

光合成と光合成産物の転流 (197)

誌名	農業技術
ISSN	03888479
著者	北條, 良夫
巻/号	34巻3号
掲載ページ	p. 97-103
発行年月	1979年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



穂・莢・果実・花の光合成とその生産的意義

ear pod fruit flower

—講座 光合成と光合成産物の転流 7—

北 條 良 夫

作物の物質生産過程に関して、穂 (ear)、莢 (pod)、果実 (fruit)、花 (flower) の光合成活性と、稔実に対する寄与について研究が進められ、その生産的意義の大きいことが指摘されつつある。

穂、莢などでの光合成が盛んで、稔実に対する寄与の大きいという事実は、作物の育種あるいは栽培に当り、葉身と共に、葉身以外の緑色器官・組織にも光合成活性の維持と増進について配慮する必要があることを示唆している。

本論文では、当該領域で研究の進んでいる、オオムギ、二条オオムギ、コムギ、イネ、トウモロコシの穂、エンドウマメ、アカエンドウマメ、インゲンマメ、ソラマメ、ナタネ、ワタの莢、レモン、アボオガドの果実、リンゴ、スズメノカタビラ、ペレニアルライグラスの花について、それら各器官・組織の光合成活性、光合成と呼吸との関係、炭素固定経路の酵素活性、光合成産物の転流、形態的特徴を中心に、それら器官・組織の物質生産過程で果実役割について論議した。

植物学的には、穂とは長い花軸に無柄あるいは短柄の小花をつけたものを意味している。穂には多数の果実 (花部が発達して生ずる器官の一般的名称) が実ることとなり、この果実のうちには、莢 (子房壁=果皮) を伴ったものもある。したがって、標題でいう穂、莢、果実といった表現に関して、穂のうちに莢、果実は包括されてしまうこととなる。しかし、一例としてナタネについてみると、穂を対象として実験を進めているにもかかわらず、莢を中心に論じている場合もある。測定上の対象と標題あるいは論議の対象とは、用語の上で必ずしも一致しないばかりでなく、上位概念で系統的に説明されているわけではない。上述したような経緯から、本論文では穂、莢、果実等の語は、原著者の用法にしたがい記載することとした。具体的に、穂はオオムギ、二条オオムギ、コムギ、イネ、トウモロコシ、莢はマメ類、ナタネ、ワタ、果実はレモン等、について使用した。

1. 穂の光合成活性と稔実への寄与

穂の光合成についてみると、オオムギ穂の光合成の稔実に対する寄与が、Watson and Norman¹⁾ により指摘

され、その後、オオムギ穂に関して、Archbold²⁾、コムギ穂について、Asana and Mani³⁾ によりそれぞれ物質生産の面から追究された。それらの研究では、作物体について剪葉処理、穂の遮光処理が行われ、その結果おきる粒重の減少から、穂光合成の稔実に対する寄与が計算されている。剪葉あるいは穂の遮光を行うと、残っている葉身、葉鞘、あるいは他の器官・組織の補償作用が働くと共に、葉数減少あるいは受光量の変化に伴う2次的影響が物質生産に及ぶため、それらの処理は実験方法として最適のものとはいえない。そこで、環境制御下での実験が計画され、コムギを対象に開花後収穫日までの25日間、400f. c. と 1,800f. c. の光強さの条件で、供試材料を養成し、穂光合成の稔実への寄与率が調べられた。その結果、茎貯蔵物からの再転流分も含め、59% (400 f. c.) および 85% (1,800f. c.) の寄与率が認められ、寄与率に対する光強さの影響の大きいことが指摘された⁴⁾。また、寄与率の季節的变化も同時に調べられ、生育期間が冬の場合、寄与率は約28%、夏の場合、約51%を示す

第1表 穂の光合成の稔実への寄与⁴⁾

生育季節	冬			夏		
播種月日(月日)	1/21	2/4	3/25	8/6	8/20	9/3
稔実への寄与率(%)	28	33	24	48	47	57
寄与率の平均(%)	28.3±4.5			50.7±5.5		

ことが判った⁴⁾ (第1表参照)。また、二条オオムギについても検討が加えられ、寄与率76%の値が得られた⁵⁾。さらに Watson ら^{6,7)} は、英国の新らしいオオムギおよびコムギ栽培品種は、古い品種に比較して、出穂後の葉積がほぼ等しいにもかかわらず、収量の多いことを認め、その理由として、grain: leaf 比の、新品種で古い品種より大きいことをあげ、穂による CO₂ 吸収量は、

- 2) Archbold, H.K. (1942): Ann. Bot. N.S. 6: 487~531.
- 3) Asana, R.D. and V.S. Mani (1955): Physiol. Plant. 8: 8~19.
- 4) Buttrose, M.S. and L.H. May (1965): Ann. Bot. N.S. 29: 79~81.
- 5) Frey-Wyssling, A. and M.S. Buttrose (1959): Nature 184: 2031~2032.
- 6) Watson, D.J., G.N. Thorne and S.A.W. French (1958): Ann. Bot. N.S. 22: 321~352.
- 7) Watson, D.J., G.N. Thorne and S.A.W. French (1963): Ann. Bot. N.S. 27: 1~22.

1) Watson, D.J. and A.G. Norman (1939): Jour. Agric. Sci. 29: 321~346.

新品種でより多いことを推察した。

上述した剪葉および遮光処理実験の結果から、ムギ類では、穂の光合成の稔実への寄与はほぼ50%に達することが判ってきた。このような葉身の働きにも匹敵する穂の光合成に、研究者の関心はむけられることとなり、Watson 一派の Thorne により、詳しい検討が開始されるに至った。Thorne⁸⁾ は、赤外線ガス分析計を用いて、乾物生産の測定とは別に、直接、穂による CO₂ 吸収の測定を行った。その結果、穂当たりの光合成速度は、出穂後10日目で、Plumage Archer 1.58mg/hr, Proctor 1.42mg/hr, 出穂後35日目で、Plumage Archer 0.03mg/hr, Proctor 0.300mg/hr であることを明らかにした。また、穂表面積は約 23cm²/株、一方、茎の緑色

第2表 コムギとオオムギの穂の形質^{8,9)}

	長さ (cm)	幅 (cm)	小花数	穂重 (g)	粒重 (g)
春播きコムギ ⁸⁾ Atle	8.21	0.81	15.1	1.39	1.04
July I	8.16	0.85	14.3	1.51	1.20
	芒長 (cm)	穂表面積 (cm ²)	穂重 (g)		
春播きオオムギ ⁸⁾ Plumage Archer	393	23.3	0.58		
Proctor	351	23.1	0.73		

部分表面積は10日目で、28(PA), 23(P)cm², 35日目で、3.5(PA), 1.5(P)cm²となることを認めた。光合成速度の測定と穂の遮光実験による、Plumage Archer と Proctor の出穂後10~35日間の光合成量および呼吸量から、穂の光合成の稔実への寄与率は40~50%と計算された⁸⁾。さらに Thorne⁹⁾ は、オオムギとコムギの穂について光合成速度の比較を行った。その結果、春播コムギの穂における CO₂ 吸収量は 0.5mg/hr 以下であり、日中および夜間での呼吸による CO₂ 放出量の大きいことも認めた。またコムギ止葉(止葉, 止葉葉鞘, 果梗)の CO₂ 吸収量は 3~4 mg/hr, 春播オオムギのそれは約 1 mg/hr で、

第3表 コムギとオオムギにおける稔実への穂光合成の寄与(%)⁹⁾

	コムギ	オオムギ
稔実への穂の光合成	24.0	79.0
葉の光呼吸+暗呼吸	-39.0	-34.0
穂のみかけの光合成	-15.0	45.0
他器官からの転流	115.0	55.0

にまとめられた(第3表参照)。このようにしてみると、コムギでは稔実に対する止葉, 葉身, 葉鞘の光合成の寄

与割合が大きく、穂の光合成の寄与が少なく、一方、オオムギでは、穂の光合成と葉身, 葉鞘の光合成に依存する割合が、ほぼ同率であることが判る。

上述したように、オオムギ穂の光合成の稔実に対し果す役割りの大きいことが明らかとなってきたが、このような寄与の大きい理由は、穂のいかなる形質によるのかみてみよう。その理由として芒の存在があげられる。芒の存在によって穂の緑色表面は拡大され、光合成を営む表面積は極めて大きくひろがるのが指摘されている¹⁰⁾。例えば、オオムギのうち大芒の品種では、芒の表面積が地表面 1 m² 当たり 3 m² に達するとされている¹⁰⁾。芒はクロロフィルを多量に含有し、気孔をもっており、かつ光合成産物の転流に関係する維管束も充分発達しているから^{10,11)}、このような形態によって、稔実に対する寄与が大きくなっているものといえる。オオムギで認められた芒の特徴は、durum コムギでも¹⁴C トレーサー実験により確かめられている¹²⁾。

ムギ類の穂の光合成に関連して、測定方法によっては光合成の稔実への寄与について、評価の異なることがある。寄与率の調査・測定方法として、現在までに、(1) 穂の遮光と剪葉処理とを組み合わせた方法、(2) 穂の光合成速度を測定する方法、(3) ¹⁴C トレーサー法によ

第4表 穂の光合成の稔実への寄与¹⁴⁾

—inter kernel competition method—

	処 理	粒重 (mg)	寄与率 (%)
20 粒/穂	対 照	57.22	29.4
	剪葉と遮光	23.83	
	8 粒/穂	34.32	

Buttrose and May (1959)¹⁴⁾ の式より、寄与率は、29.4%となる。

流経過を調べる方法、(4) Buttrose and May (1959) による inter kernel competition method^{5,13,14)} があげられる。コムギ穂を用いて、上述した方法のうち、(1)、(2)、(4) について、その比較検討が行われた¹⁴⁾。その結果、連続的に穂を遮光した場合、17.2%の寄与率が認められた。次に、inter kernel competition method による寄与率は、29.4%(第4表参照)、穂の光合成速度

10) Grundbacher, F.J. (1963): Bot. Rev. 29: 366~381.
11) Hozyo, Y. and H. Kobayashi (1969): Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Ser. D. 20: 35~77.

12) McDonough, W.T. and H.G. Gauch (1959): Bull. Md. agric. Exp. Sta. A 103.

13) Buttrose, M.S. and L.H. May (1959): Aust. J. biol. Sci. 12: 40~52.

14) Kriedemann, P. (1966): Ann. Bot. N.S. 30: 349~363.

8) Thorne, G.N. (1963): Ann. Bot. N.S. 27: 155~174.

9) Thorne, G.N. (1965): Ann. Bot. N.S. 29: 317~329.

測定からは、29.6% (第5表参照)の値が得られた。次に、大気中のCO₂ガス濃度を調節すると共に、照明と暗黒条件を設けて、穂の光合成の稔実への寄与率をみると、44%の値が認められた。このように、調査・測定の方法によって、穂の光合成の稔実への寄与率が異なり、その値は、17%、29%、30%、44%となっている。特に

第5表 コムギ穂の光合成の稔実への寄与(%)¹⁴⁾

みかけの光合成	CO ₂ 再固定	真の光合成	他器官からの転流
9.0	20.6	29.6	70.4

穂の遮光処理による寄与率は17%と低い値を示している。穂の穎花および芒の行う暗呼吸が処理の内容により異なることと、遮光処理によって、穂以外の器官・組織からの光合成産物の転流の生じることが、17%という低い値を示した理由と推察される。また、これらの研究では、固定されたCO₂の来歴は特に考えられていない。測定時期でのCO₂吸収あるいは実験期間をとおしての乾物収支から論じられている。著者らが行った¹⁴Cトレーサー実験によると、穂が吸収された¹⁴CO₂は、その70%が粒に転流し蓄積しており¹⁴⁾、第6表に示した数値の高い値と、傾向は一致している。一方、穂、なかでも芒のエージングに伴う老化、登熟に伴う胚、胚乳の成熟と光合成産物の転流効率の低下、により穂の光合成活性は変化すると考えられる。したがって、寄与率の吟味は、¹⁴Cトレーサー法実験および光合成速度測定による値を、intact植物について整理してみる必要がある。このようにして、現在まで得られた値を見直してみると、出穂後10~35日にわたる穂の光合成による稔実への寄与率は、オオムギにて40~50%と考えられ、芒のみの寄与率は、やや低いものと推察される。

上述した穂の光合成に関する研究経過からわかるように、穂の光合成については、既に1939年にWatson and Norman¹⁵⁾が、その稔実への寄与についてふれている。しかし穂を構成している外穎、内穎、芒、枝梗、果梗のどの組織で主に光合成が行われているのか、見分けるのが困難であったこと、また、穂においては表面積の測定が困難であり、気孔の観察も葉身に比べておこなっていたことが、Watson and Norman 以後の研究を困難にしていた理由のように思われる。その後、純同化率を

生育時期別に調査していくと、葉身の枯れあがりの始まった出穂期に、一度低下しかかった値が再び増加する傾向のあることや、くり返し行われた穂の遮光処理実験等の結果から、穂の光合成の可能性が、再び論じられるようになってきた。この時期に入ると、赤外線ガス分析計の発達と¹⁴Cトレーサー法の利用が進み、研究は方法の上から多面的に展開されるに至り、穂の光合成の事実は、明らかにされると共に、ムギ類^{1,2,4,5,9,11,14,15,16,17)}では、イネ¹⁸⁾、トウモロコシ¹⁹⁾に比べて、光合成活性の大きいこと、および稔実への寄与の著しいことが明確となった。

上述した穂の光合成に関連して、穂は後述する莢と共に、作物体の頂部の極めて受光態勢および通気条件に恵まれた位置にあり、ガス交換の行い易い状態にある。また、光合成器官としての数、表面積は量的に葉身に匹敵するものがあり、芒、外穎、内穎と内包された種子との距離は極めて短く、途中に介在する大きな組織は見当らない。したがって、CO₂吸収と光合成産物の転流についての、上述した態様および形態上の特徴が、穂の光合成の稔実への寄与を大きくしている理由と考えられる。

2. 莢の光合成活性と稔実への寄与

莢の光合成については、エンドウマメ、インゲンマメ、ダイズ、ナタネ、ワタを対象として研究が行われて

第6表 穂の光合成の稔実への寄与の比較

種 類	寄与率(%)	実験方法等	研究者名
オオムギ	28	剪葉、穂の遮光、 光合成速度の測定	Watson and Norman (1939) ¹⁵⁾
	19		Watson and Norman (1939) ¹⁵⁾
	30		Archbold (1942) ²⁰⁾
	15(止葉)		Archbold (1942) ²⁰⁾
	40(茎、葉鞘)		Archbold (1942) ²⁰⁾
	15(葉身)		Archbold (1942) ²⁰⁾
二条オオムギ	40~50		Thorne (1963) ¹⁵⁾ , (1965) ¹⁹⁾
コムギ	52.6	冬季 夏季 遮光処理 穂の除去 光合成速度の測定 inter kernel competition method	Frey-Wyssling and Buttrose (1959) ⁵⁾
	28.3		Buttrose and May (1965) ¹⁴⁾
	50.7		Buttrose and May (1965) ¹⁴⁾
	21~60		Lupton and Ali (1966) ¹⁷⁾
	21~75		Lupton and Ali (1966) ¹⁷⁾
	30~44		Kriedemann (1966) ¹⁴⁾
	29.4		Kriedemann (1966) ¹⁴⁾

- 15) Thorne, G.N. (1963): Ann. Bot. N.S. 27: 245~250.
 16) 武田元吉 (1978): 農技研報 D 29: 67~112.
 17) Lupton, F.G.H. and M.A.M. Ali (1966): Ann. appl. Biol. 57: 281~286.
 18) Enyi, B.A.C. (1962): Ann. Bot. N.S. 26: 529~531.
 19) Allison, J.C.S. and D.J. Watson (1966): Ann. Bot. N.S. 30: 365~381.

おり、ムギ類に比べて研究内容は、炭素固定経路酵素活性および莢内ガス条件にも及び、多彩である。研究の経過をみてみると、まず、エンドウマメ (*Pisum sativum* L.) では、長さ 18cm、幅 2.5cm にも及ぶ莢の大きさに着目して、Lovell and Lovell²⁰⁾ が、莢内に標識炭酸ガス ¹⁴CO₂ を注

第 7 表 エンドウマメの ¹⁴CO₂ 供与莢からの ¹⁴C 光合成産物の転流 (%)²⁰⁾

入し、莢組織における光合成の有無と、莢からの ¹⁴ C 光合成産物の転流について	¹⁴ CO ₂ 供与莢内の種子	98.08±0.82
	他の莢	0.21
	莢	1.09±0.60
	莢身	0.62±0.09
	根	0.00

検討を加えた。その際、莢は植物体に着けた状態および植物体よりとりはずした状態の 2 種類とし、それぞれの莢について、種子を附着させた場合と除去した場合を設け、¹⁴C 放射能の測定を行った。その結果、¹⁴CO₂ を供与した全ての莢において、¹⁴CO₂ 吸収を認めると共に、¹⁴CO₂ 供与 24 時間以内に、固定された ¹⁴C の 60% が種子へ転流していることを明らかにした²⁰⁾。エンドウマメに続いて、さらに、アカエンドウマメ (*Pisum arvense* L.) を用いて、葉および莢から ¹⁴CO₂ を吸収させ、種子発達に伴う炭素バランスについて追究が行われた²¹⁾。アカエンドウマメでは、種子全炭素の 38% は莢から、43% は葉から供給されていることが判った²¹⁾。このように、莢の光合成の稔実への寄与が明らかとなってきたが、莢 (種子を内包した) の光合成速度を調べてみると、稔実進行中の生育時期であっても、意外と光合成速度は低く認められた。例えば、エンドウマメの莢の光合成速度をみると、開花後 40 日間のうちの 15~22 日目の間のみ、みかけの光合成速度は正の値を示した²²⁾。一方葉身では、莢の約 10 倍の値を示すことが認められた²²⁾。また、同じ傾向は、インゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.)²³⁾、ダイズ²⁴⁾でも認められ、ダイズでは、莢のガス代謝についての主な機能は、種子呼吸により生じる CO₂ の再吸収にあると考えられた²⁵⁾。このような、莢からの ¹⁴C 光合成産物転流による稔実への寄与の高いことと、光合成活

性の低いことの違いは、どのような生理作用によるのであろうか。次にふれてみたい。

エンドウマメでは、age の進行と共に、莢の光合成にとって一つの生理的特性となる CO₂ 補償点は、age の進行に伴い、150ppm→550ppm と上昇し、一方、莢内より種子を除くと、120ppm→175ppm の値を示した²⁶⁾。種子のある場合と無い場合の CO₂ 補償点の違いから、莢内 CO₂ の莢組織による再吸収が示唆された。莢内 CO₂

第 8 表 エンドウマメの莢の CO₂ 補償点 (ppm)²⁶⁾

開花後日数	対照	莢開く(種子あり)	莢開く(種子なし)
7	150	220	175
13	150	450	120
19	550	630	150

の莢組織による再吸収を、インゲンマメについてみると、光合成速度としては、葉身のその 26% に達することが判った²³⁾。また、エンドウマメでは、開花後 6 日目~30 日目では、大気中からの CO₂ 吸収はかなり少なく、かつ吸収された CO₂ の大部分は、種子呼吸により放出されてしまうことがみられた²⁷⁾。このことは、エンドウマメ莢内 CO₂ 濃度にもみられ、age、温度によっても異なるが、莢内 CO₂ 濃度は、0.10~4.3% (v/v) を示し、大気中の CO₂ 濃度に比べかなり高いことが判った²⁶⁾。また、暗黒→明期、明期→暗黒の条件によって、莢内の CO₂ 濃度と O₂ 濃度の変化がみられ、光合成と呼吸とに一定のバランスの存在していることが示唆された²⁷⁾。上述したことから、莢の光合成活性が低いにもかかわらず、稔実への寄与の大きい理由として、莢内 CO₂ のリサイクルをあげることができる。同時に、マメ類莢にて炭素固定に関係している酵素²⁸⁾の重要性を指摘できる。

そこで、炭素固定に関係している酵素活性を調べ、CO₂ リサイクルについてつめてみよう。インゲンマメ莢

第 9 表 インゲンマメ莢の酵素活性²³⁾

	莢	葉身	莢/葉身
RuDP carboxylase (n mole/min/cm ²)	1.08±0.2	2.70±0.4	0.40
Glycolate oxidase (n mole/min/cm ²)	9.6 ±2.4	24.2±3.5	0.40
Malate dehydrogenase (μ mole/min/cm ²)	19.6±7.1	2.6 ±0.7	7.54

20) Lovell, P.H. and P.J. Lovell (1970): *Physiol. Plant.* 23 : 316~322.
 21) Flinn, A.M. and J.S. Pate (1970): *J. exp. Bot.* 21 : 71~82.
 22) Flinn, A.M. (1974): *Physiol. Plant.* 31 : 275~278.
 23) Crookston, R. K., J. O'Toole and J. L. Ozburn (1974): *Crop Sci.* 14 : 708~712.
 24) Andrews, A.K. and L.V. Svec (1975): *Can. J. Pl. Sci.* 55 : 501~505.
 25) Quebedeaux, B. and R. Cholett (1975): *Physiol. Plant.* 55 : 745~748.

26) Harvey, D.M., C.L. Hedley and R. Keely (1976): *Ann. Bot. N.S.* 40 : 991~1001.
 27) Flinn, A.M., C.A. Atkin and J.S. Pate (1977): *Physiol. Plant.* 60 : 412~418.
 28) Hedley, C.L., D.M. Harvey and R.J. Keely (1975): *Nature* 258 : 352~353.

組織の RuDP carboxylase と glycolate oxidase 活性は、単位表面積当り、葉身のその 40% を示し、一方 malate dehydrogenase 活性は、700% に達することが認められた²⁹⁾。形態的には、莢組織の厚みは、葉身組織の 8 倍にも達し表面は厚膜組織、内面は柔組織で構成され、気孔数は葉身下面の 25% を示した²⁹⁾。また、ダイズでは、莢の RuDP carboxylase 活性は、葉身の活性に比べて最高値をとってみても、70% にしか達せず、かつ PEP carboxylase/RuDP carboxylase 活性の比は平均 1.2 であり、葉身の 0.14 に比べると極めて高く認められた²⁹⁾。おしまいに、エンドウマメについてみると、莢組織の大気面に面した果皮には、同化組織を含み、莢内皮に

第10表 ダイズの莢と葉身における光合成、光呼吸、呼吸関連酵素活性²⁹⁾

	開 花 後 日 数						
	0	7	14	21	28	35	42
	μ moles/hr·g FW						
Ru-P ₂ carboxylase	900	27	24	18	26	13	
P-glycolate phosphatase	1,177	100	104	76	100	67	56
Hydroxypyruvate reductase	630	73	56	48	61	35	22
PEP carboxylase	124	38	33	25	19	13	
NAD-malate dehydrogenase	6,609	7,357	7,161	5,799	4,705	2,686	1,572
NADP-isocitrate dehydrogenase	90	52	51	55	42	36	31
NADP-"malic" enzyme	16	58			53		35

開花後日数 0 : 葉身の値。

は莢組織のクロロフィルの 20% 以上を含有し、RuDP carboxylase と PEP carboxylase の活性が認められ、種子呼吸により生じる CO₂ の 66% を固定することが確かめられた²⁹⁾。

また、クロロフィル含量および carboxylase 活性は、内皮より外皮にて aging に伴い著しく低下し、RuDP carboxylase/PEP carboxylase 活性の比は、莢 2.4 : 1 ~ 12 : 1、葉身 48 : 1 ~ 156 : 1 を示した²⁹⁾。

上述したエンドウマメ、インゲンマメ、ダイズの莢の光合成活性および carboxylase 活性から、これらマメ類の莢の CO₂ 吸収は、葉身の吸収能力に比べて低いと共に、莢内 CO₂ 吸収を主としてしていると考えられる。また、このような莢内 CO₂ の吸収に関連して、莢内 CO₂ 濃度は極めて高いから、莢組織における光合成活性の増加は、雰囲気 CO₂ 濃度の増すような条件が生じても、期待できないものと推察される。

次に、ナタネの莢についてふれることとする。ナタネは、莖立ち以後、莖と葉の生長を活発に行い、急速に葉面積を拡大する。開花後、莢の形成が始まると、葉は次

第に枯死し、やがて、葉は消失してしまう。しかし、稔実は葉の枯死後も約 30 日間にわたって進行し、この間における莢の光合成の稔実への寄与が注目されるに至った。ナタネの莢に、¹⁴C O₂ を供与して調べたところ、莢から ¹⁴C O₂ は吸収・固定され、供与 1 時間後に、固定された ¹⁴C の 23% が莢内の種子へ転流し、蓄積することが認められた³⁰⁾。莢から吸収固定された ¹⁴C のうち、¹⁴C O₂ 供与後 7 日目には、その 77% が種子へ転流し蓄積されていた³⁰⁾。莢の光合成速度は、15.5 mg CO₂/dm²·hr (5 月中旬) を示し³⁰⁾、このような実験結果から、ナタネの莢の光合成の稔実への寄与は顕著なものであることが判った。ここで、種子生産に対する寄与を、莢の光合成

と、他の器官からの転流とに分けて調べてみると、前者の寄与率は 70%、後者のそれは 30% であることが明らかにされた³¹⁾。また、ナタネ莢の遮光処理³²⁾、遮光処理と剪葉処理実験^{33,34)}からも、莢の種子生産への貢献の大きいことが認められた。次に、ナタネ個体群での実験結果についてみると、個体群全体の総光合成量に対する莢+莖の総光合成量の割合は、稔実中期に 76% に達し、稔実の進行に伴いさらに増加することが判った^{35,36)}。したがって、

ナタネ莢の稔実への寄与は、オオムギ穂の場合と同じく、極めて高いといえる。ここで、他の作物の例として、ワタについてふれたい。ワタの莢と種子の間には、source-sink 関係がみられるが³⁷⁾、莢の稔実への寄与は、葉身に比べて極めて少なく^{38,39)}、莢の大きさのわりに、寄与の少ないことが判った。

前述したことから、莢が光合成作用を示す作物には、ナタネにみられるような高い稔実への寄与と、比較的高

- 30) 北條良夫, 加藤真次郎, 小林宏信 (1972): 日作紀 41: 420~425.
- 31) 稲永 忍, 玖村教彦, 村田吉男 (1977): 日作紀 46 (別 2): 71~72.
- 32) 杉山信太郎, 蔦葉 満 (1971): 日作紀 40 (別 1): 105~106.
- 33) 仲林寛明, 岩沢正美 (1973): 日作紀 42 (別 1): 83~84.
- 34) 仲林寛明, 岩沢正美 (1973): 日作紀 42 (別 1): 85~86.
- 35) 稲永 忍, 玖村教彦, 村田吉男 (1973): 日作紀 42 (別 2): 69~70.
- 36) 稲永 忍, 玖村教彦 (1974): 日作紀 43: 261~266.
- 37) Ashley, D. A. (1972): Crop Sci. 12: 69~74.
- 38) Benedict, C. R., J. D. Hall and R. J. Kohel (1973 a): Crop Sci. 13: 88~91.
- 39) Elmore, C. D. (1973): Crop Sci. 13: 751~752.

29) Atkin, C. A., J. Kuo and J. S. Pate (1977): Physiol. Plant. 60: 779~786.

い光合成速度を示す作物と、一方、エンドウマメ、インゲンマメ、ダイズにみられるような、種子呼吸により発生した CO₂ リサイクルを主としている作物、の存在していることが判る。ナタネの莢は、ムギ類の穂と同じく、作物体の頂部にあり、株当たり200~500個の莢を形成し、莢の部分がからまると、倒伏しにくい状態をつくり出すほど発達している。そのため、受光態勢は極めて良いと共に、ガス交換も充分行いうる条件に富んでいる。ナタネについては、RuDP carboxylase あるいは PEP carboxylase 活性が不明であるので、炭素固定に関連した酵素活性の面から解析することは困難であるが、ムギ類の穂と同じく、光合成器官としての働きは、葉身なみとみなされる。開花後、間もなく葉身は枯れ上るから、生育の進行に伴い、source が葉身から莢へ転流し、莢が source としての機能を活発に開始することになる。したがって、source—sink の関係は、主にナタネの穂内部で展開されるに至り、受光態勢の良いことも関係し、稔実は促進されると考えられる。

ナタネの莢の場合と異なり、エンドウマメ、インゲンマメ、ダイズでは、莢は明らかに莢内部の種子呼吸により発生した CO₂ のリサイクルを主にしていると考えられる。莢の着生は、葉層内の場合が多く、受光態勢はムギ類の穂やナタネ莢に比べて良くないようみうけられる。葉身1枚当たりの面積からすると、莢の遮光程度は高く、蒸れはおき易い状態にある。また、ダイズでみ

られる莢先熟の現象からすると、莢の source としての働きは、葉身より早目に衰えることが推察される。したがって、前述した莢の RuDP carboxylase および PEP carboxylase 活性と考え合わせると、これらマメ類の莢に、光合成器官として葉身なみの働きを求めることは生理的に困難なように思われる。

3. 果実および花の光合成と生産的意義

果実における光合成を、オレンジについてみると、果実外側の緑色果皮では、CO₂ の吸収・固定が認められ、果実内側の白色果皮では、その程度の少ないことがみられている⁴⁰⁾。また、レモン、アボオガド果実について、生育時期を追って調べてみると、光合成速度は生育の進行に伴い低下することが判った⁴¹⁾。これらの果実の光合成速度は 4 mgCO₂/dm²・hr 以下であり⁴¹⁾、オレンジの場合と同じく、光合成活性の極めて低いことを指摘できる。次に、花についてみると、*Carya illinoensis* では、花べんより吸収された ¹⁴C は、花粉に転流しており⁴²⁾、花器の発達に関係していることが認められた。また、リンゴの蕾から開花に至る花器の発達に伴う ¹⁴CO₂ 吸収をみると、開花直前に吸収は極めて多くなり、葉身と同程度の吸収を示し⁴³⁾、授粉以後の果実の發育に、この生育時期での光合成の寄与が示唆された。ここで、花器の光合成の例として、スズメノカタビラ (*Poa annua* L.) とペレニアルライグラス (*Lolium perenne* L.) について

第11表 二、三の作物の莢、葉身、果実等における光合成、光呼吸、呼吸関連酵素活性⁴⁵⁾

種名と組織	PEP carboxylase		RuDP carboxylase		Malic enzyme (NADP)		MDH (NAD)		MDH (NADP)			Prt/Chl.	Chla/b
	Chl.	Prt.	Chl.	Prt.	Chl.	Prt.	Chl.	Prt.	Chl.	Prt.	Prt/Chl.		
Vicia 葉身	52 ±3	4.8 ±1.60	368 ±69	32.10 ±10.10	5 ±2	0.6 ±0.4	2,196 ±1,018	121 ±46	18 ±8	1.0 ±0.9	13.0 ±2.0	2.7 ±0.1	
Vicia 莢	679 ±133	9.8 ±2.80	455 ±48	6.10 ±0.60	119 ±66	1.3 ±5.0	16,400 ±2,640	196 ±37	160 ±120	2.0 ±7.0	91.1 ±7.0	2.6 ±0.4	
Vicia 種皮	178 ±37	0.2 ±0.02	140 ±71	0.16 ±0.10	ND	ND	18,316 ±3,637	30 ±15	ND	ND	805.5 ±94.8	2.0 ±0.3	
Trigonella 葉身	29 ±11	1.2 ±0.70	378 ±51	24.30 ±7.30	20 ±3	1.4 ±3.0	2,407 ±320	134 ±20	60 ±11	4.4 ±0.9	14.0 ±1.9	2.6 ±0.2	
Trigonella 莢	344 ±74	8.8 ±1.20	440 ±66	10.70 ±1.30	268 ±49	7.0 ±1.4	15,237 ±4,444	387 ±97	138 ±29	4.1 ±1.1	41.7 ±5.3	2.9 ±0.2	
Trigonella 種子	640 ±171	5.9 ±2.10	167 ±15	0.88 ±0.10	290 ±13	1.5 ±0.4	35,708 ±6,158	206 ±15	614 ±26	3.0 ±0.2	127.3 ±39.5	2.6 ±0.1	
Lycopersicon 葉身	12 ±1	0.9 ±0.10	187 ±34	14.50 ±3.30	7 ±1	0.9 ±0.5	1,590 ±572	176 ±53	42 ±3	3.5 ±0.3	11.5 ±0.9	2.5 ±0.1	
Lycopersicon 果実	3,147 ±1,052	27.8 ±9.00	302 ±20	2.00 ±0.30	687 ±152	3.3 ±0.8	93,934 ±10,180	348 ±19	1,278 ±378	5.0 ±0.8	194.1 ±19.2	2.4 ±0.3	

40) Bean, R.C. and G.W. Todd (1960): *Physiol. Plant.* 35: 425~429.

41) Todd, G.W., R.C. Bean and B. Propst (1961): *Physiol. Plant.* 36: 69~73.

42) Davis, J.T. and D. Sparks (1971): *Amer. J. Bot.* 58: 932~938.

43) Hansen, P. (1971): *Physiol. Plant.* 25: 469~473.

りたい。これらの植物の花器、とりわけ外穎、内穎、護穎で顕著な光合成活性が認められ⁴⁴⁾、花器全体としては、止葉、他の葉身に比べ約2倍以上の活性を、開花期、稔実期に示すことが判った⁴⁴⁾。花器のうちで、内穎、外穎で花器全体の吸収量の40~50%を示しており、稔実が進むと枝梗での吸収が増してくるから、これら植物の花器の光合成による稔実への寄与もまた大きいものといえる。

上述した果実、花の光合成活性に関連して、トマトの果実、葉身、ソラマメの葉身、莢、種皮、Trigonellaの葉身、莢について、炭素固定経路の酵素活性をみると、

第12表 二、三の作物の莢、葉身、果実等におけるCO₂補償点と気孔数⁴⁵⁾

	CO ₂ 補償点 ($\mu\text{l/l}$)	気孔数 (/mm ²)	
		上面	下面
ソラマメ 葉身	59±1	38±3	70±3
ソラマメ 莢	>240		19±2
ソラマメ 種子	>240		0
Trigonella 葉身	39±2	245±15	225±11
Trigonella 莢	>240		61±4
Trigonella 種子	>240		0
トマト 葉身	42±1	34±5	203±9
トマト 果実	>240		0

RuDP carboxylase 活性は、葉身で高く、PEP carboxylase 活性は、莢、果実、種子で高いことが認められた⁴⁵⁾。また、CO₂補償点は、莢、果実、種子では葉身の約4~6倍であり、極めて高いことが判った⁴⁵⁾。したがって、前述したマメ類の莢の結果と考え合わせると、マメ類の莢、種子、レモン、アボオガド、トマトの果実は、それら植物の葉身と光合成活性および RuDP carboxylase、PEP carboxylase 活性の上で、性質を異にしていることが判る。

4. 穂、莢、果実、花の光合成とその生産的意義

作物の光合成器官として、オオムギ、二条オオムギ、コムギの穂、穂のうちの芒、ナタネの莢、エンドウマメ、インゲンマメ、ダイズ、ソラマメの莢、ワタの莢、リンゴの花、スズメノカタビラ、ペレニアルライグラスの花について、光合成活性、呼吸活性、RuDP carboxylase、PEP carboxylase 活性をもとに述べてきた。光合成活

性の著しく高く、葉身とほぼ同程度の活性を示す組織として、ムギ類の穂(芒)、ナタネ莢をあげることができる。

一方、葉身に比べ光合成活性がおとり、莢内種子の呼吸により生じるCO₂のリサイクルを主に行うものとして、マメ類の莢があげられる。リンゴの花の光合成活性は、生育と共に変化し、一定の傾向はみられない。また、スズメノカタビラ、ペレニアルライグラスの花は、光合成活性が高く、かつ稔実への寄与は著しい。上述したことから、穂、莢、果実、花の光合成とその生産的意義について、ここで取り上げた作物をみると、光合成活性と稔実への寄与の面から2群に分けることができよう。

次に、本論文でふれなかった、茎、葉鞘での光合成も含めると、CO₂吸収と固定に関係する器官、組織は、その種類の豊富なことを指摘できる。作物における物質生産上、光合成器官の寿命の長いことが、一般的に要求されるが、光合成器官の種類の豊富なことは、作物が、その生育過程で、継続的に物質生産を行いうる可能性を示している。すなわち、作物体における source と sink との結びつきは、葉序、花序をもとに維管束連絡によって体系づけられ、source の種類あるいは数の少ないほど、source の機能低下による影響は大きい。しかし、穂、莢を着生する作物にとっては、穂あるいは莢と、内包する種子との間に、葉身等との連絡につけ加わる恰好にて、source—sink unit の増加がもたらされる。このような source—sink unit の増加は、ある種類の source 機能について、その低下による影響をうけにくくしているものと考えられ、稔実向上に対する意義は大きいといえよう。

ここで、穂や莢等の光合成にもとづく物質生産を、source と sink との相互関係および光合成産物配分の面からみてみると、source と sink とが距離的に近接していることを指摘できる。このことは、作物体内における光合成産物の転流速度あるいは転流係数から考えた場合、時間当たりの光合成産物転流量が増し易い状態にあることを意味しており、穂や莢の生産的意義の顕著なことを示唆している。

(ほうじょうよしお 農業技術研究所生理遺伝部)

農業技術合本ファイル

定価 600円(円共)

44) Ong, C.K., K.E. Colvill and C. Marshall (1978): Ann. Bot. 42: 855~862.

45) Willmer, C.M. and W.R. Johnston (1976): Planta (Berl). 130: 33~37.