

## 酸素濃度が作物の光合成および生育におよぼす影響 第1報

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	福山, 正隆 武田, 友四郎 谷山, 鉄郎
巻/号	43巻2号
掲載ページ	p. 267-277
発行年月	1974年6月

## 酸素濃度が作物の光合成および生育におよぼす影響

### 第1報 数種の生育温度下での小麦と水稻の生育におよぼす酸素濃度の影響\*

福山正隆\*\*・武田友四郎\*\*・谷山鉄郎\*\*\*

(\*\*九州大学農学部・\*\*\*三重大学農学部)

近年、高等植物は、種により光合成的炭酸固定においてその速度ならびに反応過程が異なることが明らかにされ、2大別されることが示された<sup>4,8,11</sup>。その一つは光合成の初期産物として  $C_4$ -dicarboxylic acids を生成する  $C_4$ -dicarboxylic acid pathway を持った植物群であり、他の一つは初期産物として phosphoglyceric acid (PGA) を生成する Calvin cycle を持った植物群である。前者は  $C_4$  植物、後者は  $C_3$  植物として分類される。またトウモロコシのような  $C_4$  植物は水稻や小麦のような  $C_3$  植物より、一般的に高い光合成速度をもつ。さらに両型間の代謝の違いとしていくつかのものがあげられているが、最も重要なものに  $C_3$  植物において、光存在下でのみ作用する特殊な呼吸代謝過程すなわち、光呼吸が存在するのに対し、 $C_4$  植物ではこの代謝系の働きがほとんど無視されることである。現在までにその代謝経路はかなり明らかになっているが<sup>4,11</sup>、植物に対するこの代謝過程の役割については依然として不明である。光呼吸すなわち光下での炭酸ガスの放出の速度は正確に把握することは困難であるが、暗呼吸速度の3~5倍はある<sup>12</sup>ものと考えられている。暗呼吸さえ蓄積した炭水化物のかなりの量を消費することが知られており<sup>7</sup>、このことから推定すると光呼吸速度の大きな種 ( $C_3$  植物) は物質生産において、きわめて大きな損失をしているものと考えられる。

Forrester らや Jolliffe らは酸素が光呼吸系を刺激し、一度固定した炭酸ガスの再放出を高めること<sup>8,9</sup>、さらにまた Tregunna らや Ludwig らは、 $C_3$  植物において、酸素が carboxylation efficiency をも低めることを明らかにした<sup>6,10</sup>。従って、低酸素濃度下では、 $C_3$  植物のみかけの光合成速度はかなり増大することになる。

次にはこのことがらが、ひいては乾物の増大にまで結びつくか否かに興味もたれ、最初に実験を行なつ

たのが、Björkman である<sup>2</sup>。彼の実験によると、低酸素濃度 (2.5%  $O_2$ , 5%  $O_2$ ) 下で大豆と *Mimulus cardinalis* (いずれも  $C_3$  植物) を育成すると6日間で対照区 ( $O_2$  濃度を自然条件なみの21%にしたもの) に比べ約2倍の重さになり、一方トウモロコシでは対照区と変わらないという結果をえている。このことから低酸素濃度下では  $C_3$  植物の乾物の増加がおこることは確かであろう。

一般的に、ある期間の植物の乾物増加量はみかけの光合成速度とその植物のかかえている葉面積の大きさによつて、ほぼ決定づけられる。すなわち葉面積当りのみかけの光合成速度が等しくとも、ある期間に展開される葉面積の大小により乾物増加量は大きくちがつてくる。それゆえ、植物の生育に対するある要因のおよぼす影響を解析するには上述のことを考慮に入れてなされるべきであろう。

さて光呼吸速度は温度に影響され、高温ほど炭酸ガスの放出が大きくなるので、低酸素濃度下での個葉のみかけの光合成速度は対照区に比べて、高温 (30~35°C) になるほど大きくなる<sup>1,5</sup>。反対に、10~15°C 以下の低温では低酸素濃度下でも乾物の増加はほとんど対照区と変わらないが、ある場合にはこの関係は逆転してくる<sup>1,5</sup>。このような現象は個葉での、きわめて短時間でのことがらであり、長時間にわたる低酸素濃度下での温度と乾物増加との関係と平行しているのか否かは全く不明である。

以上の考えのもとに、著者らは作物の生育におよぼす酸素濃度の影響を、2~3の角度から解析した。なお植物材料として夏作物の水稻と冬作物の小麦を用いた。

### 材料および方法

#### 1. 植物の育成

実験材料は小麦 (ダンチコムギ) と水稻 (農林 18号) の幼苗を温度のみ調節された (光は自然光) ファイトロンで、小麦は冬期に、水稻は夏期に水耕培養したものを用いた。ファイトロンでの培養期間は少

\* 昭和48年11月30日受理

大要は第151回講演会 (昭和46年4月) において発表

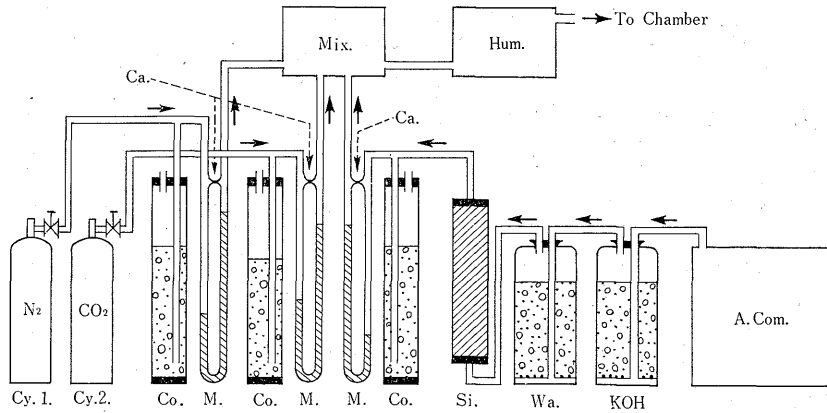


Fig. 1 Gas mixing apparatus controlling the desired oxygen and carbon dioxide concentration  
 Note Mix.: mixer, Hum.: humidifier, A. Com.: air compressor, Ca.: capillary tube, Cy.: cylinder, Co.: column tube which contains water to control pressure automatically, M.: manometer, Si.: silica gel, wa.: water solution, KOH: 10% KOH solution

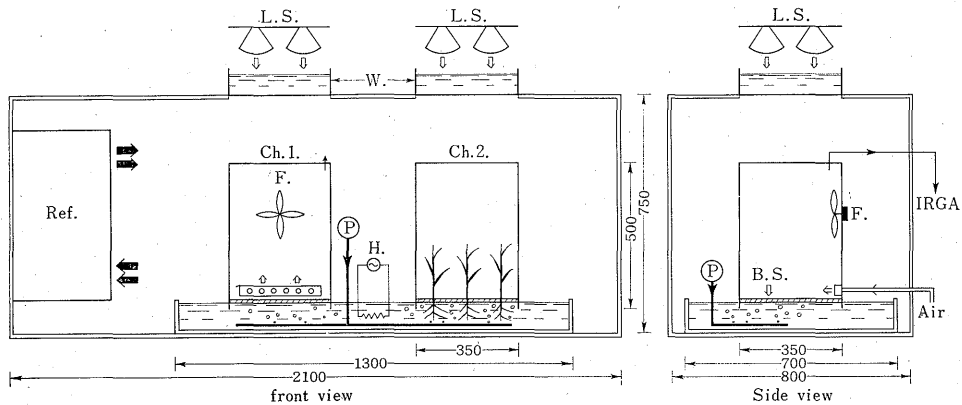


Fig. 2 The diagram of specially devised growth chambers and their environment controlling facilities

Note L. S.: light source (4×500 W incandescent lamps), W.: streaming water, Ref.: refrigerator, Ch.: chamber, P.: small air pump H.: Heater (500 W), B. S.: bubbled styrol board, F.: fan, IRGA: infra-red gas analyzer  
 Ch. 1. and Ch. 2. are entirely same type.

なくとも7日間はとつた。水耕液は木村氏液を用い、小型エアポンプ(水槽通気用)で通気した。なお育成温度は昼夜とも小麦の場合20°C、水稻の場合25°Cとした。実験開始時の植物の発育段階は7~10葉であった。

## 2. 実験装置

実験装置をfig.1と2に示した。ガス流通方式はopen systemを採用した。装置は数種のガス源、CO<sub>2</sub>吸収剤、乾燥剤(シリカゲル)、マンメーター式流量調整器、加湿器、アクリル製の培養室より構成された。所定の低酸素濃度はマンメーターを用いて、CO<sub>2</sub>

freeの乾燥空気に窒素ガスボンベからの窒素を加えて得た。また炭酸ガスはマンメーターを用いて炭酸ボンベから供給された。これらを混合した混合ガスは加湿器を通して、培養室に送られた。比較としての21% O<sub>2</sub>の空気は窒素混合を除いて、全く同様にして得られた(fig.1, 2)。2つの培養室からの空気のサンプリングは小型ポンプでなされ、交互に赤外線CO<sub>2</sub>分析器に導かれ、培養室内の炭酸ガス濃度が検出された。培養室は35×35×50 cm(高さ)で、内部に小さなファンを入れ、内部の炭酸ガス濃度を均一にして、それが常に300 ppmに保たれるようにマンメーター

で調整した。植物の葉温測定は葉身の裏面に銅—コンスタントの熱電対をセロハンテープではりつけてなされた。葉温の調整は培養室外の、すなわち温度調節室の温度を冷凍機を用いて、制御することによつてなされた (fig. 2)。この時、培養室内外の温度差は約 10°C で常に内部の方が高かつた。光源は各培養室上に 500 ワットの白熱ランプを 4 ケずつ取付けてえられた。光源と培養室の間には 10 cm の深さの水槽をもうけ、また 10°C 以下の低温の実験では 1 枚の赤外線吸収ガラス (厚さ 5 mm) を取付け、目的とする葉温をえた。以上の方法で、光強度は、培養室の底部で、20~30°C の葉温の場合約 45 Klx、5~10°C の場合約 25 Klx であつた。両培養室内の植物は根系の環境の違いをなくすために、同一の培養器で水耕された。

### 3. 実験手順

各実験の初めに、なるべく均一な 35 個の個体を選び、実験処理区として 15 個体、対照区として 15 個体を用い、5 個体を実験前の生育調査に用いた。実験前の生育調査から個体での乾物率と葉身重、葉鞘+莖重、根重の各器官の分配割合、それに specific leaf area を算出した。同時に処理個体を個体毎に、生体重を測定し、この値と上で算出した各比率を用いて、全ての実験個体の、実験前における全乾物重、葉身重、葉鞘+莖重、根重、それに葉面積の推定値を算出した。

各培養室内の植物は、発泡スチロール板に穴を開け、これにさし込み、脱脂綿で支持した。これによつて、水耕液への通気による空気が培養室へ侵入することをも防止した。各培養室内への空気の供給は毎分 7 l とし、明 12 時間、暗 12 時間として 7 日間育成した。実験後に、これらの植物の葉身重、葉鞘+莖重、根重、葉面積、分けつ数、草丈等を測定した。次に各個体の実験前推定値と実験後の実測値を用いて、“生長解析”を行なつた。生長解析としては相対生長率 (RGR)、純同化率 (NAR)、葉面積比 (LAR)、相対葉面積生長率 (RLGR) を算出した。

## 結 果

### I. 乾物重、葉面積等の増加

7 日間の実験期間における乾物重、葉面積等の生育パラメーターの値の増加を、小麦は table 1 に、水稻は table 4 にそれぞれ示した。

#### 小 麦

1. 乾物重の増加 低酸素濃度区と対照区での、小麦の個体当りの乾物重の増加 ( $\Delta W_T$ ) の差違を、低

酸素濃度区の対照区に対する割合で表わすと、5°C で 121%、10°C で 121%、20°C で 126%、25°C で 149%、30°C で 160% と各温度区とも 100% を越えており、低酸素濃度区が優つていることがわかつた (table 1)。低酸素濃度区の対照区に対する増加割合は 5°C の低温から 30°C の高温になるに伴つて増大した。小麦の葉身重の増加 ( $\Delta W_L$ ) の差違は同様に表わして、5°C で 138%、10°C で 125%、20°C で 129%、25°C で 176%、30°C で 124% とこれも低酸素濃度区が優つていた。その増加割合は 25°C 区を除くとほぼ等しく、24~38% であつた。葉鞘+莖重の増加 ( $\Delta W_S$ ) の差違は同様に表わして、5°C で 76%、10°C で 87%、20°C で 85%、25°C で 90%、30°C で 167% と 30°C 区を除くと、低酸素濃度区が 24~10% 劣つていた。30°C 区だけ逆に 67% 優つていた。根重の増加 ( $\Delta W_R$ ) の差違は同様に表わして 5°C で 133%、10°C で 194%、20°C で 180%、25°C で 221%、30°C で 296% であり、低酸素濃度区が優つていた。その増加割合は 5°C で 33% で、温度の上昇と共に増大して、30°C では 196%、すなわち対照区に対してはほぼ 3 倍の値になつた。

2. 分けつ数の増加 上述の乾物重の増加の項と同じ表示法を用いると、5°C で 100%、10°C で 98%、20°C で 105%、25°C で 33%、30°C で 182% であつた (table 1)。25°C の場合両区ともほとんど分けつしなかつたために、わずかな差が相対値で表現されたために大きな差として現われてきたものである。因みに、両区間には有意差はなかつた。従つて 30°C 以下では両区間に有意な差はなかつた。30°C 区では低酸素濃度区が 82% 優つていた。

3. 草丈の増加 これも上述の表示法で表わすと、5°C で 73%、10°C で 55%、20°C で 31%、25°C で 40%、30°C で 32% と各温度区とも低酸素濃度区が劣つていた (table 1)。その減少割合は 5°C で 27%、30°C で 68% であり、草丈の増加は植物があまり伸長しない低温では低酸素濃度下でもそれほど抑制されなかつたが、よく伸長する高温では相当に抑制されていた。

4. 葉面積の増加 葉面積の増加は table 1 に示したように 5°C で対照区  $40.0 \pm 24.9 (\text{cm}^2 \cdot \text{week}^{-1})$ 、低酸素濃度区  $-1.8 \pm 51.4$ 、10°C でそれぞれ  $54.6 \pm 8.6$ 、 $30.9 \pm 8.0$ ；20°C でそれぞれ  $65.6 \pm 9.4$ 、 $33.1 \pm 5.4$ ；25°C でそれぞれ  $76.1 \pm 42.5$ 、 $31.2 \pm 30.9$ ；30°C でそれぞれ  $4.8 \pm 32.5$ 、 $29.0 \pm 27.9$  であつた。30°C 区を除いて各温度区とも低酸素濃度の方が著し

Table 1 The effect of oxygen concentration under various leaf temperatures on the increase of growth parameters of wheat for a week in 300 ppm CO<sub>2</sub> and 25 Klx (at 5 and 10°C) or 45 Klx (at 20, 25 and 30°C)

Leaf Temp. C°	O <sub>2</sub> Concent. %	ΔW <sub>T</sub> mg	ΔW <sub>L</sub> mg	ΔW <sub>S</sub> mg	ΔW <sub>R</sub> mg	ΔTiller numberr	ΔPlant height cm	ΔLeaf area cm <sup>2</sup>	ΔRoot length cm
5	21	129±25	63.3 ±28.1	63.4 ±16.4	16.3 ±5.2	0.20 ±0.30	1.27 ±0.96	40.0 ±24.9	-1.80 ±3.31
	2.5	155±28	87.1 ±20.6	47.9 ±9.0	21.7 ±9.4	0.20 ±0.40	0.93 ±0.87	-1.8 ±51.4	0.33 ±5.06
	(2.5/21), %	121	138	76	133	100	73	—	—
	Sig.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS
10	21	339±34	201±16	143±17	54±12	3.47 ±0.53	5.00 ±1.47	54.6 ±8.6	2.13 ±2.42
	2.5	488±34	251±18	125±12	105±12	3.40 ±0.49	2.73 ±1.06	3.09 ±8.0	1.40 ±1.89
	(2.5/21), %	121	125	87	194	98	55	57	—
	Sig.	**	**	NS	**	NS	*	**	NS
20	21	495±63	239±34	150±20	106±16	2.80 ±0.46	8.40 ±1.09	65.6 ±9.4	1.33 ±2.60
	2.5	622±71	307±39	128±16	191±23	2.93 ±0.47	2.60 ±0.88	33.1 ±5.4	1.53 ±1.31
	(2.5/21), %	126	129	85	180	105	31	51	—
	Sig.	*	*	NS	**	NS	**	**	NS
25	21	114±28	40.1 ±12.5	44.9 ±15.3	23.5 ±6.6	0.40 ±0.27	6.00 ±1.27	76.1 ±42.5	-1.47 ±1.50
	2.5	170±33	70.7 ±21.4	40.5 ±10.6	51.9 ±9.7	0.13 ±0.28	2.67 ±1.27	31.2 ±30.9	-1.80 ±1.67
	(2.5/21), %	149	176	90	221	33	40	—	—
	Sig.	*	*	NS	**	NS	**	NS	NS
30	21	717±65	355±29	241±25	102±21	2.60 ±0.66	4.20 ±1.33	4.8 ±32.5	1.73 ±2.30
	2.5	1146±177	441±71	403±65	302±59	4.73 ±0.98	1.33 ±1.16	29.0 ±27.9	4.07 ±1.87
	(2.5/21), %	160	124	167	296	182	32	—	—
	Sig.	**	*	**	**	**	**	NS	NS

Note Symbol Δ denotes increase of each value for a week.

Each value denotes mean±95% confidence interval of the mean.

Sample number is 15 plants.

Sig.: significant, \* significant at 5% level and \*\* at 1% level.

NS: Not significant. W<sub>T</sub>: total dry weight of single plant, W<sub>L</sub>: leaf blade weight of single plants, W<sub>S</sub>: stem and leaf sheath weight of single plant, W<sub>R</sub>: root dry weight of single plant.

く劣っていた。30°C区が他の区と異なった結果になったことについては次のように推測した。高温では葉身の展開および枯死が速くまた低酸素濃度下の葉身は対照区(21% O<sub>2</sub>)のそれより枯死がやや遅いことが観察された。したがって30°Cという高温の場合、新しく展開した葉面積は低酸素濃度区より対照区の方が多にかかわらず、速く枯死するため緑葉の現存葉面積は低酸素濃度区の方が対照区より多くなった。

5. 根長の増加 根長の増加を最長根長の増加で表わしたのが table 1 の ΔRoot length であるが、

各温度区とも両区で差違はみられなかった。

6. 乾物率 table 2 に実験終了時の乾物率を温度別に示した。低酸素濃度区の乾物率は30°Cを除いて各温度区とも高い値であった。また両区とも10°C, 20°Cで乾物率は低い値となり、それより温度が低く、あるいは高くなるとその値は高くなった。各器官別の乾物率を table 3 に示した。葉身の乾物率は5°C, 25°Cの両温度区とも、低酸素濃度区が対照区を大きく上回った。葉鞘+茎の乾物率は5°C区では両区、大差ないが、25°C区では低酸素濃度区が数%高い値

Table 2 The effect of oxygen concentration on dry-fresh weight ratio of wheat after treatment for a week under various leaf temperatures

Leaf Temp. °C \ O <sub>2</sub> %	5	10	20	25	30
21	14.1 ±0.5	9.7 ±0.2	10.3 ±0.2	11.2 ±0.7	13.0 ±0.3
2.5	16.1 ±0.7	11.8 ±0.4	11.8 ±0.6	14.0 ±0.8	12.5 ±0.4
Significant	**	**	**	**	NS

Note \*\*: Significant at 1% level

NS: Not Significant

Table 3 The effect of oxygen concentration on dry-fesh weight ratio of wheat after treatment for a week at 5°C and 25°C leaf temperatures

Leaf Temp. °C	O <sub>2</sub> %	Leaf blade %	Leaf sheath + Stem %	Roots %
5	21	16.1±0.5	14.4±0.7	10.7±0.7
	2.5	21.3±1.0	14.0±0.7	11.7±1.1
	Sig.	**	NS	NS
25	21	13.3±0.6	11.7±1.9	8.3±0.5
	2.5	21.0±1.7	14.2±1.3	9.2±0.7
	Sig.	**	*	*

Note \*, \*\*: Significant at 5% or 1% level, respectively

Table 4 The effect of oxygen concentration under various leaf temperatures on the increase of growth parameters of rice plant for a week in 300 ppm CO<sub>2</sub> and 45 Klx

Leaf Temp. °C	O <sub>2</sub> Concent. %	ΔW <sub>T</sub> mg	ΔW <sub>L</sub> mg	ΔW <sub>S</sub> mg	ΔW <sub>R</sub> mg	ΔTiller number	Plant height cm	ΔLeaf area cm <sup>2</sup>
20	21	325±39	99±12	161±20	65±10	—	7.7±1.3	21.7±4.7
	2.5	420±58	120±26	202±26	105±22	—	5.2±1.0	23.3±4.6
	(2.5/21), %	129	121	125	163	—	67	108
	Sig.	**	NS	*	**	—	**	NS
25	21	701±99	216±29	326±55	140±23	—	14.9±1.7	50.4±5.9
	2.5	897±123	220±35	447±62	210±36	—	5.9±1.7	38.4±7.1
	(2.5/21), %	128	102	137	150	—	39	76
	Sig.	**	NS	**	**	—	**	**
30	21	318±41	150±22	133±16	50±20	—	2.8±1.4	40.0±5.6
	2.5	525±69	155±23	295±32	76±37	—	2.1±0.7	27.7±6.0
	(2.5/21), %	165	103	240	153	—	74	69
	Sig.	**	NS	**	NS	—	NS	**

Note Each symbol is followed to table 1

であつた。根の乾物率は低酸素濃度区が若干高い値であつたが、大差なかつた。

水 稲

1. 乾物重の増加 小麦の場合と同様に、低酸素濃度区と対照区での水稻の個体当りの乾物重の増加(ΔW<sub>T</sub>)の差違を、低酸素濃度区の対照区に対する割合で表わすと、20°Cで129%、25°Cで128%、30°Cで165%といずれの温度でも100を越え、低酸素濃度区が優つていた(table 4)。また低酸素濃度区の対照区に対する増加割合は20°C、25°Cで28~29%、30°Cで65%と、小麦と同様、高温側で大きかつた。

次に葉身重の増加(ΔW<sub>L</sub>)の差違は同様に表わして、20°Cで121%、25°Cで102%、30°Cで103%であつた。20°Cで低酸素濃度区が20%大きかつたが、いずれの温度区も有意差はなかつた。葉鞘+茎重の増加(ΔW<sub>S</sub>)の差違は同様に表わして、20°Cで125%、

25°Cで137%、30°Cで240%であつた。その増加割合は高温ほど高い値となり、30°Cでは低酸素濃度区が2.4倍もの値になつた。根重の増加(ΔW<sub>R</sub>)の差違は同様に表わして、20°Cで163%、25°Cで150%、30°Cで153%と各温度区ともほぼ同様に、50~60%の増大を示した(table 4)。

2. 草丈の増加 これも上述の表示法で表わすと、20°Cで67%、25°Cで39%、30°Cで74%と各温度区とも低酸素濃度区が劣つていた(table 4)。その減少割合は20°Cで30%強、25°Cで60%強、30°Cで30%弱であつた。

3. 葉面積の増加 これも上述の相対値で表わすと、20°Cで108%、25°Cで76%、30°Cで69% (あつた(table 4)。20°Cでは両区ともほぼ等しく、温度上昇とともに、低酸素濃度区が減少し、30°Cでは30%の減少となつた。

4. 乾物率 小麦と同様に実験終了時の乾物率を table 5 に示した. 水稻の乾物率は 20°C, 25°C, 30°C 区とも低酸素濃度区が数%高い値をとり, 両区とも低温 (20°C) の方が低い値で, 高温になるほど高い値となった.

II. 生長解析

本実験は小麦と水稻を材料としてすすめたものであるが, 温度段階が各々 5, 3 段階あり, 1 段階の実験に約 20 日間を要している. 実験準備の都合により, 全処理区を同時に進めることが出来なかつたため, 一種類の植物についても実験開始から終了まで数カ月を要した. 用いた材料はいずれも幼植物時代 (7~10 葉期) のものであり, 各区とも出来るだけ均一な age と stage のものを用いるように努めたが, 均一さの程度は必ずしも充分とはいえなかつた. つまり age の違いや発育段階の違いによる各温度区間の植物体の大きさの違いはある程度, 避けがたかつた. このように乾物重のかなり相違するものを同時に比較するためには生長解析の手法が有効な方法であり, また緒言で述べた考えにより, この手法を採用した. なお結果は

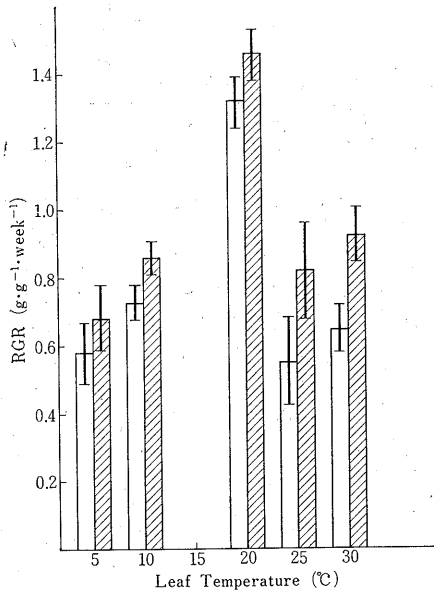


Fig.3 The effect of oxygen concentration under various leaf temperatures on RGR of wheat for a week in 300 ppm CO<sub>2</sub> and 25 Klx (at 5 and 10 °C) or 45 Klx (at 20, 25 and 30 °C)

□ control (21% O<sub>2</sub>)  
 ▨ low oxygen concentration (2.5% O<sub>2</sub>)  
 ┆ 95% confidence interval of the mean

平均 ±95% 信頼区間として表わした.

小麦

1. 相対生長率 (RGR) 小麦での RGR は 5°C で, 対照区 0.579±0.050(g·g<sup>-1</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 0.682±0.050; 10°C でそれぞれ, 0.715±0.032, 0.853±0.027; 20°C でそれぞれ, 1.32±0.04, 1.46±0.04, 25°C でそれぞれ, 0.552±0.076, 0.820±0.079; 30°C で 0.644±0.041, 0.925±0.044 であつた (fig. 3). 両区とも温度上昇とともに RGR は増大し, 生育適温とみられる 20°C で最高値となり, それ以上では減少を示した. 両区の差違はいずれの温度区でも低酸素濃度区が優つており, また有意差があつた. その差は table 6 に示したように, 高温ほど大きかつた.

2. 純同化率 (NAR) NAR は 10°C で対照区 0.357±0.018(g·dm<sup>-2</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 0.501±0.027, 20°C でそれぞれ 0.624±0.032, 0.856±0.073 と両温度区において, 低酸素濃度区が優つていた (table 7).

3. 葉面積比 (LAR) LAR は 10°C で対照区 2.00±0.059 (cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 1.70

Table 5 The effect of oxygen concentration on dry-fresh weight ratio of rice plant after treatment for a week under various leaf temperatures

Leaf Temp. °C	20	25	30
O <sub>2</sub> %			
21	15.5±1.0	16.4±0.5	17.3±0.6
2.5	16.8±0.6	18.0±0.7	20.1±1.2
Significant	*	**	**

Note \*, \*\*: Significant at 5% or 1% level, respectively

Table 6 Difference of RGR between at 2.5% O<sub>2</sub> and 21% O<sub>2</sub> under various leaf temperatures on wheat and its relative value at each temperature to one at 30°C

L. T. °C	5	10	20	25	30
ΔRGR (g·g <sup>-1</sup> ·wk <sup>-1</sup> )	0.103	0.138	0.140	0.268	0.281
Relative value (%)	36.7	49.1	49.8	95.4	100

Note L. T. denotes leaf temperature  
 ΔRGR denotes (RGR at 2.5% O<sub>2</sub>) - (RGR at 21% O<sub>2</sub>)  
 Relative value denotes relative value of RGR at each temperature to RGR at 30°C

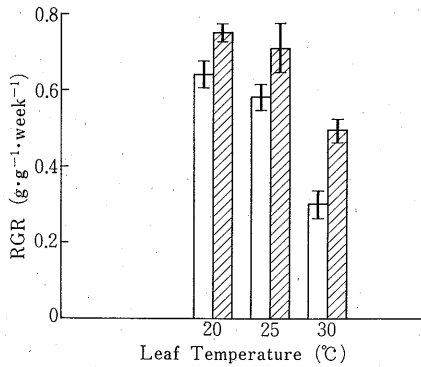


Fig.4 The effect of oxygen concentration under various leaf temperatures on RGR of rice plant for a week in 300 ppm CO<sub>2</sub> and 45 Klx  
 □ control (21% O<sub>2</sub>)  
 ▨ low oxygen concentration (2.5% O<sub>2</sub>)  
 ┆ 95% confidence interval of the mean

Table 7 The effect of oxygen concentration under 10 and 20°C (leaf temperature) on NAR, LAR and RLGR of wheat

L. T. °C	O <sub>2</sub> %	NAR g·dm <sup>-2</sup> ·week <sup>-1</sup>	LAR cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> ·week <sup>-1</sup>	RLGR cm <sup>2</sup> ·cm <sup>-2</sup> ·week <sup>-1</sup>
10	21	0.357 ± 0.018	2.00 ± 0.059	0.486 ± 0.062
	2.5	0.501 ± 0.027	1.70 ± 0.053	0.320 ± 0.040
	Sig.	**	**	**
20	21	0.624 ± 0.032	2.13 ± 0.063	0.824 ± 0.054
	2.5	0.856 ± 0.073	1.75 ± 0.203	0.479 ± 0.050
	Sig.	**	**	**

Note \*, \*\*: Significant at 5% or 1% level, respectively

±0.053, 20°C で対照区 0.624±0.032, 低酸素濃度区 0.856±0.073 であった (table 7). 両温度区とも低酸素濃度区が劣っていた。

4. 相対葉面積生長率 (RLGR) RLGR は 10°C で対照区 0.486±0.062 (cm<sup>2</sup>·cm<sup>-2</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 0.320±0.040, 20°C でそれぞれ 0.824±0.054, 0.479±0.050 であった (table 7). 両温度区とも低酸素濃度区が劣っていた。

水 稻

1. 相対生長率 (RGR) 水稻での RGR は 20°C で対照区 0.637±0.0361 (g·g<sup>-1</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 0.750±0.022, 25°C でそれぞれ 0.581±0.035, 0.707±0.067, 30°C でそれぞれ 0.302±0.036, 0.494

Table 8 Difference of RGR between at 2.5% O<sub>2</sub> and 21% O<sub>2</sub> under various leaf temperatures on rice plant and its relative value at each temperature to one at 30°C

L. T. °C	20	25	30
ΔRGR (g·g <sup>-1</sup> ·week <sup>-1</sup> )	0.113	0.126	0.192
Relative values (%)	59	66	100

Note Each symbol is followed to table 6.

Table 9 The effect of oxygen concentration under various leaf temperatures on NAR, LAR and RLGR of rice plant

L. T. °C	O <sub>2</sub> %	NAR g·dm <sup>-2</sup> ·week <sup>-1</sup>	LAR cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> ·week <sup>-1</sup>	RLGR cm <sup>2</sup> ·cm <sup>-2</sup> ·week <sup>-1</sup>
20	21	0.709 ± 0.042	0.901 ± 0.019	0.468 ± 0.056
	2.5	0.883 ± 0.036	0.852 ± 0.024	0.482 ± 0.057
	Sig.	**	**	NS
25	21	0.587 ± 0.042	0.994 ± 0.023	0.430 ± 0.047
	2.5	0.803 ± 0.083	0.885 ± 0.019	0.344 ± 0.027
	Sig.	**	**	**
30	21	0.416 ± 0.049	0.727 ± 0.012	0.553 ± 0.049
	2.5	0.813 ± 0.066	0.611 ± 0.018	0.421 ± 0.057
	Sig.	**	**	**

Note \*, \*\*: Significant 5% or 1% level, respectively

NS: Not significant

±0.032 であった (fig.4). 両区ともそれぞれ, 20°C 区と 25°C 区とはその値は変わらないが, 30°C の高温になると大きな減少があった. いずれの温度区とも低酸素濃度区が対照区に比べて, 優っていた. 両区の差は table 8 に示したように高温ほど大きかった。

2. 純同化率 (NAR) NAR は 20°C で対照区 0.709±0.042 (g·dm<sup>-2</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 0.883 ± 0.036, 25°C でそれぞれ 0.587±0.042, 0.803 ± 0.083, 30°C でそれぞれ 0.416±0.049, 0.813±0.066 であった (table 9). いずれの温度区とも低酸素濃度区が優っており, 両区の差は高温ほど大きかった。

3. 葉面積比 (LAR) LAR は 20°C で対照区 0.901±0.019 (cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>·week<sup>-1</sup>), 低酸素濃度区 0.852 ± 0.024, 25°C でそれぞれ 0.994±0.023, 0.885 ± 0.019, 30°C でそれぞれ 0.727±0.012, 0.611±0.018 であった (table 9). いずれも低酸素濃度区が劣つて



いた。

4. 相対葉面積生長率 (RLGR) RLGRは20°Cで対照区  $0.468 \pm 0.056 (\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{week}^{-1})$ , 低酸素濃度区  $0.482 \pm 0.057$ , 25°Cでそれぞれ  $0.430 \pm 0.047$ ,  $0.344 \pm 0.027$ , 30°Cでそれぞれ  $0.553 \pm 0.049$ ,  $0.421 \pm 0.057$  であつた (table 9). 低温の20°Cでは両区に有意な差はなかつたが, 高温になるほど低酸素濃度区が劣つていた。

## 考 察

1. 光呼吸抑制の持続 小麦と水稻を低酸素濃度下で培養すると, 実験した全温度範囲 (5~30°C) 内で, 対照区 (21% O<sub>2</sub>) に比較して, 相対生長率 (RGR) は増大した (fig. 3, 4). 相対生長率は純同化率 (NAR) と葉面積比 (LAR) との積であるから, これら2つのパラメーターによつて決定される. 両種とも低酸素濃度下では NAR が著しく増大し, 一方 LAR は減少する (table 7, 9). 従つて低酸素濃度下での RGR の増大は LAR の減少にもかかわらず, NAR の著しい増大によりもたらされたことになる. NAR はある期間の単位葉面積当りの乾物増加量であるので, 概念的にはこれは明期の光合成量から暗期の呼吸量を差引いた値がある期間にわたつて, 積分したものと考えられる. ここで, 呼吸速度が低酸素濃度 (2.5% O<sub>2</sub>) 下でも対照区 (21% O<sub>2</sub>) と変わらない<sup>9)</sup> ものと仮定すると, NAR が高いということは, みかけの光合成速度が高いことにつながる. (この仮定の妥当性に関しては続報で考察したい. ここでは, 以下これを前提として考察する.) 個葉レベルでのみかけの光合成速度が, 低酸素濃度下で, 光呼吸の抑制等によつて, 高くなるという現象が長時間持続して, その結果, RGR が増大したことを示している.

2. 低温下での光呼吸 低温 (10°C 以下) 下でも, 低酸素濃度下では NAR の増大, RGR の増大が起きている (fig. 3, table 7) ので, やはり低温でもかなりの光呼吸があり, 低酸素濃度下で, これが抑制されているものと思われる. これは Jolliffe ら<sup>9)</sup> による, 大豆での実験, 秋田ら<sup>1)</sup> による, 大麦での実験と矛盾する. しかしこれは, 彼らの測定が, 植物を急に低温下におき, 短時間でおこなつたものであるためではないかと思われる. いまだ植物が低酸素濃度下では, その環境に馴化していないために, 対照区 (21% O<sub>2</sub>) よりみかけの光合成が低くなつたのではないかと推測される.

3. RGR の温度反応パターン 酸素濃度の低下

による RGR の増加割合は両種とも高温 (30°C) ほど大きかつた (table 8). 光呼吸は高温 (30~35°C) ほど大きく, 従つてこれの抑制効果も高温ほど大きくなると考えられる. 上述の実験事実は, 低酸素濃度下でのみかけの光合成速度と対照区 (21% O<sub>2</sub>) のそれとの差は高温ほど大きくなるという短時間でみられる生理反応<sup>1,9)</sup> がこの長時間の生育期間にもつづいていることを暗示するものである. しかしながら, 低酸素濃度下での RGR そのものは両種とも20°Cで最高値をとり, 高温になると減少した. (この原因としては高温下では暗呼吸が高くなることも一因であろう). 短時間での光合成測定の結果によると低酸素濃度下ではみかけの光合成速度は高温ほど高い値となる<sup>1,9)</sup>. しかしながら上述のことは短時間での光合成測定の結果が長時間の生育では追従できないことを暗示する. こうしたことは低酸素濃度下での培養であつてもやはりその植物の生育適温付近で良好な生育を示すものであろう.

4. 葉面積生長率の減少 上述の生長解析で LAR が低酸素濃度下では対照区 (21% O<sub>2</sub>) に比べ減少するが, これは RLGR の低下 (table 7, 9), すなわち葉面積の生長速度の減少によるものであろう. この低酸素濃度下で, 葉面積の拡大が鈍ることは乾物生産にとっては致命的なできごとである. こうしたことが, 光呼吸を抑制したためによるのかどうか, 興味ある問題を提起しているが, 詳細は次報で解明したい.

5. 乾物率 上述のように低酸素濃度下では, 乾物重の増加が対照区に比べ, 大きいのに対し, 葉面積の増加や草丈の伸びが小さいことから, 同化産物が植物体内に密に詰つていることが考えられる. これを乾物率 (table 2, 3, 5) でみるならばやはり数%, 低酸素濃度下で高い値になつている. 生育適温とみなされる20°C付近で乾物率が両区ともかなり低いこと等を考慮すると, 低酸素濃度下でこの値が高くなることは, 好ましい傾向でないのかもしれない.

6. 増加した乾物の分配 低酸素濃度下では, 乾物増加量が5~30°Cの全温度域で増加した (table 1, 4) が, その対照区より余分の増加乾物の各器官への分配は, 両種で多少異なつている. 小麦ではそれは葉身と根重に回され, 30°C区を除くと葉鞘+茎には回されていない (table 1). 一方水稻では主に葉鞘+茎と根に回されている (table 4). この相違の原因は確かではないが, 種の特性的の違いにもとづくものではないかと考えている. すなわち水稻では麦類と違い, 出穂までかなりの貯蔵養分を茎に蓄積し, 出穂後に

それを穂へと転流する性質がある<sup>9)</sup>。このようなことから、水稻では同化した同化産物はまずは葉鞘、さらには茎へと転流していき、そこに一旦蓄積される結果、葉鞘+茎重の増加となるものと考えられる。

### 摘 要

著者らは  $C_3$  植物の小麦と水稻を、低酸素濃度下で、数段階の温度区を設けて育成し、低酸素濃度が植物の生育におよぼす影響について、主に“生長解析法”により解析した。得られた結果および考察は次のように要約される。

1. 低酸素濃度下では、対照区 (21%  $O_2$ ) と比較して、乾物増加量 ( $\Delta W_T$ ) および RGR が全温度域 (5~30°C) にわたって増大し、反対に草丈の伸びと葉面積の増加が減少した。

2. 低酸素濃度下では、両種とも、純同化率 (NAR) が全温度域にわたって、著しい増大を示した。このことより、光呼吸の抑制等によるみかけの光合成速度の昂進が、植物の長時間の生育においても持続しているものと考察した。

3. また低温 (10°C 以下) 下で、NAR, RGR, が低酸素濃度下の方が優つているので、 $C_3$  植物は低温でもかなりの光呼吸を行つているものと推測した。

4. 短時間のみかけの光合成速度の測定では、低酸素濃度下で、高温になるほど (30~35°C) 高くなると報告されているが、ここでの低酸素濃度下での RGR は、両種とも 20°C で最高値をとり、それより高温でも低温でも減少した。このことより、低酸素濃度下においても、瞬間値としてのみかけの光合成速度の適温と生育適温とは異なるものであると考察した。しかしながら、低酸素濃度による光呼吸の抑制等の効果はやはり高温の方が大きいことがわかった。

5. 相対生長率 (RLGR) が低酸素濃度下では対照区に比べ減少するために、これが LAR を減少させ、RGR を引き下げる要因となつていることがわかった。低酸素濃度下の RGR は LAR の減少を、NAR の著しい増大により補償され、対照区より大きい値となつていることがわかった。

6. 低酸素濃度下の植物が対照区のそれよりも多く蓄積した乾物の各器官への分配の仕方は、両種で多少異なり、小麦の場合、その余剰乾物は葉身と根に、水稻の場合、葉鞘+茎と根に回されていることがわかった。これは両種間の生育特性の相違にもとづくものではないかと考察した。

おわりに、本研究の遂行に当たり、終始、適切な助

言と批判をいただいた九州大学、山田芳雄助教授、井之上準助手、農技研、今井秀夫技官および宮崎大学、池田一助教授、ならびに九州大学栽培研究室の諸氏に、心から感謝の意を表わすものである。

### 引用文献

1. AKITA, S. and A. MIYASAKA 1969. Studies on the difference of photosynthesis among species. II. Effect of oxygen-free air on photosynthesis. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 38 : 525—534.
2. BJÖRKMAN, O. 1967. Effect of oxygen concentration on dry matter production in higher plants. Carnegie Inst. Washington Yearb. 66 : 228—230.
3. FORRESTER, M. L., G. KROTKOV and C. D. NELSON 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. Plant Physiol. 41 : 422—427.
4. HATCH, M. D., C. B. OSMOND and R. O. SALTIER 1971. Photosynthesis and photorespiration. Wiley-Interscience, a Division of John Wiley & Sons. New York.
5. JOLLIFFE, P. A. and E. B. TREGUNNA 1968. Effect of temperature,  $CO_2$  concentration and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. Plant Physiol. 43 : 902—906.
6. LUDWIG, L. J. and D. T. CANVIN 1971. The rate of photorespiration during photosynthesis and the relationship of the substrate of light respiration to the products of photosynthesis in sunflower leaves. Plant Physiol. 48 : 712—719.
7. 武田友四郎・玖村敦彦 1957. 水稻における収量成立過程の解析。(I). 窒素条件が葉面積、同化能率及び呼吸能率に及ぼす影響。(II) 受光態勢並に物質生産経過に及ぼす窒素条件の影響について。日作紀, 26 : 165—175.
8. 武田友四郎・福山正隆 1971. イネ科植物における光合成に関する研究。第1報。イネ科植物の亜科レベルにおける光合成速度とその系統関係。日作紀, 40 : 12—19.
9. 田中 明 1960. 稲の形態と栄養。松尾孝嶺編,

- 稲の形態と機能. 農業技術協会. 東京. 39—85.
10. TREGUNNA, E. B., G. KROTKOV and C. D. NELSON 1966. Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. *Physiol. Plant.* **19**: 723—733.
11. ZELITCH, I. 1971. Photosynthesis, photorespiration and plant productivity. Academic Press, New York.
12. ZELICH, I. and P. R. DAY 1973. The effect on net photosynthesis of pedigree selection for low and high rate of photorespiration in tobacco. *Plant Physiol.* **52**: 33—37.

## Studies on the Effects of Oxygen Concentration on the Photosynthesis and the Growth of Crop Plants

### I. The effects of oxygen concentration under various growth temperatures on the growth of wheat and rice plants

Masataka FUKUYAMA\*, Tomoshiro TAKEDA\* and Tetsuro TANIYAMA\*\*

(*Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka\* and Faculty of Agriculture, Mie University, Tsu\*\**)

#### Summary

The present study was conducted to clarify the effects of oxygen concentration under various leaf temperatures on the growth of wheat and rice plants ( $C_3$ -plants). Seedlings of both species were grown for 7 days in specially devised growth chamber equipped with water culture facilities, under 2.5%  $O_2$ , 0.03%  $CO_2$  and 21%  $O_2$ , 0.03%  $CO_2$ , and at light intensity 45 Klx (at 20, 25 and 30°C leaf temperature) or 25 Klx (at 5 and 10°C) under a regime of 12 hr light and 12 hr darkness. The growth parameters of the plants were investigated at the start and the end of each experiment. The results obtained are summarized as follows:

1. The dry matter production ( $\Delta W_T$  and RGR) was enhanced in both species under overall leaf temperatures, and plant height and leaf emergence were somewhat inhibited except at 30°C in wheat and 20°C in rice plant with low oxygen concentration.

2. NAR of both species enlarged extremely at low oxygen concentration under overall leaf temperatures. According to these results, it can be deduced that acceleration of the apparent photosynthetic rate at low oxygen concentration, due to suppression of the photorespiration et al., persists for a long time.

3. NAR and RGR were enhanced under low leaf temperatures (5 and 10°C) at low oxygen concentration, therefore these results suggest that the function of photorespiratory mechanism still may continue under low leaf temperature.

4. It has been shown that the apparent photosynthetic rate increases at low oxygen concentration with leaf temperature increases, and it reaches maximum rate at 30~35°C. However, RGR of both species at low oxygen concentration in this experiment was greatest at 20°C and it decreased with falling or rising temperature. It is considered that at low oxygen concentration the optimum temperature for the apparent photosynthetic rate as momentary value does not fit the maximum growth of plants. On the other hand, difference between RGR at low oxygen concentration and RGR at normal air was greater under higher temperature, hence it can be explained that the effect of suppression of the photorespiration et al., on the dry matter production is greater under higher temperature.

5. RLGR was reduced under low oxygen concentration, and subsequently decreasing of LAR came out. In spite of decrease of LAR, RGR was increased through greater increase of NAR under low oxygen concentration.

6. The surplus dry matter in plants under low oxygen concentration ( $\Delta W$  at 2.5%O<sub>2</sub>— $\Delta W$  at 21% O<sub>2</sub>) was allotted to leaf blades and roots in wheat, and leaf sheaths+stems and roots in rice plant, respectively. It may be considered that above difference was based on the characteristics of species.