{14}C 残存割合が高い傾向にあった(第18表)。また, ^{14}C 分配割合は同化葉(展開葉)および茎で高く, 梗, 未展開葉で低い傾向にある(第18, 19表)。これらのことは, 暗処理後30分間程度の光処理では

初期光合成産物を利用するための系が十分に作動しないことを意味する。つまり，初期光合成産物の代謝系が作動するためには，ある一定量の初期光合成産物を蓄積する必要があると考えられる。

実験2において，生長呼吸割合は処理の影響をほとんど受けず， ^{14}C 呼吸割合($=100 - ^{14}\text{C}$ 残存割合)は光合成の時間が長くなるにつれて低下する傾向にあり， ^{14}C 呼吸割合の方が生長呼吸割合より大きかった(第17表)。この場合，生長呼吸割合は処理前の貯蔵物質呼吸能が処理後も一定と仮定して，光合成処理により増加した呼吸を生長呼吸とみなした。したがって，明処理期間が短い程 ^{14}C 呼吸割合が大きいのは，初期光合成産物が維持呼吸に消費される割合が多いことを意味する。

また，実験2において， $^{14}\text{CO}_2/r$ 比は光合成量が処理間で違うので直接比較することはできない。総光合成量はp3，p6，p12区で38，119，264mg CH_2O / 個体(第17表)であり，これを考慮に入れると，地上部の $^{14}\text{CO}_2/r$ 比は $p12 > p6 > p3$ の順で大きい(第17図)。つまり，光合成時間が長く

なり初期光合成産物が蓄積するにしたがい、呼吸の主体は初期光合成産物呼吸となることを意味する。

一方、根部の $^{14}\text{CO}_2/r$ 比は地上部に比べて著しく低く、明処理の影響をほとんど受けないことから、暗処理により根の呼吸は主に貯蔵物質呼吸によってまかなわれ、短期間の明処理によってもこの傾向はほとんど変化しなかった。なお、根の呼吸能は明処理により高まり、明処理期間が長い程その高まり程度は小さかった。この場合の根の呼吸は貯蔵物質呼吸が主体であることから、明処理により一時的に根の貯蔵物質呼吸が高まったと考えられるが、現在の知見ではこれらの現象を説明することができない。

以上の結果をまとめると、(1)“貯蔵物質呼吸”と“初期光合成産物呼吸”は極端な光条件によりその機能が変動すること、(2)長期間の暗処理後、光合成を行なわせると(i)初期光合成産物の代謝系の作動に必要な初期光合成産物の蓄積、(ii)維持呼吸の系の作動(iii)生長呼吸の系の作動の順で、正常の乾物生産能が回復するこ

と、(3)光合成能の低下にともない、根への初期光合成産物の分配が著しく低下すること、が上げられる。

次に温度処理の影響について述べる。生長効率は処理温度が高まるにつれて低下する傾向にあった(第20表)。また、生長効率は20°C区で生育につれて高まり、35°C区で生育につれて低下し、30°C区では出穂・開花期で最高となり、その後低下した。¹⁴C残存割合も生長効率と同様な傾向にあった。一般に、初期光合成産物の一部を呼吸に用いて、それから得られるエネルギーにより植物体を構成する物質を合成する経路は温度により変化するとは考えられないので、単位量当りの初期光合成産物から植物体を構成するのに要する呼吸基質量の割合は温度によらず一定と考えられる。したがって、もし初期光合成産物がすべて生長のために利用されているのなら、¹⁴C残存割合は温度処理にかかわらず生育時期ごとに一定となるはずである。また、水稻では生育が進むにつれて炭水化物の合成が主体となるため、生長呼吸係数は低下するはずである。し

かし、 ^{14}C 残存割合は生育後期に 30°C 区では 20°C 区に比べ約20%低く、また 30°C 区では生育とともに低下した。つまり、初期光合成産物呼吸は必ずしも植物体の生長にのみ使用されているとは限らない。

McCree²¹⁾は温度により生長呼吸係数は変化しないと述べているが、これは短期間の測定により得られた結果について述べたものであり、本実験でも温度処理2日目で測定した 35°C 区の幼穂伸長期(他の区では処理8日目より測定)では ^{14}C 残存割合が73%で炭水化物の転換効率⁵²⁾に近い値を示した。

仮に生長呼吸割合³¹⁾を0.25と仮定して R_m ($\text{mg CH}_2\text{O } 1\text{g} \cdot \text{day}$)を求めると(第21表)、 R_s に比べて変動は小さく、平均して 20° 、 30° 、 35°C 区でそれぞれ12.5、21.6、29.1であった。

以上の結果より総合的に判断すると、植物体の機能維持のためにはたえず一定の維持呼吸を保つ必要があり、その呼吸基質は生育条件に応じて初期光合成産物もしくは貯蔵物質のいずれかにより供給されねばならない。明暗処理と温度処理の結果から、 R_m に使用する

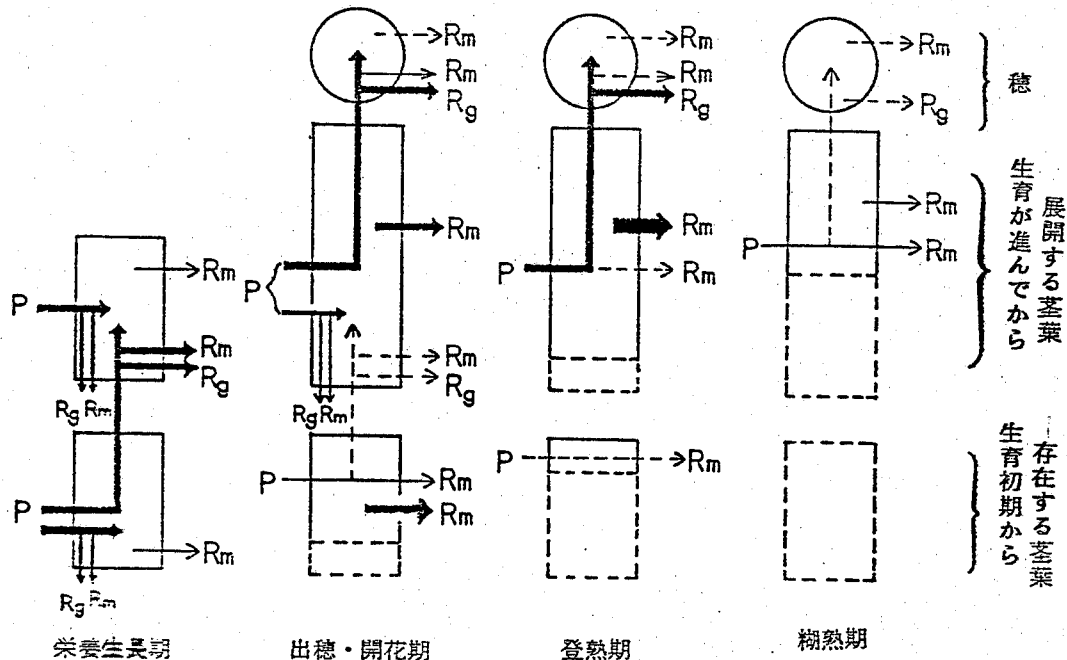
呼吸の由来を下記のごとく一般化出来る。

(1) 良好な生育条件下: $R_p > R_s$

(2) 不良な生育条件下(日射不足, 高温): $R_p < R_s$

(3) 長期間の不良生育条件下で貯蔵物質の不足状態: $R_p > R_s$

以上の考察に基づいて標準栽培下での水稲についての R_g , R_m , R_p , R_s の関係を模式的に第22図に示した。長方形は茎葉, 丸は穂, 長方形の破線部は枯死部を示す。そして, 呼吸基

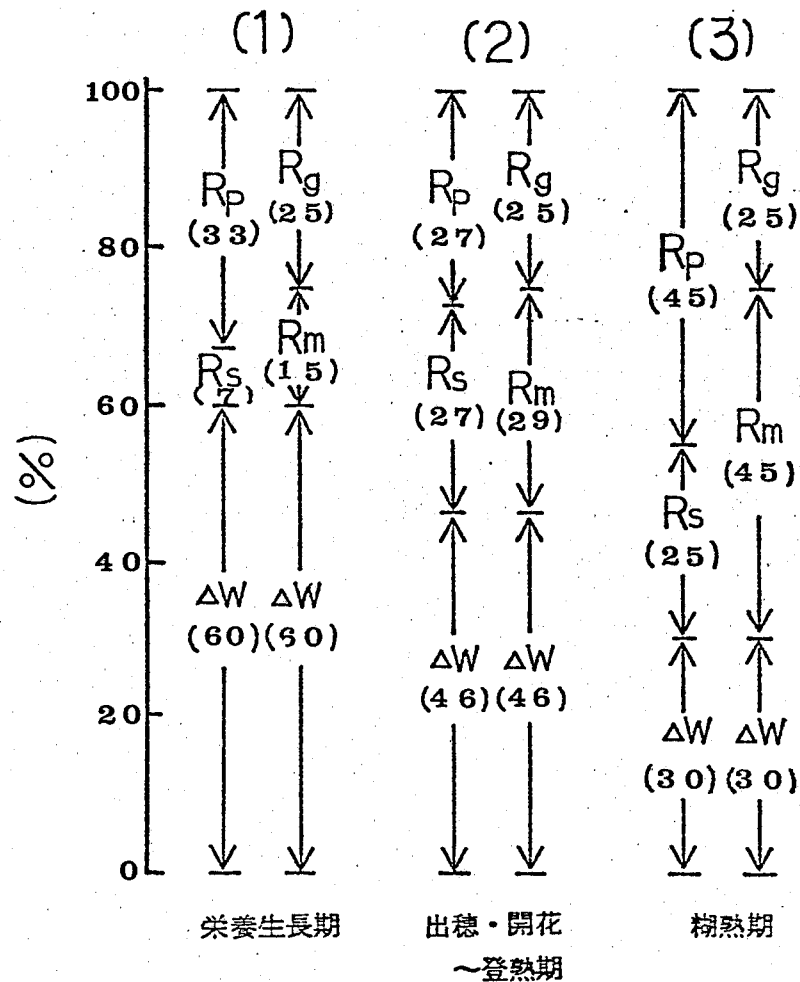


第22図 光合成産物の分配, 呼吸による放出に関する模式図(長方形は茎葉, 丸は穂, 長方形の破線部は枯死部)

質は初期光合成産物 (R_p) と貯蔵物質 (R_s) より成り、 R_p は R_g と R_m に、 R_s は R_m に使用されるとした。

この模式図の各時期における特徴は(1)栄養生長期：光合成が旺盛なため R_m は主に初期光合成産物によりまかなわれている、(2)出穂・開花期～登熟期：相互遮蔽と貯蔵物質が蓄積しているために R_m は主に貯蔵物質によりまかなわれている、(3)糊熟期(特に、無機養分が十分に供給され、茎葉の枯死が比較的少ない場合)：貯蔵物質が欠乏しているために、初期光合成産物が R_m に使用されるようになる。

上記の(1)～(3)の状態はすでにこれまで述べたごとく環境条件によって著しく変動する。そこで、次に寡照条件下で温度処理を行なって得た実験4の結果を用いて、特殊な環境条件下での R_g 、 R_m 、 R_s 、 R_p の量的関係を第23図に示した。ただし、この図では生長呼吸割合は0.25と一定であったと仮定し、(1)は20℃区の出穂期、(2)は35℃区幼穂伸長期、(3)は35℃区の乳熟初期の値で示した。それぞれの特徴は上記の(1)～(3)の状態に対応している。



第23図 第22図の生育各時期における R_g 、 R_m 、 R_p 、 R_s および ΔW の量的関係の模式図($R_g = 0.25$ と仮定、各値は第20表より算出、(1)は 20°C 区の穂孕期、(2)は 35°C 区の幼穂伸長期、(3)は 35°C 区の乳熟初期の値)

以上のごとく、 R_g 、 R_m 、 R_p 、 R_s の関係は生育時期、生育環境によって複雑に変化することが理解される。しかし、すべての実験を通して、共通して言えることは、光合成能が低

下するような悪い環境条件下において，貯蔵物質呼吸能が高まることである。したがって，貯蔵物質呼吸はあくまで補助的な呼吸であり，乾物生産の理想的な状態は初期光合成産物を基質とする呼吸が主体となっている場合と考えられる。

Ⅶ. 総括

呼吸基質は(a)初期光合成産物と(b)貯蔵物質より成ると考えられる。 $^{14}\text{CO}_2$ 放出を経時的に調べた実験によると同化後2日目に(a)と(b)の分岐があった。そこで、(a)は同化後2日目までに呼吸により放出される光合成産物、(b)は一旦、貯蔵された後、同化後2日目以降に呼吸により放出される光合成産物と定義して(a)、(b)を基質とする呼吸をそれぞれ初期光合成産物呼吸、貯蔵物質呼吸と呼ぶことにする。一方、呼吸は機能の面から生長呼吸と維持呼吸に分けて考えることが可能であると指摘されている。そこで生長とこれらの呼吸との相互関係を解析する目的で水稻を(I)北海道の水田で標準栽培した場合と(II)各種の環境で生育させた場合について、(1)光合成産物の植物体各部位への分配および呼吸による放出割合、(2)光合成産物の呼吸による放出経過、(3)呼吸能、(4)乾物生産能、などを調査した。

得られた結果を総括的に述べると下記のごとくである。

I: 水田で標準栽培した場合

(1) 生育各時期に同化した $^{14}\text{CO}_2$ の収穫期における ^{14}C 残存割合は幼穂形成期，開花盛期，乳熟期に同化すると，それぞれ約45%，約60%，約85%であり，また，収穫期の ^{14}C 穂分配割合はそれぞれの時期に同化すると，約5%，約30%，約75%であり，両割合とも，生育とともに高まった。

(2) 栄養生長期，生殖生長期，登熟期の総光合成中に占る初期光合成産物呼吸基質($R(p)$)の割合はそれぞれ約34，24，8%であり，貯蔵物質呼吸基質($R(s)$)の割合はそれぞれ約18，18，7%であった。

(3) 以上の点から北海道の水稲群落では，登熟期間中の同化産物は能率よく穂に蓄積し，この時期の茎葉の呼吸はそれ以前の同化産物を主に基質としている可能性が示唆された。つまり，生育後期の茎葉の維持呼吸は貯蔵物質が主体であったと考えられる。

II: 諸条件の環境で生育させた場合

(1) 遮光・窒素処理

相対的にsource能が制限された場合，貯蔵

物質呼吸の割合が高まる。しかし，茎葉中の貯蔵炭水化物が減耗してしまった状況下で，さらに source 能が制限されると，(a) 茎葉の伸長が旺盛な状態では初期光合成産物呼吸の割合が高まり，(b) 穂の生育が旺盛な場合には茎葉の貯蔵炭水化物以外の構成物質が分解され，維持呼吸に使用するために貯蔵物質呼吸の割合が高まる。つまり，初期光合成産物呼吸と貯蔵物質呼吸は source と sink の相対的な強度関係により左右されている。

(2) 相互遮蔽処理

(a) 総光合成量中に占る初期光合成産物呼吸量の割合は，相互遮蔽の影響をほとんど受けず，全呼吸量中に占る貯蔵物質呼吸の割合は，相互遮蔽程度が強まる程増大する。

(b) 幼穂伸長期から出穂・開花期にかけての貯蔵物質呼吸能は $7 \sim 11 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ (25°C)，維持呼吸能は $14 \sim 19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ (25°C) で，維持呼吸能の方が大きい。また，この時期の総光合成量中に占る初期光合成産物呼吸の割合は $24 \sim 31\%$ であり，生長呼吸割合は $12 \sim 23\%$ であり，前者で高く，また両者とも生育とともに

に低下した。

(c)(b)から判断すると初期光合成産物呼吸と生長呼吸および貯蔵物質呼吸と維持呼吸はそれぞれ必ずしも一致しない。

(3)暗処理

(a)同化した ^{14}C の呼吸による放出速度は暗処理により対照区の約2倍になる。

(b)数日間の暗処理の後光合成を行なわせると、光合成時間が短い程、光合成産物の呼吸による放出割合が大きくなる。

(c)2～3日の暗処理の後、30分間程度の光合成によつては、初期光合成産物を生長に結びつけるための代謝系はほとんど作動しない。

(d)光合成能の低下あるいは暗処理により根への初期光合成産物の供給が著しく低下し、また暗処理後、12時間程度の明処理によつても初期光合成産物を根へ供給する系はほとんど回復しなかった。

(e)以上の(b),(c),(d)より判断すると、数日の暗処理後に光合成を行なわせると、乾物生産能の回復は(i)初期光合成産物の代謝系の作動

に必要な初期光合成産物の蓄積，(ii)維持呼吸の系の体動，(iii)生長呼吸の系の作動，(iv)根へ初期光合成産物を供給する系の回復，の順で行なわれると想定される。

(4) 温度処理

(a) 低温 (20°C) 条件では，総光合成に対する貯蔵物質呼吸の割合（同化後2日目の ^{14}C 残存割合－生長効率）は生育時期によらず約10%と一定であった。

(b) 高温 ($30 \sim 35^{\circ}\text{C}$) 条件では，貯蔵炭水化物が充分存在する間は総光合成に対する貯蔵物質呼吸の割合は高く，その後貯蔵炭水化物が消費し尽くされると初期光合成産物呼吸の割合が高まる。

以上の点から，(1)光の不足，高温などの条件下では貯蔵物質呼吸の割合が増大する。(2)さらに長期間に渡って，これらの条件が続いた場合には茎葉の生育が継続している状態では初期光合成産物呼吸割合が増大する。(3)一般に，植物体構成成分を合成する代謝経路は光条件や温度条件によって変化しないと考えられるので，(2)の初期光合成産物呼吸割合の

増大は初期光合成産物が維持呼吸に使用されるためと考えられる。(4)一般に，生育条件を変化させて，貯蔵物質呼吸を測定し，これを維持呼吸とみなしているが，(1),(2)の結果によると，貯蔵物質呼吸は生育条件によって変化するため，すべての生育条件を込にして維持呼吸の値を推定することは困難である。

したがって，各生育条件ごとに， $^{14}\text{CO}_2$ を用いて測定した貯蔵物質呼吸を維持呼吸および初期光合成産物呼吸を生長呼吸と仮定し，それらの値およびそれらの傾向を示すと以下のごとくであった。

(1)良好な生育条件の場合：

生長効率は約60%，生長呼吸割合（同化後2日目の ^{14}C 残存割合）は約70%，維持呼吸割合（生長呼吸割合－生長効率）は約10%，全呼吸中に占る維持呼吸の割合は約25%であった（第20表の20℃区の結果より）。また，これらの値は光合成能を十分に保てる条件下なら温度の影響を受けないと考える。

(2)群落条件の場合：

相互遮蔽程度が強まり，光合成能が低下す

るにしたがい、全呼吸中に占る維持呼吸の割合は高まる。また、生殖生長期から登熟期にかけて、維持呼吸能は水田での標準栽培条件下（第11表）、および相互遮蔽程度を変えた水耕栽培条件下（第13表）でそれぞれ5.7～6.1，3.9～10.7（25℃換算） $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ であり、また生長呼吸割合は同様に12～34%，23～30%で、生育とともに低下し、窒素供給量が多い程高目の値を示した。

（3）極端に悪い生育条件下の場合：

暗処理2日目の維持呼吸能は幼穂伸長期から出穂・開花期にかけて14～16 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ （25℃換算，第15表）であり，（2）の維持呼吸能に比べて高く， $^{14}\text{CO}_2$ 放出速度は対照区に比べて暗処理区で約2倍になった（第14図）。また，貯蔵物質が不足すると，初期光合成産物が多量に消費された（第16，20表）。

北海道で標準栽培した水稲において，生育初期には生長効率は60%に保たれ，生育後期には相互遮蔽程度が進み光合成能が低下するにもかかわらず茎葉の維持呼吸は一定に保たれる傾向があるため，生長効率が低下した。

つまり，上記(1),(2)の状況で乾物生産が行なわれたと判断される。一方，熱帯籼（品種Peta）では草型が悪く，高温条件で生育するために，生育後期において，生長効率， ^{14}C 残存割合が著しく低下し^{19,45)}，上記(3)の状況で乾物生産が行なわれたと判断される。

VIII. 要 約

呼吸を(a)基質の面より初期光合成産物呼吸と貯蔵物質呼吸, (b)機能の面より生長呼吸と維持呼吸に分けて考えることが可能である。そこでこれらの呼吸の関係をj知るために各種条件下で生育させた水稻について, 呼吸能, 乾物増加能, 光合成産物の分配・放出等を調査し, 下記の結果を得た。

(1) $^{14}\text{CO}_2$ 放出の経時的変化より, 同化後2日目までに放出される呼吸を初期光合成物呼吸, その後放出される呼吸を貯蔵物質呼吸と呼ぶ。

(2)標準栽培条件下で, ^{14}C 残存割合, ^{14}C 總分配割合は生育とともに高まり, 総光合成量に占める初期光合成産物呼吸および貯蔵物質呼吸の割合は生育とともに低下した。これらのことは, 水稻群落では, 登熟期間中の同化産物は能率よく總に蓄積し, この時期の茎葉の呼吸はそれ以前の同化産物を主に基質として示唆する。

(3)遮光処理, 相互遮蔽処理, 暗処理, 温度

(高温)処理によって貯蔵物質呼吸の割合が高まる。さらに、貯蔵物質が欠乏し、茎葉の生育が行なわれている場合には、初期光合成産物呼吸の割合が高まる。

(4)初期光合成産物呼吸と生長呼吸および貯蔵物質呼吸と維持呼吸はそれぞれかならずしも一致しない。

(5)貯蔵物質呼吸能(維持呼吸能)は生殖生長期から登熟期にかけて、 $5.7 \sim 8.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ (25°C 換算)であった。

Ⅷ. 引 用 文 献

- 1) André, D.M. & Dagueneat, A.: Daily patterns under life cycle of a maize crop, I. Photosynthesis, transpiration, respiration. Physiol. Plant, 43: 397-403 (1978)
- 2) Austin, R.B., Edrich, J.A., Ford, M.A. & Blackwell, R.D.: The fate of the dry matter, carbohydrates and ^{14}C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. Ann. Bot., 41: 1309-1321 (1977)
- 3) Baker, D.N., Hesketh, J.D., & Duncan, W.G.: Simulation of growth and yield in cotton, I. Gross photosynthesis, respiration, and growth. Crop Sci., 12: 431-435 (1972)
- 4) Biscoe, P.V., Scott, R.K. & Monteith, J.L.: Barley and its environment, III. Carbon budget of the stand. J. Appl. Ecol., 12: 269-293 (1975)
- 5) Brown, K.W. & Norman, J.R.: Energy and CO_2 balance of an irrigated sugar beet (Beta vulgaris) field in the great plains. Agron. J., 63: 207-213 (1971)
- 6) Cock, J.H. & Yoshida, S.: Photosynthesis, crop growth, and respiration of a tall and short rice varieties. Soil Sci. Plant Nutr., 19: 53-60 (1973)
- 7) Haeder, H.E. & Mengel, K.: Translocation and respiration of assimilates in tomato plants as influenced by K nutrition. Pflanzener Nähr. Bodenkunde, 131: 139-148 (1972)
- 8) Hanway, J.J. & Weber, C.R.: Dry matter accumulation in soybean (Glycine max (L.) Merrill) plants as influenced by N, P, and K fertilization. Agron. J., 63: 263-266 (1971)
- 9) 林透剛・翠川文次郎・宝月欣二：ジャガイモおよびイネの初期生長期における貯蔵物質の植物体への転化の効率 (economic rate) について, 日生態誌, 17: 13-20 (1967)

- 10) Heichel, G.: Confirming measurements of respiration and photosynthesis with dry matter accumulation. Photosynthetica, 5: 93-98 (1971)
- 11) Hesketh, J.D., Baker, D.N. & Duncan, W.G.: Simulation of growth and yield in cotton : respiration and the carbon balance. Crop Sci., 11: 394-398 (1971)
- 12) Hozyo, Y. & Kobayashi, H.: Tracer studies on the behaviour of photosynthetic products during the grain ripening stage in six-rowed barley plant (Hordeum sativum, Jessen). Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan, D20: 35-77 (1969)
- 13) 北修良夫・小林宏信・小田桂三郎：大麦の強稈性の生理的研究。(第15報) ^{14}C トレーサー法による強稈性の生理的研究(2), 日作紀, 36: 94-102 (1967)
- 14) Hum, D.J. & Criswell, J.G.: Distribution and utilization of ^{14}C -labelled assimilates in soy beans. Crop Sci., 13: 519-524 (1973)
- 15) 稲永忍・玖村敦彦：ナタネの物質生産に関する研究。(第1報) 生育に伴うナタネ個体群の光合成能ならびに呼吸能の推移, 日作紀 43: 261-266 (1974)
- 16) 石塚喜明・田中明：水稻の生育経過に関する研究(第1報), 無機栄養素吸収移動過程, 土肥誌, 23: 23-28 (1952)
- 17) King, R.W. & Evans, L.T.: Photosynthesis in artificial communities of wheat, lucerne, and subterranean clover plants. Aust. J. Biol. Sci., 20: 623-635 (1967)
- 18) 草間慶一：液体シンチレーション計数技術(III), (10), 試料調整の技術(1)(2), Radioisotopes, 24: 214-224, 290-303 (1975)

- 19) Lian, S. & Tanaka, A.: Behaviour of photosynthetic products associated with growth and grain production in the rice plant. Plant and Soil , 26: 333-347 (1967)
- 20) McCree, K.J.: An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In prediction and measurement of photosynthetic productivity, p. 221-229. Pudoc, Wageningen, The Netherlands (1970)
- 21) McCree, K.J.: Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as function of dry weight, photosynthetic rate, and temperature. Crop Sci., 14: 509-514 (1974)
- 22) McCree, K.J. & Thoughton J.H.: Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. Plant Physiol., 41: 559-566 (1966)
- 23) Mogensen, O.: Field measurements of dark respiration rates of roots and aerial parts in Italian rye grass and barley. J. Appl. Ecol., 14: 243-252 (1977)
- 24) Moldau, H. & Karolin, A.: Effects of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. Photosynthetica, 11: 38-47 (1977)
- 25) Monsi, M.: Dry-matter reproduction in plants (1). Schemata of dry-matter reproduction. Bot. Mag. Tokyo , 73: 81-90 (1960)
- 26) Mutsaers, H.J.W.: Growth and assimilate conversion of cotton bolls (Gossypium hirsutum L.) 1. Growth of fruits and substrate demand. Ann. Bot., 40: 301-315 (1976)
- 27) 大崎満・田中明：水稻の呼吸基質としての“初期光合成産物”と“貯蔵物質”，土肥誌，50：540～546 (1979)
- 28) 小島睦男：ダイズ品種における光合成能力の向上に関する研究，農技研報，D 23：97-154 (1972)

- 29) Pate, J.S., Atkins, C.A. & Perry, M.W.: Significance of photosynthate produced at different stages of growth as carbon source for fruit filling and seed reserve accumulation in Lupinus angustifolius L.. Aust. J. Plant Physiol., 7: 283-297 (1980)
- 30) Pearman, I., Thomas, S.M. & Thorne, G.N.: Effects of nitrogen fertilizer on the distribution of photosynthate during grain growth of spring wheat. Ann.Bot. 42: 91-99 (1978)
- 31) Penning de Vries, F.W.T.: Respiration and growth. In crop processes in controlled environments, ed. A.R. Rees et al., p. 327-347, Academic Press (1972)
- 32) Penning de Vries, F.W.T.: The cost of maintenance processes in plant cells. Ann.Bot., 39: 77-92 (1975)
- 33) Penning de Vries, F.W.T., Brunsting, A.H.M., van Laar, H.H.: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. J.Theor.Biol., 45: 339-377 (1974)
- 34) Robson, M.J.: The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. II. Carbon assimilation and respiration in a seedling sward. Ann.Bot., 37: 501-518 (1973)
- 35) Ryle, G.J.A., Brockington, N.R., Powell, C.E., & Cross, B.: The measurement and prediction of organ growth in a unicum barley. Ann.Bot., 37: 233-246 (1973)
- 36) Ryle, G.J.A., Cobby, J.M., & Powell, C.E.: Synthetic and maintenance respiration losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unicum barley and maize, Ann.Bot., 40: 571-586 (1976)
- 37) Sale, P.J.M.: Productivity of vegetable crops in a region of high solar input. III. Carbon balance of potato crops. Aust. J.Plant Physiol., 1: 283-296 (1974)

- 38) Sinclair, T.R. & de Wit, C.T.: photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. Science, 189: 565-567 (1975)
- 39) 鈴木守・村田吉男 (1975): 圃場における水稲の光合成のエネルギー転換効率の測定, 日作紀, 44: 109-113 (1975)
- 40) 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報) 個体群の物質収支と日射エネルギー利用効率について, 日作紀, 44: 335-342, (1975)
- 41) 高橋治助・村上登・大島正男・吉野実・柳沢宗男・河野通佳・塚原貞雄: 窒素の施用量の相違が水稲体の組成に及ぼす影響, 農技研報 B4: 85-122 (1955)
- 42) 武田友四郎・矢島正晴・青木正敏・箱山高・斉藤尚・小野博: 水稲個体群における一次生産力推定のための大型同化箱法について, 日作紀, 45: 139-150 (1976)
- 43) Tanaka, A.: Studies on the nutritio-physiology of leaves of rice plant. J.Fac.Agric.Hokkaido Univ., Sapporo, 51: part3, 449-550 (1961)
- 44) 田中明・藤田耕え輔: トウモロコシの栄養生理学的研究 (第7報), 乾物生産における Source と Sink の相対的意義の解析, 土肥誌, 42: 152-156 (1971)

- 45) Tanaka, A., Kawano, K. & Yamaguchi, J.: Photosynthesis, respiration, and plant type of the tropical rice plant. IRRI Tech. Bull. 7 (1966)
- 46) 田中明・菊地清子：菜豆の栄養生理学的研究（第4報），莢または葉切除が単葉光合成能，光合成産物の転流におよぼす影響，同上，47：537~541（1976）
- 47) Tanaka, A. & Yamaguchi, J.: The growth efficiency in relation to the growth of the rice plant: Soil Sci. Plant Nutr. 14: 110-116 (1968)
- 48) Thornley, J.H.M.: Respiration, growth, and maintenance in plants. Nature, 227: 304-305 (1970)
- 49) 津野幸人・藤瀬一馬：甘藷の乾物生産に関する作物学的研究，農技研報告，D13：1~131（1965）
- 50) Yamaguchi, J.: Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity. J. Facu. Agri. Hokkaido Univ., 59: pt.1, 59-129 (1978)
- 51) 山口淳一・原徹夫・田中明：作物の生長効率に関する研究（第2報）トウモロコシの生育に伴う生長効率の変遷，土肥誌，41：73~77（1970）
- 52) 山口淳一・河内和彦・田中明：作物の生長効率に関する研究（第5報）大豆の生育各時期における生長効率および水稻・トウモロコシとの比較における子実生産能，土肥誌，46：120~125（1975）
- 53) 山口淳一・田中明：作物の生長効率に関する研究（第3報），生育条件を異にしたトウモロコシの生長効率，土肥誌，41：509~513（1970）

- 54) 山口淳一・渡部幸一郎・田中明：作物の生長効率に関する研究（第4報），水稻およびトウモロコシの器官別呼吸能および生長効率，土肥誌，46：113～119（1975）
- 55) 横井洋太：高等植物体内における物質転形の生態学的考察—主として貯蔵物質からの芽ばえの形成について—，生物科学，18：147～154（1966）
- 56) 吉岡宏・高橋和彦：果菜類における光合成産物の動態に関する研究，II トマトの生育に伴う¹⁴C同化産物の転流・分配と摘心及びシャ光の影響，野菜試報，A6：71～84（1979）
- 57) Walker, A.J. & Thornley, J.H.M.: The tomato fruit: Import, growth, respiration and carbon metabolism at different fruit sizes and temperatures. Ann. Bot., 41: 977-985 (1977)