

# 植物群落に於ける植物生産 に関する生理生態学的研究

## 第1報 大豆の生長に応じて生ずる葉の光 合成生産についての基礎的研究

楠元 司・篠崎 美成

Tsukasa KUSUMOTO and Narumi SHINOSAKI

### Physiological and ecological studies on the plant productions in plant communities.

#### 1. Fundamental studies on the photosynthetic productions of their leaves appeared with the Soybean growth.

#### 緒 言

植物の物質生産に結果する植物生産の研究は、農学等の応用方面に於ては早くから部分的に行われて来ているが、之は主として人工的に管理された植物を対照にしたもので植物全般には涉つていない。而るに個体植物並に植物群落の物質生産に対しては Boysen Jensen (1932) の詳細な研究があり、将来に於ける植物群落学の新方向を予想している。之に対して最近になり門司、佐伯 (1953) は、生理学的に基礎づけられたこの物質生産をもとにして植物群落学の研究特に未だその内部構造の研究は方法論的に定見がないと言われる (鈴木, 1954) 時に、この方面に対する新しい研究方向を見出し多大の成果を収めている。尙 Walter (1948, 1949) も物質生産に対する基礎的研究を行っている。

こゝに言う植物生産は生理学的な取扱をする物質生産に基礎をおくのは勿論であるが、それを広義に解釈して植物の種子発芽より種子を生産し、その一生を終る迄の全生産を意味し、個々の事象である生長、成形、広義の生殖等は之に包含される。それ故に植物生産の生態的取扱をする場合には勢い之等の個々の事象と環境との関係が大きく植物生産に影響して来る事は必然である。亦生理学的取扱いをするとすれば、之亦個体生態学的取扱いになるのも止むをえないが、自然状態下に於ける個体植物が環境に支配されて生長、成形、生殖を行い子孫繁栄をなし植物群落を形成しているのであるから植物生産の研究には以上の様な取扱いをしても差支えないと思われる。其の上個体と群落の結びつけには之等と平行して刈取法による standing crop 的な取扱をなす事が必要であると思われる。この様な植物生産をもとにして植物群落の構造、推移及環境指標的 (Weaver 1924) 等の解析的研究が出来るものと信ずる。

植物生産の根源は光合成に由来する事は言う迄もない。従来光合成に対する研究は多数見られるが主として純生理学的研究であり特に緑藻を使用しての研究が多く、高等植物に対するものは割合

に少い (Bonner and Galston, 1952)。而るに高等植物の葉を使用して光合成を測定する場合にその現象が直に純粹な意味の光合成の機作に関するものと見なされない (田宮, 1934) と言う。それ故に其処に亦生態的な意味が生ずる理由があると思われる。今迄同一種の間にも個体差があると言われ亦測定値の一致しない結果が見られるが、之等は勿論環境条件の相違によるのたろうが若し同じ環境に生育している同一種の植物の間に差があるとすれば如何なる理由によるのか、それについては多数の原因が考えられるが、その中主として葉の位置、年令及植物の生育期間中の光合成の週期性について実験を行つた。その結果から光合成測定に使用する葉の選択に対する一資料が得られると同時に物質生産の算出の基礎となる各葉の光合成量を把握する事が出来る。之等の目的を以て本研究を行つた。以上の様な問題に対して Singh and Lal (1935), 三井 (1938, 1939), Sande-Bakhuyzen (1937) 野口 (1938), Spaning (1941), Jacob and Alten (1942), Freeland (1952), 鈴木 (1953) の報告がある。

#### 実験材料並方法

使用植物は春播大豆の秋田品種で5月25日に予め1000倍昇汞水で種子消毒し大型硝子皿上 (室温) で発芽した1週間後の発芽種子を畑地に移植した。畑地は当研究室南側の陽当りの良好な所を選び標準区、試験区共約3坪の面積とし隣接して設けた。土壤は粘土質で基肥及生育期間中の追肥は全然行わなかつた。

標準区は株間1m間隔とし1株1本植として十分浴光出来る様にした。試験区は株間10cm間隔の正条植とし人工群落を作つた。両区共同化測定用の葉は順次生長と共に現われた完全成熟したと思われるものを使用し、子葉を除き下方より最初に現われた葉を1葉とし順次上方に一連番号を附して葉位を現わした。尙両区共中耕除草を全然行わなかつたので多少の雑草が出現したが実験上何等支障はなかつた。

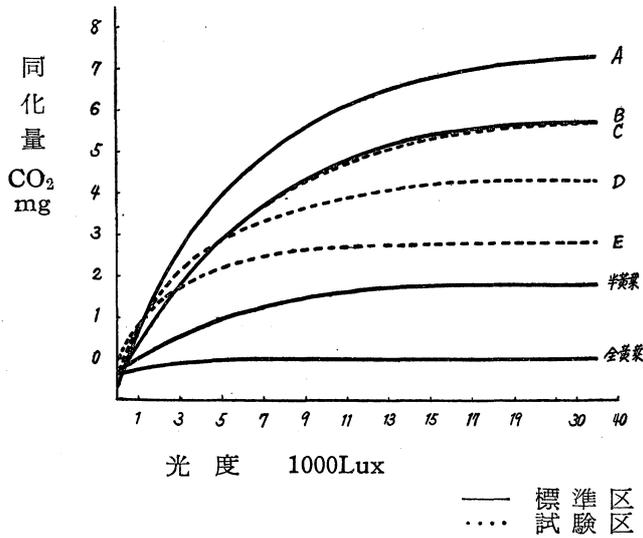
同化量並呼吸量の測定は主として Boysen Jensen の通気法により、測定量は葉面積  $50\text{cm}^2$ , 1時間当りの  $\text{CO}_2$  mg 重量で現わした。但し滴定は蔞酸を使用した。光源は写真用ウエスト 300W, 500 W フラット電球を使用し、光度の増減は電球の上下移動により行ひ、光度の測定はマツダ照度計第5号を使用し最高  $35,000\text{Lux}$  迄行つた。温度は同化箱内温度が  $25^\circ\text{C}$  になる如く水槽中の水温を調節し概ね同温度を保持出来たが  $26^\circ\text{C}$  になつた場合もあつた。測定は両区共同葉位、葉令のもので3回以上実施した。葉緑素量は Willstätter und Stoll (1913) の方法により phaeophytin として抽出し、定量は別に同氏等の方法で抽出した純粹 phaeophytin 結晶溶液との比色によつた。比色は Duboscq 比色計により、重量 mg で表示した。

以上の実験は1953年6~8月の午前9時より午後2時の間に行われた。尙一部は1954年夏に追試された。

#### 実験結果

第1図から明かなように光—光合成曲線に A, B, C, D, E, 半黄葉, 全黄葉の7種類が認め

第1図 標準区, 試験区の光一光合成曲線



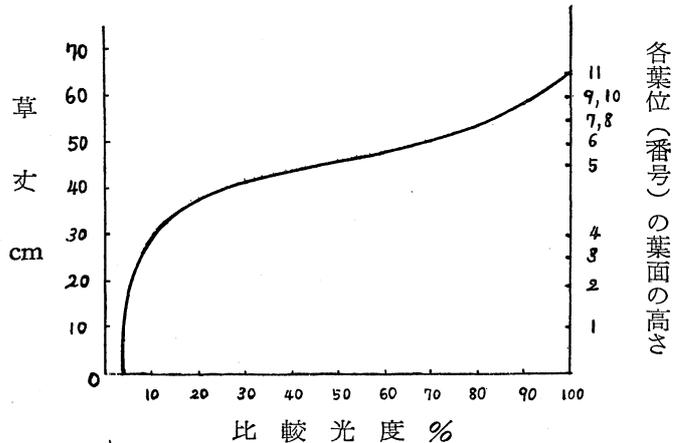
にある1葉より6葉迄の曲線で陰葉化を示している。E型は群落内の2葉(7月中旬), 4葉(7月下旬)に於けるもので群落内光度の減少と過成熟のためと思われる。半黄葉, 全黄葉型は8月下旬標準区の上葉の外観上の色彩の程度によつて分けたものゝ曲線である。

試験区の群落内比較光度を示したのが第2図である。測定はマツダ照度計2個を使用し, 高さ10cmおきに同高で位置を変へて測定した光度の平均で示した。測定日は7月下旬で群落内にはキンエノコロ, イヌビエ, メイシバ, スズメノヒエ, ハナタデ, ヒメムカシヨモギ, ヤハズサウが生じ, キンエノコロ, イヌビエは草丈50~60cmを示し多少比較光度に影響を与へた。之より明な如く葉位5~11葉が樹冠を形成し比較光度は此処で急激に減少し土壤面で4%を示している。

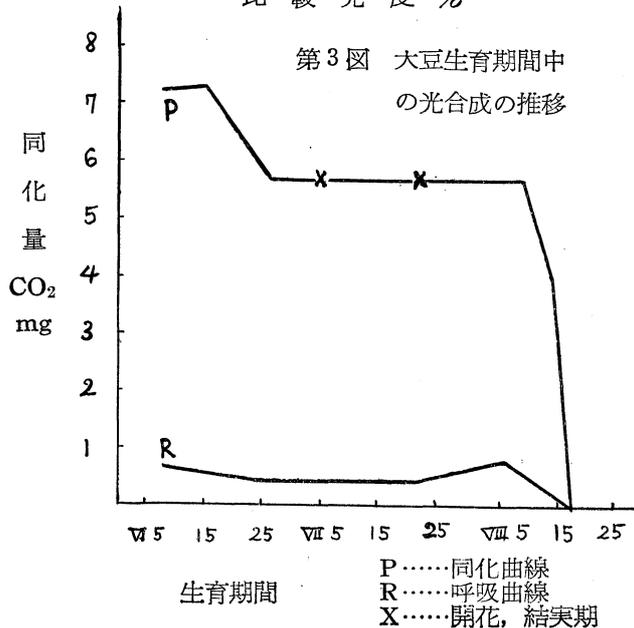
第3図は第1図の標準区の測定結果より測定日順に最高同化量(光度35,000Lux)と呼吸量を示したもので, 葉位の相違に於ける光合成能力の差異が上葉に於て見られないので之によつて或る程度の生育期間中

られるが, B, Cは同じ型のものとして差支えないから標準区, 試験区を通じて6つの型の曲線が存在すると思われる。即ち, A型は標準区, 試験区の大豆の生育初期即ち芽生え時代に於ける1, 2, 3葉に見られるもので, 試験区はこの時期迄は未だ各葉位の葉は受光量が充分であつた。B型は標準区の4葉より11葉迄のもので何れも受光量充分なものである。C型は試験区の7葉より11葉迄の示す曲線で, 大豆群落内に於ても第2図の如く7葉以上は受光量が充分であつた。D型は試験区の群落内

第2図 群落内(試験区)の比較光度



第3図 大豆生育期間中の光合成の推移



の週期性が推察出来る。尙この関係を明にする為に第1表は各葉別に之を表示した。葉緑素量については各区、各葉（半黄葉、全黄葉は除く）の間に何等差異が認められなかつた。

第1表 異つた葉位の葉の同化、呼吸及重量の比較

葉位	最高同化量 CO <sub>2</sub> mg/50cm <sup>2</sup> /1h	呼 吸 量 CO <sub>2</sub> mg/50cm <sup>2</sup> /1h	生 重 mg/1cm <sup>2</sup>		乾 重 mg/1cm <sup>2</sup>	
			試 験 区	標 準 区	試 験 区	標 準 区
1	7.5	0.69	11.9	12.6	1.7	2.8
2	7.0	0.56	11.8	11.8	1.9	3.1
3	6.3	0.40	9.9	10.3	2.0	2.1
4	5.7	0.38	11.1	11.4	2.3	3.0
5	5.6	0.45	11.3	11.4	3.2	3.7
6	5.7	0.44	10.7	11.6	4.3	4.0
7	5.3	0.49	14.3	14.3	4.6	3.9
8	5.8	0.70	—	14.7	—	4.3
9	6.1	0.76	—	14.5	—	4.0
10	4.7	0.88	—	15.5	—	4.4
11	5.8	0.75	—	13.7	—	5.0
半黄葉	1.8	0.18	—	13.4	—	4.3
全黄葉	0	0.27	—	13.8	—	3.4

尙生育初期（芽生え）の葉の光合成曲線が特異な（第1図、A曲線）性質が認められたので他の植物でも同様か何うかを知る為にヒマ、アサガホ（何れも子葉を含む）で測定した結果同様であつた。故にこの結果が形態的差異か葉緑素量によるかを検当する為に1954年にサ、ゲ、棉、茶を使用し、自然状態下で鉢植した無肥料のもので追試した所第2表の如き結果を得た。棉は前結果と大体一致しサ、ゲは逆の関係にあり茶は明な差異が認められなかつた。サ、ゲ1葉、棉子葉、茶の幼樹葉は夫々形態的差異が認められたがその他は認められなかつた。光合成量と葉緑素量の関係はサ、ゲ、棉は明に比例的であるが茶に於てはこの関係は認められない。サ、ゲの4葉の葉緑素量が異常に多いのは3葉位の節部分に蚜虫が発生し3葉以上が濃緑色を呈する様になつた結果と思われ亦之が同

第2表 各種植物の異つた葉位の葉の光合成と葉緑素量及形態との関係

種 類	葉 位	最高同化量 CO <sub>2</sub> mg/ 50cm <sup>2</sup> /1h	呼 吸 量 CO <sub>2</sub> mg/ 50cm <sup>2</sup> /1h	気孔数 1mm <sup>2</sup>		細胞数 1mm <sup>2</sup>		葉の厚さ μ	葉 緑 素 量 mg/生重1g
				表 面	裏 面	表 面	裏 面		
サ、ゲ	1 葉	7.75	0.75	54	216	486	535	254.32	7.66
	2 葉	9.59	0.15	108	270	702	702	201.28	8.68
	4 葉	10.99	0.59	108	270	616	756	217.6	12.51
棉	子 葉	10.84	1.24	54	108	324	648	361.76	9.03
	1 葉	7.74	0.51	108	189	702	756	180.20	8.02
	2 葉	6.55	0.10	108	270	1026	1026	186.32	7.48
茶	幼 樹	6.04	0.36	—	162	1620	1102	197.20	6.02
	成 樹	6.25	0.43	—	216	1620	1134	272.00	7.24

化作用に影響したものである。

## 考 察

Singh and Lal (1935) は作物の同一発育期に於て上葉は中葉及び下葉と葉緑素量は殆ど異ならないのに同化作用は大であると言う。三井 (1938, 1939) は水稻苗で葉位、葉令に依る差を調べて何れの葉位に於ても葉長が最長に達する項同化能力も高く、葉令の進むにつれて衰える亦上位葉が新生すると下位葉の同化能力が低下すると言う。Sande-Bakhuyzen (1937), Williams (1946) は全生育期を通じて各葉は同一の同化作用を示すと言う。而るに Jacob and Alten (1942) は葉令の 18 日目に最大の同化能力を示すと言う。第 1 図、第 1 表から明かな様に標準区に於ては各葉位の葉緑素量は差異はなく、真の光合成量に於て生育初期の 1, 2, 3 葉は上葉に比べて大きく 4 葉以上は略同じ光合成量を示している。之は勿論葉令に於て最適の場合を比較したのであるが、而し 11 葉が出終つてから各葉を同時期に比較してその間に差が認められなかつた事及び黄化すれば光合成量が衰える事から見て三井, Jacob and Alten の如く葉令による差はあるにしても光合成能力に関してその最適状態の中は大豆の全生育期間と比べて広い事を意味するものであり、この中の間では 4 葉以上では Sande-Bakhuyzen, Williams の結果と一致するが而し芽生え時代のそれを含むとすれば一致しない。亦 Singh and Lal の場合とは発育期について問題があるが 4 葉以上の比較測定結果からして上葉が大きいとは認められなかつた。但し葉令に関して中葉以下が過成熟の場合は別である。

野口 (1938) Spaning (1941) 鈴木 (1953) は何れも生育期間内に於ける光合成の週期性を認めているが、第 3 図は厳密には週期性を示したものとは言われなくても週期性を調べる場合に個体全体又は群落を対照にしても芽生え時代のものはやはり同一結果を示すと見てよいが唯生育時期の進んだ場合に於て各種各様の葉の光合成の総合になるので差異を生ずる事になる。人工群落の試験区を別にすれば、標準区は 4 葉以上の各葉間に差が認められないので之等の平均として見れば見掛の光合成の間には差は認められないけれども結実直後に呼吸の増大が見られるので真の光合成には多少の週期性が存在する事になる。この事は野口の出穂直前, Spaning の開花結実の直前, 鈴木に分けつ極期と出穂期に同化作用の最大が見られる事と時期的に一致しないけれども週期性の存在に対しては同じ結果となる。尙試験区に於ける群落を対照にすれば下葉の陰葉化等から更に明かな週期性の存在が推測される。

尙生育初期の芽生え時代の光合成曲線は第 1 図、A 型の如く呼吸も大きい光度の増大に伴つて急激な上昇を示すのは、個体の生長との関係があると思われる。尙この点について追試した結果、アサガホ、ヒマ、棉では之が認められたが茶には認められずサ、ゲは逆の結果が認められた。この原因について第 2 表からサ、ゲ、棉、茶では形態的差異は顕著には認められないが葉緑素量と比例的關係がある。而るに Willstätter und Stoll の同化数から見ると何れも 1 葉、子葉、幼樹葉が大きくなつている。亦棉は上葉になるに従い光合成量、同化数何れも小さくなつているが 5 葉では最高同化量 5.56mg、葉緑素量 3.85mg で同化数は大きくなつている。この事からサ、ゲの害虫の

影響を考慮するならば少くともサ、ゲ、棉に於ても A 型の曲線が認められるのではないかと思われる。茶では光合成量に差異が認められないが之は生育時期に関するよりも枝に於ける葉位、葉令に関するものと思われる (Freeland, 1952)。この原因については尙不明な点が多いが少くとも太田 (1953)、平松 (1948) から子葉の影響は認められない故に土壤中の養料、植物体内の他の物質が関係していると思われる。亦若し樹木でも、(茶では認められないが) 同様の事が認められるならば森林内の受光量の小さい場所に於ける芽生えの生育についての一資料となるので今後之等について研究する必要がある。

尙試験区内の下葉は群落内光度の減少で割合簡単に陰葉化する様でその結果黄化落葉が早く之に対して標準区の充分受光出来る下葉は生育末期迄黄化せず同化機能も比較的衰えず葉令の長い事が認められた。

以上の結果を総合して光合成測定材料の葉の選択に当つては芽生え時代、開花、結実期を除いて葉令が最適状態で受光充分な場合には何れを取つても差支えない様である。而し尙同一環境でも光合成の日週期や前歴等が関係して来る事が考えられるので之等も考慮する必要がある。

### 摘 要

1. 本研究は自然状態での大豆の個体植物 (標準区, 株間 $1 \times 1\text{m}$ ) と人工群落 (試験区, 株間 $10 \times 10\text{cm}$ ) を使用し, その葉位, 葉令の相違による光合成生産の差異又生育期間中の光合成の週期性について実験し, 光合成測定葉の選択の一資料を得る目的で行つた。
2. 両区を通じて各葉位の葉の光—光合成曲線は 7 種類に分けられ A 型は最大の同化量呼吸量を示し光度の増大に伴い急激な上昇をなし両区の芽生え時代の 1~3 葉に見られた。C 型は試験区の 7 葉以上, B 型は標準区の 4 葉以上で同化量は同程度, D 型は試験区内の 1~6 葉のもので群落内比較光度減少に伴ひ陰葉化する。E 型は試験区内の 2 葉, 4 葉の葉令の過熟と陰葉化によるもの, 半黄葉, 全黄葉曲線は葉令の進んだ葉緑素量の減少したもので最も同化量の少ないものである。
3. 受光量が充分で葉令が最適状態にあると葉位の相違による同化量の差異が認められない。
4. 生育期間中の光合成の週期性の存在は認められ芽生え時代と結実直後に頂点がある。
5. 芽生え時代の光合成曲線の特異性について追試した結果, 他のアサガホ, ヒマ, 棉で認められたが茶では認められずサ、ゲは逆の関係を示した。而るに后 3 者の同化数を以て比較すると前結果と一致する。この特異性の原因については, 尙研究を要する。
6. 光合成測定葉の選択に当つては同じ環境で受光量充分な場合は生育初期, 開花, 結実期以外に於ては何れの葉も同程度の光合成生産をしているものと思われる。

本稿を草するに当つて, 本問題に関して懇切な教示を頂いた 東京大学門司正三教授に対して衷心より感謝の意を表します。尙同化測定装置, 操作等について種々御指導を頂いた同教授研究室の佐伯敏郎氏並研究室の方々に感謝致します。

## 文 献

1. BONNER and GALSTON : Principles of plant physiology, 1952.
  2. BOYSEN JENSEN : Die Stoffproduktion der Pflanzen, 1932.
  3. 大后 美保 : 植物生理気象学 (5版). 1947.
  4. FREELAND, R. O. : Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Plant Physio.* **37** 685-690, 1952.
  5. 藤原 彰夫 : 作物栄養の基礎に関する諸問題, 農業及園芸, **29** 951-954, 1954.
  6. 平松計之助 : 幼植物の發育に伴ふ同化と呼吸。特に子葉との関係。生態学研究, **11**, 175-187, 1948.
  7. 野口 彌吉 : 稲の炭酸同化作用に関する研究 日本作物学会記事, **10**, 165-176, 1938.
  8. MONSI, M UND, SAEKI, T. : Über den Lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. Jour. Bot.* **14**, 22-52, 1953
  9. 門司 正三 : 植物群落生態学の現状について 日本生態学会報, **4**, 34-35, 1954.
  10. 太田 行人 : めばえの代謝. 科学, **23**, 60-65, 1953.
  11. SINGH B. N. and LAL, K. N. : Investigations of the effects of age on assimilation of leaves. *Ann. Bot.* **49**, 291-307, 1935.
  12. SPANING, M. : Die Assimilation einiger Friihjahrs-und Sommer-pflanzen im Verlauf ihrer Vegetationsperiode. *Jahrb. wiss. Bot.* **89**, 574, 1941.
  13. 鈴木 時夫 : 生態調査法. 1954
  14. 鈴木 直治 : 水稻の生長に伴う炭酸同化力の週期的変化と生産力. 生物科学 **5** 17. 1953
  15. 田宮 博 : 光合成の機作 1943
  16. WALTER, H. : Der Assimilathaushalt unserer Kulterpflanzen unter feldmassigen Bedingungen, *Biot. Zentralbl.* **67**, 89-94, 1945.
  17. WALTER, H. : Über die Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **62**, 47-50, 1949.
  18. WEAVER, J. E. : Plant production as a measure of enviroment. *Jour. Ecol.* **12**. 1924.
  19. WILLIAMS, R. F. : The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation. *Ann. Bot.* **10**, 41, 1946.
  20. WILLSTÄTTER R. und A. STOLL : Untersuchungbn über Chlorophull. 1913.
  21. MITCHELL. R. L : Leaf analysis Trans. of Die Blattanalyse dy Lundegardh. 1951.
-

### Summary

The present studies were attempted to gain some data that needs to select the experimental leaves of photosynthesis. In the individual plant (X, 1×1m) and the artificial communities (Y, 10×10cm) of Soybean plants under natural conditions, the photosynthetic productions on their leaves appeared with the plant growth and on different age of their leaves were measured and the periodicity of photosynthesis during the life of the plants was ascertained.

In both X and Y, there were observed 7 types of the photosynthetic curve. The leaves of the seedlings showed the highest rate of photosynthesis and respiration, and the curve of this type, as compared with the others, was raised rapidly with increasing light intensity (A type), the leaves of No. 4 (number of node bears leaf) and upwards in X, No. 7 and upwards in Y showed the normal rate (B, C type), the shade leaves (lower leaves) in Y were D type. E type, semi-yellow leaf type and yellow leaf type were showed by the aged and lower leaves, and the lowest rate. The periodicity of photosynthesis during the life of plants was ascertained and the curve had two peaks that were found on the period of seedling and immediately after seed formation. The special character of the curve on the seedling-period was investigated again in next year and it was discovered that were also similar results on *Ipomoea hederacea* var. *Nil*, *Ricinus communis*, *Gossypium indicum*, but the cause of this result wants yet to be confirmed.

---