

作物の転流と登熟8

誌名	農業技術
ISSN	03888479
巻/号	272
掲載ページ	p. 74-78
発行年月	1972年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波事務所
Tsukuba Office, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat



光合成産物配分についての生理的考察

—講座 作物の転流と登熟 8—

山本 友英

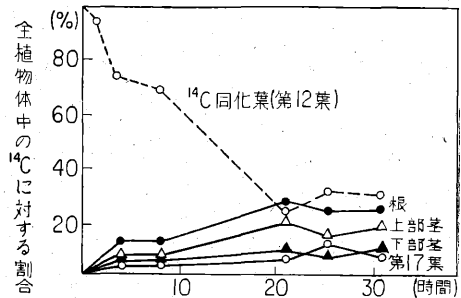
植物体における光合成産物転流はソースである葉とシンクとなる葉、莖、根等との双方の機能に依存する。ソースの側からみると、葉からの光合成産物転流はその葉の Age と密接な関係にある。Stella によると¹⁾、葉がその最大葉面積の約 $\frac{1}{2}$ に達した頃にシンクからソースへの転換がおり、以後、ある時期までは Age の進行とともに葉からの転流量は多くなる。さらに葉の光合成量を直接規制する光の強弱も光合成産物転流に影響をあたえたとされている。一方、シンクの側からみると、講座 3 (本誌26巻9月号)で述べたように、ダイズ、タバコ等ではシンクが存在が葉からの光合成産物転流にとって必要な条件であり、また、根の生理的状態、培地条件が葉から根への光合成産物転流に影響をおよぼす。講座 3 では、主としてソースである葉に着目し、各種の植物の葉から一定時間内に転流する光合成産物の量、およびその転流の形態、さらに、葉のソースとしての能力を tropical grass と温帯性植物とで比較して論じた。

本講座では、光合成産物の各シンクへの配分について、とくに、タバコの例を中心にして記述する。

1. 1枚の葉で同化された¹⁴Cの各器官への配分

植物体に着生しているそれぞれの葉は、植物のどの部位にどれだけの光合成産物を送っているだろうか。そして、この転流は葉の着生位置によってどう規制されるだろうか。これは非同化器官、植物体全体の生長にたいする葉の役割を理解するうえで大切なことである。一般に、ある程度生育のすすんだ植物では、葉からの光合成産物の配分方向、範囲は葉の着生位置によって異なる。たとえば、出穂後のイネでは、穂に光合成産物をもっともさかんに転流する葉は最上位葉(トメ葉)であり、莖の下の方に着生する葉は主として稈基、および根に光合成産物を転流する²⁾。このような分業関係は出穂後のオオムギでもみられる³⁾。ダイズでは、下位葉は主に根に、中位葉は主にその節に着生している実と上方の葉に、そして、ある程度 Age のすすんだ上位葉は若い莖や葉に光合成産物を転流するといわれている⁴⁾。タバコでは、十分に展開し、その面積が他の葉にくらべて最大である葉(最大葉)がもっとも転流のさかんな葉の1つであると考えられる。つぎに、黄色種タバコの最大葉で同化された¹⁴Cが植物体のどの部位にどれくらい転流

されるかを調べた実験例⁵⁾を紹介しよう。水耕育成した発蕾期前の黄色種タバコ(ヒックス)の最大葉(第12葉)に¹⁴CO₂を20分間同化させ、植物体の各部位に転流した¹⁴Cを同化31時間後まで追跡した。その結果、第1図に



第1図 発蕾前の黄色種タバコの最大葉(第12葉)で同化された¹⁴Cの体内分布

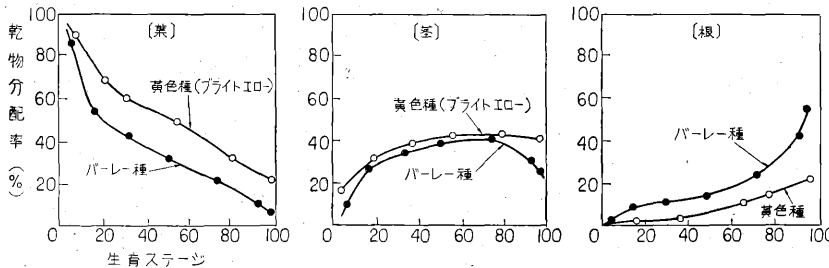
示すように、¹⁴C同化後3時間に同化¹⁴Cの約30%が、24時間内に約70%が最大葉から転流した。24時間以後になると¹⁴Cの体内分布に大きな変化はみられなくなる。このさい最大葉から転流した¹⁴Cの大部分は根茎部に分布し、同化¹⁴Cの約30%が根および莖にそれぞれ転流した。この実験で、すべての葉の中に含まれる¹⁴Cを計測したが、他の多くの実験例と同様に葉から葉への¹⁴C転流は葉序にしたがい、最大葉の真上に位置する第17葉に同化¹⁴Cの約10%が転流したが、それ以外の葉への¹⁴C転流はきわめて少なく、それらの¹⁴C-activityを全部合計しても全体の¹⁴Cの3%以下であった。最大葉からの¹⁴C転流の時間的推移はJonesらがパーレー種タバコで行なった実験結果⁶⁾と一致している。また、¹⁴C同化後24時間経過すると植物体内の¹⁴C分布に大きな変化がなくなるといった点では、トルコタバコでも同様の結果が得られている⁷⁾。展開中の若い第17葉に最大葉から転流した¹⁴Cは、第17葉で20分間に固定された¹⁴Cの約 $\frac{1}{10}$ であり、それはその葉の乾物増加量に対し量的には大きな値ではない。第17葉に転流された¹⁴Cの各化合物へのとりくみについては第4章で述べることにする。

2. 全生育ステージにおける乾物分配率の変化

イネ、ムギ、ダイズ等では生育の後期に穀実の乾物増加がいちじるしく、イモ類ではとくに根が肥大生長す

る。タバコの場合、最大生長期に茎の伸長が目立ち、成熟期になると根の乾物増加が他の器官にくらべて顕著となる。このように、植物の各器官の生長の度合は植物の種類によって、そして、生育ステージによってちがってくる。つぎに、タバコを例にして、その一生の中で葉、根、茎への乾物分配率がどう変化するかを紹介しよう。

横軸に全植物体の乾物重を、縦軸にそれぞれの器官の乾物重をとって生育の段階を追って対応するいくつかの点を結ぶと、単調増加のスムーズ・カーブを得ることができる。ある期間(たとえば1日でも1週間でも)における全植物体の乾物増分の何パーセントが各器官に分配されたかという表示が乾物分配率とすると、先に述べた曲線の導函数が全植物体の乾物重と乾物分配率の関係を示すことになる。実際には、平均変化率をグラフより求めて作図すれば、近似的に導函数のカーブを描くことができる。ところで、タバコの場合でも全植物体の最終乾物重は年によって、栽培法によって、あるいは品種によってかなり異なる。また、その年の気象条件や地域によって耕作期節のずれも生じてくる。つまり、全植物体の乾物重の値はかならずしも生育ステージを正確に表示することにはならない。したがって、栽培条件や品種のちがによる乾物分配率のステージごとの変化を比較するには、むしろ、ある時期の全乾物重が最終乾物重の何パーセントに達していたかを生育ステージの表示としてそれに対応する乾物分配率で比較したほうがよいと考える。このような観点から、第2図に示すようにタバコの実験乾物重を100として横軸を目もり、先に述べた方法でタバ



第2図 タバコの葉、茎、根への乾物分配率の推移

注) 全植物体の最終乾物重を100として生育ステージをあらわした。

コの実験乾物重を100として横軸を目もり、先に述べた方法でタバコの葉、茎、そして根への乾物分配率を示す曲線を作成した。なお、これらの値は岡山たばこ試験場⁹⁾、盛岡たばこ試験場⁹⁾¹⁰⁾ でかつて得られたデータをもとにあらたに算出されたものである。この図から判るように、葉全体への乾物分配率は黄色種、パーレー種とも生育がすすむにつれてどんどん低下して来る。いいかえれば、葉で同化生成した産物の転流は、生育のすすむにつれてさかんになって来る。茎への乾物分配率は摘心前の最大生長期

頃が最大であり、成熟期になると根部への乾物分配率の高くなるのが特徴である。この時期になると、葉全体への乾物分配率はきわめて低く、黄色種で約30%、パーレー種で約10%である。さらに両品種を比較すると、葉への乾物分配率は生育の初期から一貫して黄色種のほうが高い。このことは葉からの光合成産物転流については、生育期間中つねにパーレー種の方がさかんであることを示している。そして成熟期のパーレー種では、とくに根への光合成産物転流がさかんであるといえる。最近関口らは水耕育成したパーレー種、黄色種(ヒックス)の葉に¹⁴C¹⁴CO₂を同化させる実験により、圃場でのデータをもとにして得られた先の図の傾向をうらづけ、乾物分配率についての両品種間の差異をより明確にした¹¹⁾。

タバコでは、摘心後に茎に着生しているほとんどすべての葉が収穫対象となる。収量の面からいえば、植物体の総同化量をあげるとともに、葉で同化生成された物質をいかに効率よく葉に蓄積させるか、ということが技術上のポイントとなる。品種によって、産地のちがいによって、また、気象条件の変化によって、各器官への乾物分配率がどう変化するかをタバコの一生を通じて追跡することは必要である。そのために、ここに記した解析方法が少しでも参考になれば幸いに思う。

3. 光合成産物配分におよぼす照度の影響

光、温度等の気象要因と光合成産物の転流、配分の関係についてはこれまでに多くの研究がなされてきた。かつて光合成産物の転流に高温、低温のいずれが促進的に

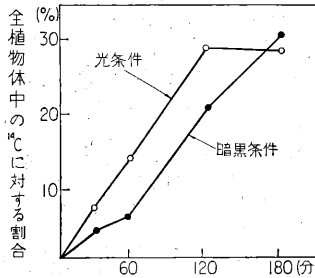
作用するかについてさかんに論議された。現在では、一般に、光合成に最適の温度条件下で葉からの光合成産物転流がさかんであるといわれている。葉での炭素同化量が多ければ転流量も多くなることは容易に推察されるが、配分という面についてみると、葉で同化生成した産物の何割が転

流されるのか、あるいは、ソースならびにシンクにおける呼吸量と温度の関係が問題になってくる。転流・配分と温度の関係については、講座1, 6でも述べられているので、ここでは照度の影響についていくつかの問題を提起するにとどめる。

光と転流の関係を現象的にみるならば、光の強弱が葉からの光合成産物転流量に対して、また、植物体各部位への配分に対してどう影響するかが問題になる。藤原ら

はオオムギで¹²⁾, Stella はダイズで¹⁾, 光は葉から¹⁴Cの転流に促進的に作用すると報告している。一方, 浅田らはイネの最上位葉(トメ葉)に¹⁴CO₂も同化させ, 6時間後にサンプリングした結果, トメ葉から穂への¹⁴Cの転流は光条件と暗黒条件とで大差のないことを報告している¹³⁾。その他, 照度の強弱と転流に関するいくつかの報告をみると, 実験材料のちがいに, また, ¹⁴CO₂同化からサンプリングまでの時間のちがいに, 必ずしも統一した結論は得られていないようである。しかし, ¹⁴CO₂同化後2~3時間の範囲では, 比較強い光条件下で葉よりの¹⁴C転流がさかんであるとの報告が多い。関口は水耕育成した比較的若いステージの黄色種タバコ(ヒックス)の最大葉に¹⁴CO₂を10分間同化させ, 以後3時間までの¹⁴C転流を50000ルクスと暗黒の条件下で比較した(第3図)¹¹⁾。これによると, ¹⁴C同化後1時間の範囲では, 50000ルクスの光は最大葉からの¹⁴C転流に対して促進的に作用する。しかし, ¹⁴C同化後3時間たつと, 転流した¹⁴Cの量に大きなちがいはみられなくなる。

ここで¹⁴Cをトレーサーとした実験の適用限界について少し述べておきたい。第3図を例にとると, それはあくまでも10分間に同化された標識炭素¹⁴Cについてのデータであって, 実際にはその前後に同化された¹²Cも植物体内を転流している。とくに, 50000ルクスの光条件下では, 光合成のおこなわれていない暗黒条件下にくらべて¹²Cの転流もさかんで



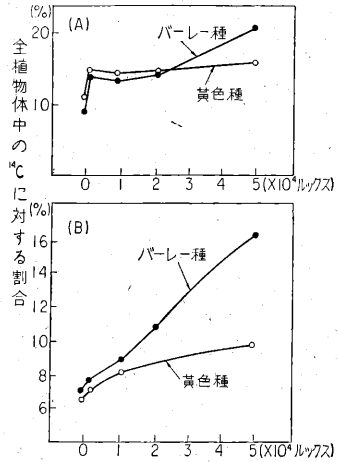
第3図 黄色種タバコの最大葉からの¹⁴C転流におよぼす暗黒処理の影響

注) 光条件: 50000ルクス, 暗黒条件: ¹⁴CO₂同化後, 全植物体を暗黒条件下におく。

あると思われる。したがって, ¹⁴CO₂の同化終了後ある時間経過したとき, たとえデータのうえで光条件と暗黒条件とで¹⁴Cの転流に差がみられなくても, ¹²Cを含めた総転流量は, 暗黒条件よりも光条件下でよりさかんであるということがありうる。つまり, ¹⁴Cへの稀釈効果を考えるならば, ある期間に転流された¹⁴Cの量だけで一般的に光合成産物転流の処理条件によるちがいを判断することはできない。光の強弱は光合成量に直接大きな影響をあたえるので, 光条件と転流量の関係を論ずるには, とくにこの点を注意する必要がある。

¹⁴Cの配分におよぼす照度の影響については, ダイズ

において¹⁾, 比較的低照度の条件下で¹⁴Cは¹⁴C同化葉より下方に分布されること, また, ¹⁴C-シュークロースをサツマイモの葉に塗布した実験において¹⁴⁾, 照度を低くすると¹⁴Cは葉部より根部に多く分布されることが報告されている。つぎに, 水耕育成したタバコにおける¹⁴C配分におよぼす照度の影響を第4図に示す¹¹⁾。両品種とも1000ルクスの条件では, 暗黒のときにくらべて葉からの¹⁴C転流量は多くなるが, 1000ルクスより照度をずっとあげていっても, それほど大きな光の促進的効果はみられない(第4図A)。これに対して, 葉から根への¹⁴C転流をみると, 照度が高くなるにつれて根



第4図 タバコの最大葉からの¹⁴Cの転流(上図), および最大葉から根への¹⁴C転流(下図)におよぼす照度の影響

への¹⁴C配分は漸次増加する(第4図B)。この傾向はとくにパーレー種タバコにおいて顕著である。すなわち, 第4図は照度の高低は葉からの¹⁴C転流量よりもむしろ根への¹⁴C配分に大きな影響をあたえることを示している。このことから, 光の強弱が, ソースである葉だけでなく, 根にもシンクとしての能力を高める作用をしているのではないかと考えられるが, この点については今後明らかにする必要がある。

つぎに, 光と葉からの光合成産物転流との因果関係を論議する。光がそれのおよぼす化学反応への影響を通して間接的に転流に影響をおよぼすことは容易に推察される。葉にATPを塗布することによって転流が促進されるといわれている⁴⁾。照度の増加とともに当然ATPの生成, および, 転流可能なシュークロースの生成量は増大する。もう1つの側面として, 光が光合成とは別に直接に物質の移動に影響するかどうかという問題がある。Harttはサトウキビの葉の部分に¹⁴CO₂を供与して葉内の¹⁴C移動におよぼす照度の影響を調べた。その結果, Harttは莖方向への¹⁴Cの移動は照度の増加とともに増大するが, あるところまでくるとそれ以上照度をあげても¹⁴C移動には大きな影響のないことを見出した。そし

て、この照度の影響が大きくかわる点が飽和照度以下であるため、彼女は光合成とは関係なく光によって影響される転流があるとし、これを光転流 (Photo translocation) と名づけた¹⁵⁾。第4図(A)に示す照度と葉からの転流量の関係は Hartt の得たデータに類似している。

しかし、タバコにおいて彼女のいう光転流なるものが存在するかどうかは、第4図(A)だけでははっきりいえない。もし、光転流なるものがあるならば、それが全体の転流の中で、どの位の部分を占めるかが興味のあるところである。

ここで、圃場におけるタバコの乾物分配に対して、ある期間の照度の高低がどう影響するかについて述べ、温室での¹⁴Cトレーサー実験の結果と合わせて考察してみたい。黄色種タバコの成熟期に曇天や降雨がつづくとタバコの葉がふたたび緑濃くなり、内容成分的には葉の全窒素、ニコチン含有率が高くなり、デンプン含有率が低下するいわゆる若返りの現象がおこる。これはタバコ葉の品質を低下させることになるので、栽培上の1つの大きな問題点になっている。とくに照度の低下が若返りをひきおこす原因を究めるため、ここ十年余りの間に多くの試験がなされてきた。これらのデータをもとに乾物分配率を算出してみると、照度低下によってタバコの根茎部への乾物分配率が高くなるという結果が得られた。このことは照度低下で若返ったときに葉で同化生成した産物が葉に蓄積される割合が少ないということであって、収量の点からみても効率の悪いことになる。さて、先に述べたタバコにおける¹⁴C転流と光との関係は、実際の圃場における乾物分配と照度との関係と一見矛盾するようである。¹⁴Cの実験では、短い期間においてしかもある限られた¹⁴C標識物の転流が比較されている。これに対して、数日なりあるいはそれ以上の期間にわたって照度が低下すると、ソースである葉の状態が相当に変わってくる。すなわち、照度の低下によって葉のデンプン含量が低下し、可溶性糖分が増加してくる。これは葉のソースとしての能力を強める一因とも考えられる。このことだけを考えてみても、ある一定の条件下における¹⁴Cの転流現象でもって、品種の特徴を確かめることはできても、長期間における各器官への乾物分配率の変化を予測できないことが理解される。

タバコの葉はデンプン含量が多く、とくに、黄色種タバコではパーレー種タバコと異なり、成熟期に多量のデンプンが蓄積されるのが特徴である。そして照度の高いことが葉のデンプン蓄積のための重要な条件である。したがってタバコでは、光はATPや転流物質の生成といった点では転流に促進的に作用し、一方、デンプン蓄積

ということとの関連では、転流を抑制するという両作用面をもっているものと思われる。

4. 光合成産物分配におよぼすシンクの条件の影響

シンクとは Hartt らの定義¹⁶⁾によれば『その器官で糖を消費することによって転流系から糖を移し入れる器官』である。すなわち、転流する糖がシンクである器官の代謝と関連をもつてその器官の生長のために使われ、あるいは貯蔵されることになる。したがって、葉、茎、そして根への光合成産物の分配は、そのシンクがおかれている環境条件によって、当然、大きな影響を受ける。たとえば、よく知られているように、根圏土壌の通気の良いことが根の生長肥大にとって好条件となる。土壤温度と転流との関係については、ある範囲まで温度が高くなるにつれて根への¹⁴C転流がさかんになる。これらの現象は根の呼吸増大が根への光合成産物転流を促進することを暗示している。藤原らは¹⁷⁾、オオムギを材料とし、水耕液のpHを6以上にすると根への¹⁴C転流がさかんになるが、pH4では根の酸素吸収も低下し、転流も少なくなること、さらに、モノヨード酢酸、ナトリウムアジド等の呼吸阻害剤を水耕液に加えると、葉の光合成量に影響をあたえないほどの短期間のうちにいちじるしい転流阻害のみられることを報告している。根圏の温度が上昇すると根の呼吸による乾物減少もさかんになるので、根への転流がさかんな温度条件下で必ずしも根の肥大生長が旺盛になるとはいえない。

培地の環境処理がながくつづいた場合、それは根に対してだけでなく、当然地上部にも影響をおよぼすようになる。培養液の温度が35°Cのタバコ葉の¹⁴C同化量は15°Cのときの3倍以上に達する¹⁸⁾。このことが、培養液温度15°Cより35°Cにおいて根への¹⁴C転流量が多いことの1つの原因と考えられる。サツマイモでは細根が多くなると塊根への乾物分配率が低くなり、これは細根の窒素吸収量増加が1つの原因であるとされている¹⁹⁾²⁰⁾。これらのことは、シンクである根の条件が葉のソースとしての能力に影響した例であると思われる。以前、Kursanovはカボチャを材料とし、水耕液中の窒素濃度を高くすると葉から根への¹⁴C転流が増大することを見出した²¹⁾。摘心後の温室タバコでも同じ傾向が認められた²²⁾。これらは短時間の処理による実験であるから、窒素供給量増加がシンクとしての根の能力を高めたということになるが、実際の圃場における長期の処理の場合は、これが葉のソースとしての能力にも当然影響すると思われる。

つぎに、シンクとなる葉の生理的状態とその葉への転

流との関係についていくつかの実験例を紹介する。

Stella はダイズのシンクとなる若い葉を暗黒の状態にしたり、あるいは炭酸ガス欠乏の状態にすると、その葉への ^{14}C 転流がいちじるしく阻害されることを見出した²³⁾。このことはシンクである葉への転流はその葉の光合成と密接な関係にあることを示している。第1章で述べた黄色種タバコの実験において、シンクとなる葉(第17葉)で同化された ^{14}C とその葉に最大葉(第12葉)から転流した ^{14}C とがそれぞれどんな化合物にとりこまれるかを比較した。その結果、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化後3時間ではその葉で同化された ^{14}C の大半は80%エタノール不溶部にみられ、とくにデンプンにもっとも多くとりこまれることが判った。これに対し、その葉に転流してきた ^{14}C はシュクローズにもっとも多くとりこまれ、デンプンと蛋白部分とをくらべると蛋白部分の方に多くの ^{14}C がとりこまれた⁵⁾。第5図に示すように蛋白合成の阻害剤であるDNP、クロ

ラムフェニールをそれぞれシンクとなる葉に塗布しておく、その葉への ^{14}C 転流量は抑制され、とくに80%エタノール不溶部へのとりこみが少なくなる。以上の実験事実から、シンクである葉の光合成、蛋白合成が盛

んであることがシンクとしての能力を高めることになると考えられる。この機作の解明は今後の問題である。

むすび

転流の量とその組成、方向、それにおよぼす環境の影響についてはこれまで沢山の報告があり、この講座3, 8であげられた例はその一部に過ぎない。これまでの研究は、転流現象をソース、通道器官、シンクという連続する大きな系の中で、しかもソース、シンクそれぞれの機能相互の関連の中でとらえる必要のあることを明らかにしてきた。ソース、シンクの機能をその器官の物質代謝と結びつけて解明する方向で研究はすすんでいるが、まだその多くは現象を解折するという範囲にとどまっている。転流が植物体の多くの器官の生理的、形態的なものと関連をもち、しかも全植物体にわたる大きな現象であることが、その本質に接近するうでの困難をもたらしている。しかしこの研究分野が発展するならば、隣

接する分野である生化学、生態学、形態学の成果と農業技術とを結びつける役割を果たすであろう。Kursanovはこの研究の最終目的は転流物質の組成、方向、速さをコントロールし、作物の成長、物質の貯蔵をregulateすることにあると述べている⁴⁾。タバコについていえば、収穫葉の乾物量とその内容成分にとって、光合成産物転流の関与する面は大きい。タバコの収量・品質の生成過程を明らかにするために、光合成と転流との関係、それにおよぼす環境の影響等の研究はさらにづけられなければならない。しかるに、企業利己ゅん追求のための『合理化』、国の『総合農政』が一方的にすすめられる中で、この種の基礎研究は縮小されつつある。植物生理の研究を総合的に発展させるためにも、日本農業を自主的に発展させるためにも、科学者としての社会的責任がいまほど問われている時機はない。(日本専売公社中央研究所)

引用文献

- 1) Stella, L. T. (1962): Aust. T. Biol. Sci., 15: 529—650
- 2) 田中明 (1958): 土肥誌, 29: 327—333
- 3) 北条良夫, 小林宏信 (1969): 農技研報, D 20: 35—77
- 4) Kursanov, A. L. (1963): Advance in Botanical Research Vol. I, 209—278
- 5) Yamamoto, T. (1967): Plant & Cell Physiol., 8: 353—362
- 6) Jones, H., R. V. Martin and H. K. Porter (1959): Ann. Bot., 23: 96—103
- 7) 大関和彦, 塩沢曜子 (1965): 専研報, 107: 57—67
- 8) 石戸谷賢造, 佐々木幸雄 (1955): 岡試報, 10: 1—5
- 9) 鈴木通正, 篠原拓男, 河野覚太郎 (1968): 盛試報, 3: 91—109
- 10) 新井場清朋, 富田英夫 (1968): 盛試報, 3: 145—148
- 11) Sekiguchi, S., T. Yamamoto (1971): Proc. Crop. Sci. Japan, 40: 513—518
- 12) Fujiwara, A. and M. Suzuki (1961): Tohoku J. Agr. Res., 12: 363—367
- 13) Asada, K., S. Konishi, Y. Kawashima, and Z. Kasai (1960): Mem. Res. Inst. Food Sci., Kyoto Uni. 22: 1—11
- 14) 関岡行 (1463): 日作紀, 31: 159—162
- 15) Hartt, C. E. (1965): Plant Physiol., 40: 718—724
- 16) Hartt, C. E., H. P. Kortschak, and G. O. Burr (1964): Plant Physiol., 39: 15—22
- 17) Fujiwara, A. and M. Suzuki (1961): Tohoku J. Agr. Res., 12: 369—373
- 18) 立道美朗, 小野正栄 (1971): 日作紀, 40: 209—216
- 19) 渡辺和之, 中山兼徳 (1970): 日作紀, 39: 446—450
- 20) 津野幸人, 藤瀬一馬 (1965): 農技研報, D 13: 1—131
- 21) Kursanov, A. L. (1958): Radioisotopes in Scientific Research Vol IV: 494—507
- 22) 山本友英 (1966): 日作紀, 35: 248—251
- 23) Stella, L. T. (1964): Aust. J. Biol. Sci., 17: 412—426