

第V章 群落条件と太陽放射利用率との関係

テンサイの光合成に関しては、大島(1962)、伊藤(1965)、Loomis et al.(1963, 1971)によって基礎的な研究が行なわれている。圃場条件下の作物の生産過程においては、太陽放射が光合成の基本的エネルギー源になり、実際に作物体に吸収される量は群落葉面上の反射率と群落内の透過率によって決まる。従来、テンサイの放射吸収量に関して Monteith(1959)、大島(1975)は、全短波放射についてはほぼ70%になることを観察しているが、光合成有効放射域については詳細な研究が行なわれていない。

また、放射やCO₂が作物体内に吸収される過程では、気孔開度に関係ある葉内水分状態が問題になり、葉内水分含量の低下は光合成を抑制する(Brix 1962, 津野 1965)。これに関係する環境要因としては、空中CO₂濃度、飽差、気温、地温、土壤水分などがあり、葉内水分状態はこれらの環境条件によって直接、間接に支配を受けている蒸散作用によって規定されている(石原ら 1971 a, 1971 b)。

空中CO₂濃度とテンサイの光合成との関係が密接であることは、Thomas and Hill(1949)、大島(1962)、伊藤(1965)が明らかにしているが、実際の圃場条件でCO₂濃度と光合成を関連づけて測定した例は少ない。環境要因と光合成および蒸散との関係については多くの研究がなされており、テンサイについては、大島(1967, 1975)、北村・今(1970)が詳細な研究を行っている。

これらの研究は、光合成と蒸散の両生理作用について個別に行なわれたものであり、光合成と蒸散および体内水分状態との相互関係あるいは群落条件の差異、生理生態的条件との関連については触れていない。それ故、本研究ではテンサイ群落における放射状態と生理生態的要因、環境要因との関係を追求し、これをもとに高い太陽放射利用率を得るための諸条件を明らかにしようとした。

第1節 群落内の波長別放射状態

圃場に入射する太陽エネルギーが同じ条件であっても、作物群落内では葉身、葉柄など諸器管の態勢によって、反射、透過、吸収の変化が生じ、群落内の放射状態は複雑な様相を呈するものである。従来、作物群落の放射状態については全短波放射を対象とした研究が多いのであるが、近年 Nilisk(1964)、岸田(1973)は、群落内の波長別放射量の測定結果から、光学系としての群落全体が反射、透過、吸収に関して波長によって異なる反応を示すことをみとめている。テンサイ群落内の放射状態について、Monteith(1959)、大島(1975)が全短波放射の反射率、透過率を測定しているが、波長別放射状態に関する研究はほとんどなく不明の点が多い。本実験では、構造が異なる数種の群落について波長別放射の反射、透過、吸収に関する特性を明らかにしようとした。

実験一 1 群落内の波長別放射量の測定

1. 実験法

畦方向を北東、南西に配置したテンサイの3群落について、波長別放射量の測定を行った。測定は1974年の8月と9月に実施した。テンサイの群落条件は、畦幅37 cm、株間37 cm(7,305本/10 a、均一群落と呼称する)、畦幅45 cm、株間30 cm(7,407本/10 a、狭畦群落と呼称する)、畦幅60 cm、株間22.5 cm(7,407本/10 a、広畦群落と呼称する)の3種類とした。

圃場に入射する全短波放射量は前述のエプリー型水平面日射計を使用し、群落内の波長別放射量は前述のSRP-1462型測定器を使用して測定した。入射する放射量は測定器の光検出部の受光面を地上約27 cmに設置し、テンサイ群落面から反射する放射量は光検出部を転倒して受光面を下向きにし、地上約

140 cm の高さで測定した。測定の対象となったテンサイ群落の草高は最高 65 cm 未満であったので、検出器受光面と植被層上面とは約 75 cm 以上の高度差になっている。テンサイ群落内の透過放射量は、畦間中央部と株間において約 30 cm の高さで測定した。測定日は 8 月 21 日と 9 月 11 日であるが、いずれも晴天であった。

用いた品種は Kaweerta である。あらかじめペーハーポットで養成した苗を 5 月 10 日に移植した。施肥量は N-16, P₂O₅-24, K₂O-7.3, Mg-5.3, B-0.4 kg/10 a を全面散布し、堆肥は 4 t/10 a をすき込んだ。深さ 10~30 cm で土壌水分をテンションメータで測定し、深さ 30 cm における pH 値が 2.6 を越えないように畦間かんがい法によるかん水を行った。

2. 実験結果

対象としたテンサイ群落の生育状態は第 2 表に示したとおりである。(8 月 21 日は葉面積最大期, 9 月 11 日は登熟初期に相当する)。

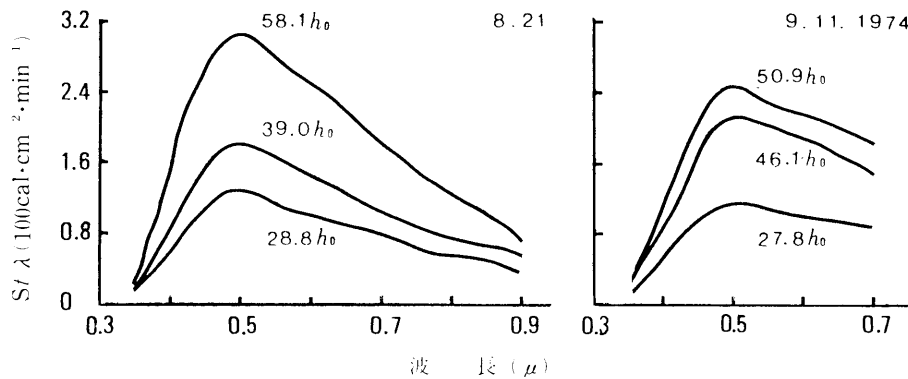
第 2 表 測定時におけるテンサイ群落の生育状態

(1974)

群 落 条 件	8 月 21 日					9 月 11 日				
	畦幅・株間 cm	草 高 cm	草 丈 cm	葉 数 枚/株	LAI	草 高 cm	草 丈 cm	葉 数 枚/株	LAI	
均一群落	37	37	64.0	27.3	4.8	62.0	69.3	28.5	4.1	
狭畦群落	45	30	62.4	33.3	5.1	52.8	57.6	30.7	3.6	
広畦群落	60	22.5	62.4	32.2	5.0	56.3	63.3	27.7	3.3	

(1) 入射放射の波長別放射量

テンサイ群落上面に達した入射放射の波長別放射量の測定結果について、測定の対象としている 0.3~0.9 μ (8 月) 及び 0.3~0.7 μ (9 月) の波長域を区分して 0.05 μ 毎に波長別放射量の平均値を求め、第 6 図に示した。全般に太陽高度が高くなると各波長の放射量は増大するが、太陽高度が低くなると長い波長の占める割合は相対的に増加している。各波長域は平均放射量は 0.35~0.4 μ から急上昇して 0.



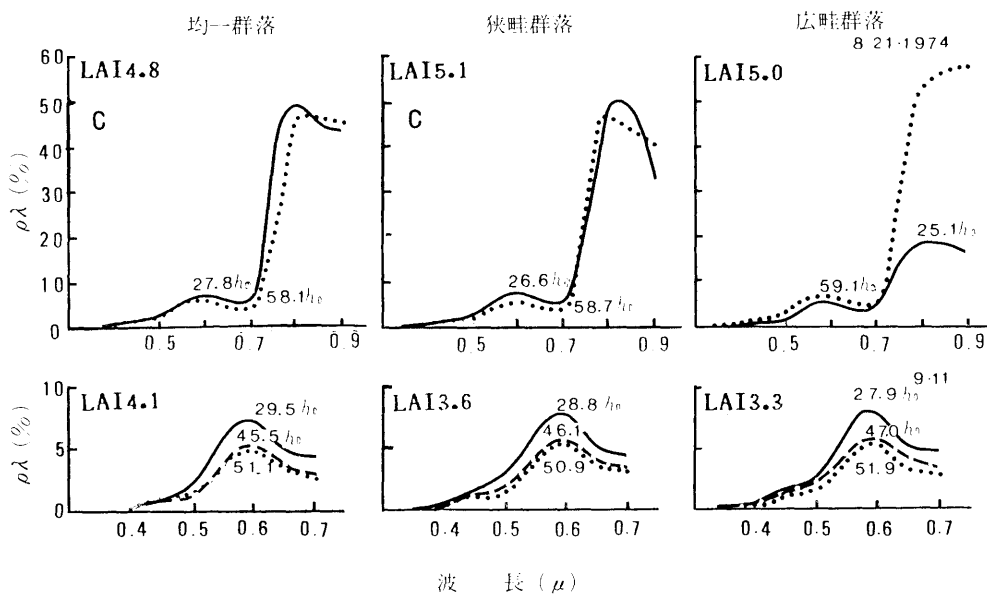
第 6 図 入射放射の波長別放射量

h_0 ; 太陽高度 (deg)

45~0.5 μ でピークに達し、これより波長が長くなると漸減する傾向を示した。0.45~0.5 μ における平均放射量の最高値は、8月21日で3.08、9月11日で2.37 $100 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ であった。また、0.4~0.7 μ (光合成有効放射域) における放射量の最高値は、8月21日で0.766、9月11日で0.608 $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ を示し、これらの全短波放射量に対する比率は、56.4%及び53.4%であった。

(2) 群落における波長別放射の反射率

テンサイ群落から反射する波長別放射量の測定結果より入射放射に対する反射率を算出し、第7図に示した。波長別放射反射率は、0.35~0.4 μ では0に近いが、波長が長くなると増大して0.55~0.60 μ でピークになり、0.60~0.70 μ でくぼみになる。0.70 μ 付近より急上昇し、0.75~0.80 μ でピークになって入射放射の50%以上に達する場合がある。0.70 μ より短い波長域では、全般に太陽高度が高い時刻で低くなり、太陽高度が低い時刻で増大する傾向がある。0.70 μ より長い波長域ではこの傾向は明らかでなく、太陽高度が高い時刻で増大する場合もある。生育時期(8月、9月)による差異はあまり大きくないが、0.70 μ より短い波長域では、8月の太陽高度が高い時期の反射率は9月より上昇する傾向がみとめられた。



第7図 群落における波長別放射反射率

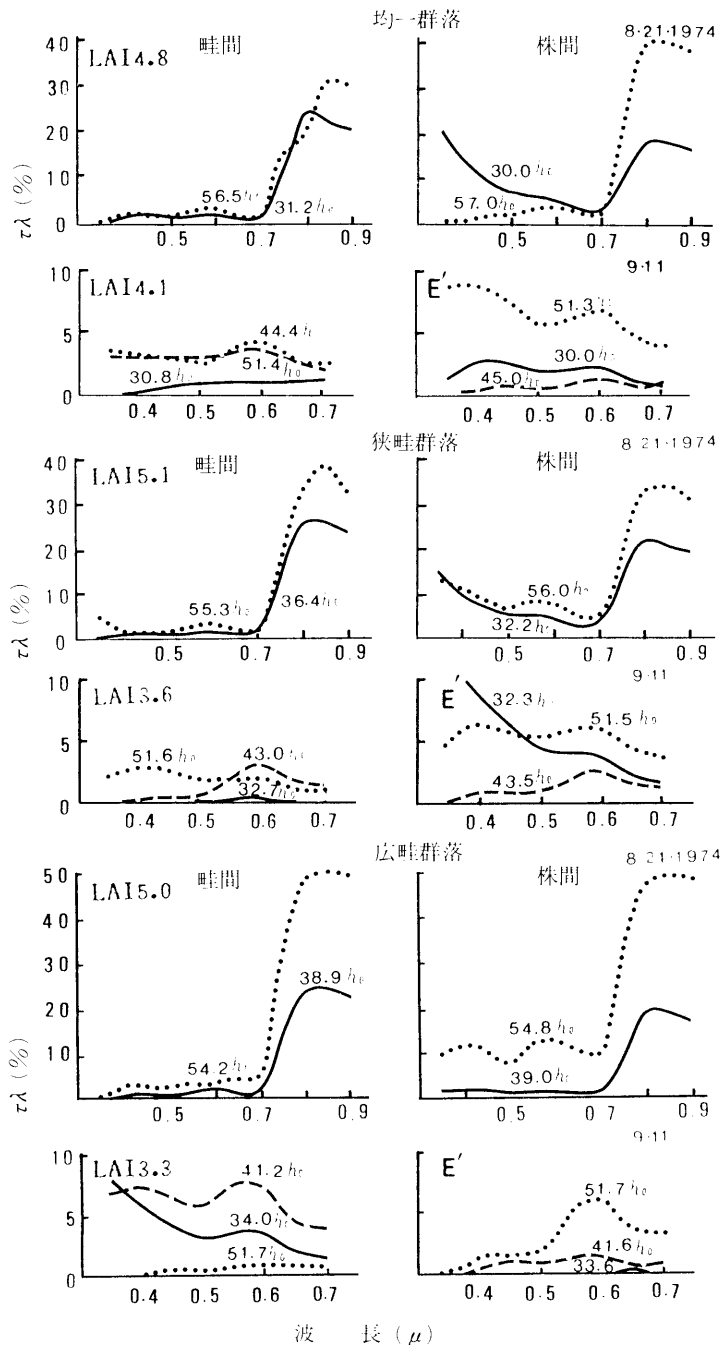
ρ_{λ} ; 波長別放射反射率

h_0 ; 太陽高度 (deg)

反射率の群落間差異は全般に小さいが、波長別にみると若干の差異がみられる。0.70 μ より短い波長域で反射率が最も大きい波長帯である0.55~0.60 μ では、群落間にほとんど差異がみとめられなかった。葉緑素最大吸収帯を含む0.60~0.70 μ では、太陽高度が高い場合は葉面積が発達した8月において狭畦群落の反射率は均一群落より小さく、広畦群落では大きくなったが、葉面積が減少した9月では大差がない。この傾向は、葉面積指数が5前後に達した繁茂期においては狭畦群落のように畦幅が45 cm程度まで広くなる方が反射率が小さくなることを示している。光合成有効波長域については群落による差異は極めて小さい。

(3) 群落における波長別放射の透過率

群落内を透過する波長別放射量の測定結果より入射放射に対する透過率を算出し第8図に示した。入



第8図 群落における波長別放射透過率

τ_λ :波長別放射透過率, h_0 :太陽高度 (deg)

射放射の8月における群落内透過率をみると、畦間では、全般に $0.40\sim 0.45\mu$ と $0.55\sim 0.60\mu$ の小さいピークと 0.70μ 付近より急上昇して $0.75\sim 0.80\mu$ で大きなピークがみられる。この傾向は反射率の場合と類似しているが、 0.70μ より短い波長域で小さく、 0.70μ より長い波長域での上昇が緩慢で最高値も小さい。太陽高度が高い条件では透過率が增大する傾向は明らかで、とくに広畦群落でこの傾向が著しい。株間では、全般に $0.40\sim 0.45\mu$ と $0.55\sim 0.60\mu$ のピークがあるが、 0.50μ より短い波長域で高くなる場合がある。これは、太陽の傾斜角の關係で直達放射の透入があるためと考えられる。全般に太陽高度が高い条件で透過率は増大し、その程度は広畦群落で著しくなる傾向は明らかである。また、太陽高度が低い条件では各群落ともに低下が著しかった。

9月における透過率をみると、畦間では、全般に8月よりかなり高い値を示し、 0.50μ より短い波長域で増大が著しい場合がみられた。均一群落および狭畦群落では太陽高度が高い条件で透過率が増大した。広畦群落では太陽高度が 52° 前後で透過率が最も減少したが、太陽高度が低くなると斜から透入する放射の割合が高くなり透過率は増大した。株間では、全般に透過率が畦間より増大しているが、広畦群落は逆に減少し、とくに 0.50μ より短い波長域の減少は特徴的である。

透過率の群落間差異は、波長別および太陽高度との關係でみると明らかにみとめられる。 0.60μ より短い波長域の透過率は、個葉の配置と太陽放射の入射角との關係で、畦幅と株間との間に微妙な変化はあるものの平均的にみると大差がないといえる。葉緑素最大吸収帯である $0.60\sim 0.70\mu$ の波長域では、8月において広畦群落で増大する傾向が明らかにみとめられるが、9月になると群落間に大差がなくなった。 $0.40\sim 0.70\mu$ の波長域では $0.60\sim 0.70\mu$ とほぼ同様の傾向がみとめられ、8月では均一群落が小さく広畦群落で大きかった。また、均一群落では群落内の測定位置による変動は小さいが、畦状群落では畦間と株間で異なり、株間で増大する傾向があるのは葉群落配置が不均一になることを示すものである。 $0.70\sim 0.90\mu$ の波長域では、均一群落と狭畦群落では大差がないが、広畦群落では透過率が明らかに増大した。

(4) 群落による放射吸収率

以上の反射率および透過率の測定結果から群落による放射吸収率が求められる。本実験では、全短波放射については対象としていないので、光合成有効放射 ($0.40\sim 0.70\mu$) を中心に検討する。群落の有効放射吸収率は次式で表わされる。

$$\alpha_{\text{PAR}} = 1 - \rho_{\text{PAR}} - (1 - A_o_{\text{PAR}}) \tau \quad \dots\dots\dots (5)$$

ここで α は群落による吸収率、 PAR は光合成有効放射に関する値、 ρ は群落上面の反射率、 A_o は植被のない地面の反射率、 τ は群落の透過率を示す。

ただし、 A_o は岸田 (1973) によれば12%程度と見積られるが群落内では極めて小さいのでこれを無視した。(5)式により計算した結果を第3表に示した。

8月における群落の放射吸収率は、いずれの波長域においても太陽高度が高くなると、均一群落で増大し、畦状群落で畦幅が広がるほど減少する傾向を示した。しかし、太陽高度が 30° 前後まで低下すると、 $0.40\sim 0.70\mu$ では均一群落と狭畦群落との差はみられなくなる。広畦群落については太陽高度が低い条件で正しい反射率が得られなかったので、透過率から判断すると、株間における透過率が減少していることからみて吸収率は比較的高い値が得られるものと推察される。葉面積指数が $4.1\sim 3.3$ 程度に減少した9月では放射吸収率の群落差異はほとんどみられず太陽高度との關係についても一定の傾向はみられなかった。

第3表 群落における放射吸収率

(1974)

群 落	吸 収 率 %					
	8 月	21 日	LAI	9 月 11 日		
	太陽高度 deg	0.40~ 0.70 μ	0.30~ 0.90 μ	太陽高度 deg	0.40~ 0.70 μ	LAI
均一群落	56.5~58.1	93.6	81.2	4.8	51.1~51.4	92.6
	27.8~31.2	92.1	78.8		44.0~45.5	94.7
平 均					29.5~30.8	94.0
		92.8	80.0			93.8
	55.3~58.7	91.8	79.4		50.9~51.6	93.6
狭畦群落	32.2~36.6	92.3	80.6	5.1	43.0~46.1	95.3
					28.8~32.7	93.3
平 均		92.0	80.0			94.0
	54.2~59.1	88.4	71.6		50.9~51.7	95.2
広畦群落				5.0	41.2~47.0	93.1
					37.9~34.0	93.9
平 均						94.0

3. 考 察

群落の光合成有効放射吸収率に関しては、岸田 (1973) が得た大豆群落について 92%、水稲群落について 88.6%を得ている。本実験で得た 88.4~95.3%はこれらに比べると極めてよく類似している。岸田は水稲群落の反射率が大豆群落より小さいのに対して透過率が逆に大きいことが両者の吸収率を接近させている理由と考えている。また、太陽高度が高くなると反射率が減少し、透過率が增大するため相殺され、吸収率の変化あるいは緯度による地域差はあまり顕著に表われないとしている。これらは本実験結果でもほぼ同様の傾向にあるといえるが、本実験では群落構造と太陽高度との関係で群落間に差がみとめられる。すなわち、同程度の葉面積であっても均一群落および狭畦群落で大きくなるが広畦群落では小さくなり、とくに太陽高度が高く、放射量が多い時間帯で吸収量の損失を招いている。広畦群落における 0.6~0.7 μ (葉緑素最大吸収帯) 吸収率の減少は群落内葉群配置の不均一性に起因するもので、物質生産のための重要な波長域において吸収量の低下をもたらしている。しかし、群落内で葉群の傾斜角が増加したり、太陽高度が低い条件では吸収率の群落間差異は比較的小さくなるので、栽培条件や緯度の違いなどによって地域差が表われると思われる。これら吸収率の差をもたらす原因について反射率と透過率の関連で検討を試みる。

本実験で得た光合成有効放射の日平均反射率は 8 月で 3.7~4.8%、9 月で 2.9~4.7%であったが、これに関連する測定例としては、岸田 (1973) は牧草 6.5%、カンショ 5.5%、大豆 7.5%、水稲 5~6%をえており、Yocum, Allen and Lemon (1964) はトウモロコシ 7%、アルファルファ 6%をえている。これらの値はよく類似しており、植被が十分発達した耕地作物においては大きな差異はないといえる。しかし、他方において反射率は朝夕の太陽高度が低い時刻で大きく、昼間の高度が高い時刻で小さくなる傾向があり、群落構造によっても差異が生じている。

Tooming and Ross (1964) は全短波放射反射率と太陽高度との関係について (6) 式で表わしている。

$$\rho = S_{rb} \frac{S_b}{S_b + S_d} + S_{rd} \frac{S_b}{S_b + S_d} \quad \dots\dots\dots (6)$$

$$\text{ただし, } S_{rb} = \frac{1 - 0.5\beta}{1 + \beta \sin ho}$$

$$S_{rd} = \frac{2 - \beta}{\beta^2} \{ \beta - \ln(1 + \beta) \}$$

ここで ρ は全短波放射反射率, S_{rb} は直達放射反射率, S_{rd} は散乱放射反射率, S_b は直達放射, S_d は散乱放射, ho は太陽高度, ω は消散と散乱の影響を表わす係数(消散係数)である。Ross and Nilson (1967) は光学的モデル実験から光合成有効波長域について得た ω を 0.15 とし, 岸田 (1973) はイネ科および広葉作物で $\omega = 0.15 \sim 0.30$ としているが, 本実験の場合 $\omega = 0.15 \sim 0.20$ とする理論値とよく一致し, 反射率は太陽高度が低くなると増加する曲線を示すとともに均一群落で小さく, 広畦群落で大きくなる傾向がみとめられる。これは広畦群落の透過率が大きいことによる。

波長別放射の群落内透過率は太陽高度と群落構造との関連において差異が生じ, 群落内では波長の選択的透過があり, これが畦幅および畦間と太陽高度との相互関係によって左右されていることがみとめられる。透過率と太陽高度との関係については, 数種の近似式が考えられているが比較的精度が高く適応する波長範囲が大きい式としては, Ross and Nilson (1963), Tooming and Ross (1964, 1965) および Tooming (1966) が表わした (7), (8) 式があるので本実験結果の検証を試みる。

$$\text{晴天時 } \tau = (1 - C_2) \exp(-C_1 \frac{L}{\sin ho}) + C_2 \exp(-C_1 C_3 \frac{L}{\sin ho}) \quad \dots\dots\dots (7)$$

$$\text{曇天時 } \tau = \tau S_d(L) + C_2 \{ \exp(-C_1 C_3 \frac{L}{\sin 45^\circ}) - \exp(-C_1 \frac{L}{\sin 45^\circ}) \} \quad \dots\dots\dots (8)$$

ここで, L は葉面積指数, C_1, C_2, C_3 の値は群落内における全短波放射の実験的に得られた減衰曲線について葉面積指数と太陽高度との関係から算出される補正係数, $\tau S_d(L)$ は散乱放射透過係数で, これは散乱放射の帯状分布に関する実験データ (Pyldmaa 1963) を用いた式※から近似的に算出される。

$$\text{※ } \tau S_d = \frac{1}{S_d} \int_0^{2\pi} d\psi \int_0^{\pi/2} d_0(h_0 \theta \psi) e^{-\frac{C_1 L}{\cos^2 \theta} \cos \theta} \sin \theta d\theta$$

ここで, d_0 は方向(傾斜角 θ , 方位角 ψ)からの散乱放射量を示す。

本実験結果を(7)式にあてはめた場合, $C_1 = 0.40 \sim 0.97$, $C_2 = 0.01 \sim 0.02$, $C_3 = 0.15$ として計算すると, 第4表に示したようになり, 第8図の実測値とよく適合する。葉面積指数が5前後を示す繁茂期(8月)において C_1 の値は群落間で無視できないほどの差異があり, 透過率は畦幅が広がるほど増大している。しかし, 生育後期(9月)になって葉面積指数が4前後に減少した段階で透過率が前期より減少しているのは生態的变化に伴い個葉の傾斜角が大きくなったことによるもので, 畦幅が広がるほどこの傾向が強くなり, C_1 の値は高くなって透過率は減少している。また, 太陽高度が高くなると透過率は増加し, 低くなると減少するので朝夕の日変化および緯度による地域差が生じることになり, 高緯度地域では透過率が減少することがあり得る。

第4表 群落における透過率の計算

(1974)

調 査 月 日	群 落	(7)式による計算値				太 陽 高 度 deg	LAI
		C ₁	C ₂	C ₃	$\tau_{PAR}\%$		
8 . 21	均一群落	0.70	0.01	0.15	2.34	56.5	4.8
		0.40	0.01	0.15	3.01	31.2	
	狭畦群落	0.54	0.02	0.15	4.65	55.3	5.1
		0.45	0.02	0.15	3.18	36.4	
	広畦群落	0.45	0.01	0.15	6.84	54.2	5.0
		—	—	—	—	—	
9 . 11	均一群落	0.64	0.01	0.15	4.04	51.4	4.1
		0.70	0.01	0.15	2.18	44.4	
		0.57	0.01	0.15	1.54	30.8	
	狭畦群落	0.77	0.01	0.15	3.46	51.6	3.6
		0.77	0.01	0.15	2.24	43.0	
		0.63	0.01	0.15	2.10	32.7	
	広畦群落	0.97	0.01	0.15	2.20	51.7	3.3
		0.72	0.01	0.15	3.28	41.2	
		0.76	0.01	0.15	1.60	34.0	

第2節 群落における放射状態と生理生態との関係

テンサイ群落の放射状態については前節で論じたが、ここではテンサイの3群落について生育時期別に測定した群落内の透入放射と葉面積指数および個葉の空間的配置との関係から、これらと放射利用率との関連性を追究する。

実験—2 群落の放射吸収が放射利用率に及ぼす影響

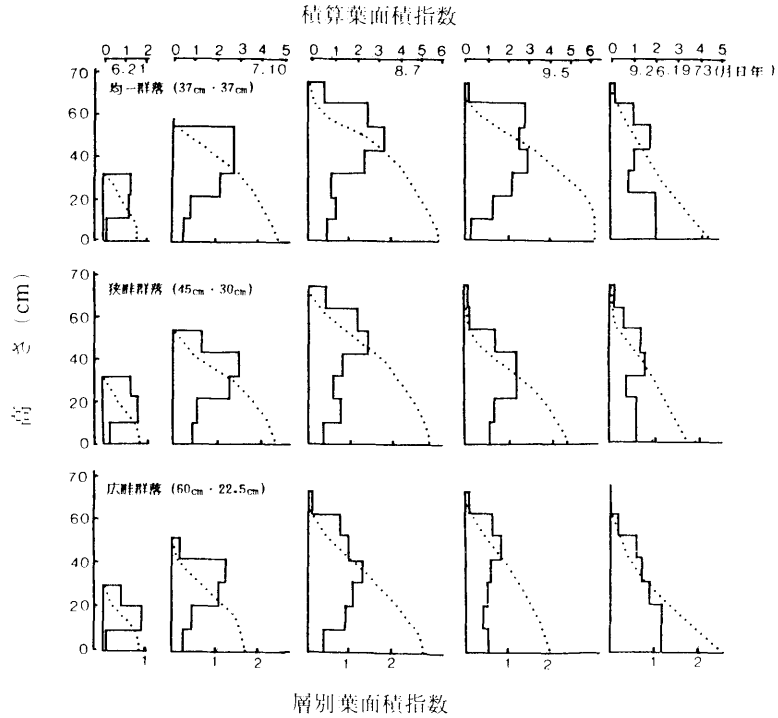
1. 実験方法

北海道・長沼町において1972～1973年の2年間実施した。群落条件は均一群落(畦幅37cm, 株間37cm)、狭畦群落(畦幅45cm, 株間30cm)、広畦群落(畦幅60cm, 株間22.5cm)の3種類とした。品種はKaweertaを用いた。光合成の測定は、第III章、第2節に示したchamber法で蒸散と同時測定した。群落に入射する全短波放射量はエプリー型日射計で測定した。群落内放射量はSRP-1642型測定器を用い、0.67 μ の波長帯について小型検出器を長さ2mのFiber photo-guideで測定器と連結し、群落内を10cmごとの層別に1m間にわたり移動して測定した。1972年には5月8日播種、10月25日に収穫し、1973年には5月1日播種し、10月15日収穫した。施肥量はN-16.0, P₂O₅-24.0, K₂O-17.3, Mg-5.3, B-0.4kg/10a, 有機物3t/10a施用した。生育期間中は深さ30cmの土壤水分がpF2.6を示す時点で畦間にかんがい法でかん水した。

2. 実験結果

(1) 群落における放射の透入と葉面積指数との関係

葉面積指数はその最大値が5～6に達し、両年ともに均一群落と狭畦群落で大きく、広畦群落で小さくなる傾向を示した。1973年における層別葉面積指数と群落条件との関係は第9図に示したように畦幅



第9図 群落の層別葉面積指数

□ 層別葉面積指数 … 積算葉面積指数

第5表 群落における波長別放射の透過率

(1973)

測定月日	係 数	均 一 群 落	狭 畦 群 落	広 畦 群 落
6・21	$\tau\lambda$ (F)	0.29 (1.4)	0.32 (1.4)	0.37 (1.4)
	A, k	0.94, 0.83	0.94, 0.78	0.86, 0.58
	Γ	-0.99	-0.98	-0.91
7・10	$\tau\lambda$ (F)	0.03 (4.5)	0.09 (4.4)	0.09 (3.4)
	A, k	1.18, 0.81	0.94, 0.53	0.77, 0.62
	Γ	-0.99	0.99	-0.96
8・7	$\tau\lambda$ (F)	0.01 (5.6)	0.02 (5.5)	0.03 (4.9)
	A, k	0.89, 0.85	1.05, 0.69	0.80, 0.70
	Γ	-0.99	0.99	0.98
9・5	$\tau\lambda$ (F)	0.01 (6.1)	0.02 (4.4)	0.02 (4.2)
	A, k	0.81, 0.79	0.70, 0.79	0.82, 0.84
	Γ	-0.94	0.94	-0.97
9・26	$\tau\lambda$ (F)	0.01 (4.1)	0.01 (3.7)	0.02 (4.0)
	A, k	0.82, 1.06	0.58, 1.04	0.90, 0.93
	Γ	-0.95	0.94	-0.98

注: $\tau\lambda$ (0.67 μ 波長放射の群落内透過率, Fは葉面積指数, A, kは(9)式における定数および係数, Γ は透過率と群落内層別葉面積指数との相関係数

が広がるほど上層部の葉量が少なくなり、中間層以下で多くなっている。とくに広畦群落では生育後期の葉部の下垂が著しく隣接畦の葉と重なり合いが生じ、局部的に密集する現象がみられた。0.67 μ の波長帯について層別に求めた群落内の放射透過率は、全般に群落内では葉層が深くなるに伴い放射量が減少した。透過率と層別葉面積指数に関する実験結果について、群落下層部における透過率と、Monsi and Saeki (1953) より導びかれた(9)式にあてはめて各群落の生育時期別吸光係数を算出し、第5表に示した。

$$\tau\lambda = A \exp(-kF) \quad \dots\dots\dots (9)$$

ここで、 $\tau\lambda$ は波長別放射の群落内透過率、A は定数、F は葉面積指数、k は群落内波長別放射量の吸光係数を示す。

放射の吸光係数(k)は生育初期でやや高く、その後減少し、生育盛期で増大して再び減少した後、生育末期で著しく増大するような経過を示した。透過率は畦幅が広がるほど大きくなり、放射のロスが増大した。初期生育の末期(7月10日)の透過率は群落間差異が大きく群落頂部葉群が発達した均一群落で著しく低下した。生育盛期になると、透過率は各群落ともに著しく低下し、畦状群落で透過率がやや低い傾向を示した。生育後期(9月26日)では群落内に傾斜角が大きい葉の割合が増加したため葉面積の減少にもかかわらず、透過率は生育盛期とほぼ同程度まで低下した。

(2) 群落条件と光合成との関係

テンサイの群落光合成量の変化を概括的にみるため、単位圃場面積(1 m²)当り1時間合計値を時刻別に求め、これと同時に測定した全短波放射量の1時間合計値から光一光合成曲線を作成し、第10図に示した。

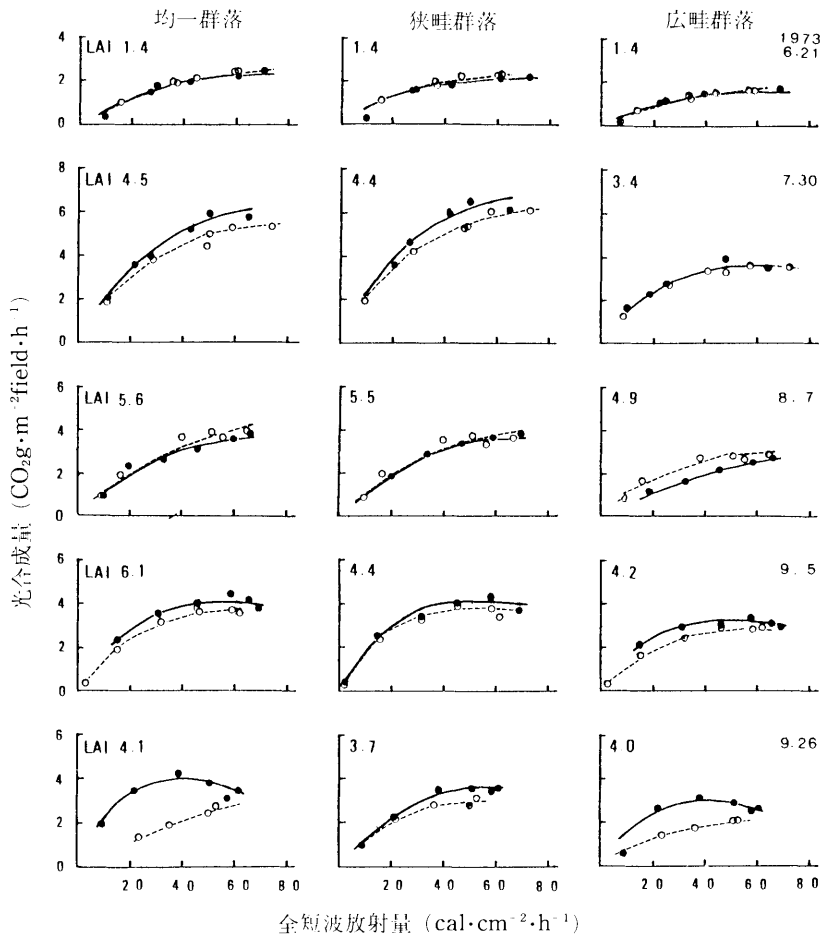
これによれば、光合成量の日変化は放射量の日変化によく追従しており、光一光合成曲線は単純な指数曲線の型を示した。この傾向は、宮坂ら(1969)、Thomas and Hill(1949)、村田、猪山(1960)が示した正規曲線型に類似している。全般に、放射量が40 cal. cm⁻²・h⁻¹付近を越えると放射量が増加しても光合成量はあまり増大せず、増加曲線はフラットになるか、あるいは9月の測定にあるように逆に低下する場合もみられる。午前と午後の光合成量には放射量が同程度あっても差異があり、午前中に比較的高い値を示す例が多い。

光合成量の群落間差異を生育時期別に比較する場合、後述するように放射以外の環境の影響を考慮しなければならないが、ここでは概括的に光合成速度の光合成有効放射と空中CO₂濃度との相対値(相対光合成速度)と葉面積指数との関係を検討し、その結果を第11図に示した。更に、これらの関係は指数関数で表現できたので(10)式に示した。

$$\left. \begin{array}{l} \text{均一群落 (1972) } P=1.23 F^{-0.904} \quad r=0.967 \\ \quad \quad \quad (1973) P=1.57 F^{0.690} \quad r=0.969 \\ \text{狭畦群落 (1972) } P=1.19 F^{0.905} \quad r=0.977 \\ \quad \quad \quad (1973) P=1.55 F^{-0.668} \quad r=0.990 \\ \text{広畦群落 (1972) } P=0.97 F^{-0.946} \quad r=0.984 \\ \quad \quad \quad (1973) P=1.17 F^{-0.680} \quad r=0.942 \end{array} \right\} \dots\dots\dots (10)$$

ここで、P は相対光合成速度 (CO₂mg・dm⁻²・h⁻¹ St_{PAR}/CO₂mg・air⁻¹)、F は葉面積指数、r は P と F との相関係数を示す。

各群落の相対光合成速度は葉面積の増加とともに相対的に低下するが、葉面積指数が3以上ではあまり大きな変化はなくなった。群落間では生育初期に大きい差がみられ、均一群落が最も高く、畦幅が広

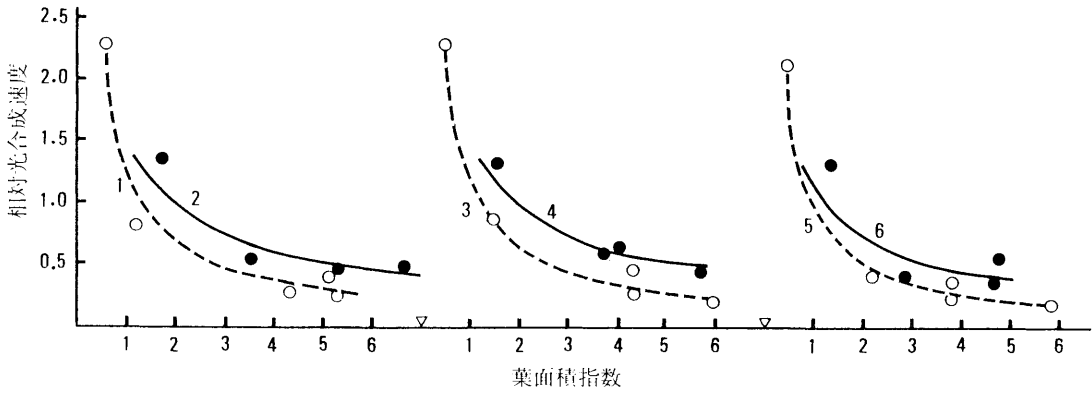


第10図 群落の光合成量と放射量との関係

—●— 午前, ---○--- 午後

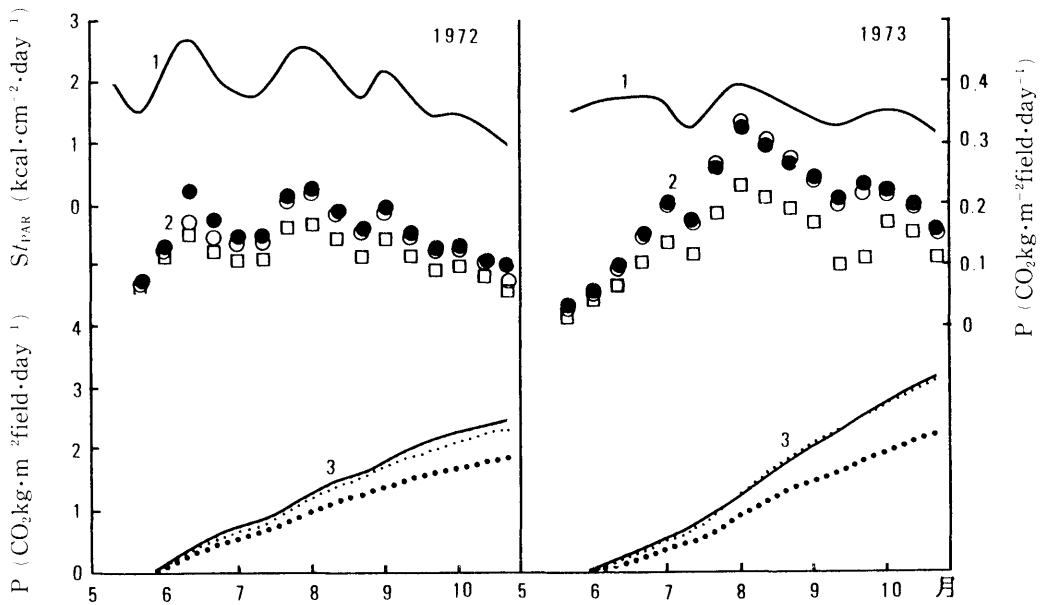
くなるほど低下し、とくに広畦群落で著しい傾向を示した。しかし、葉面積指数が4を越えた段階では均一群落の相対光合成速度がやや低下したため狭畦群落との間に大差がなくなり、逆転する場合もみられた(1973)。また、広畦群落は葉面積指数が小さいにもかかわらず相対光合成速度は低かった。年次間では、1922年の相対光合成速度が1973年より著しく低下した。

生育期間中の積算光合成量は(10)式により推定して第12図に示した。1972年には均一群落の光合成量は全生育期間を通じて最も高く、畦状群落で畦幅が広がるほど低下した。すなわち、均一群落に対して狭畦群落は93%、広畦群落は74%であった。1973年には均一群落と狭畦群落に大差がなかったが、生育初期は均一群落がやや高く、生育盛期で狭畦群落が高くなった。広畦群落は全生育期間を通じて最も低く、積算光合成量は均一群落の72%であった。また、両年を比較すると生育期間中の光合成有効放射合計値が前年に比べると78%であるのに対し、積算光合成量は均一群落で126%、狭畦群落で134%、広畦群落で121%であった。



第11図 群落の相対光合成速度と葉面積指数との関係

相対光合成速度；光合成有効放射と空中のCO₂濃度に対する相対値
 (CO₂mg·dm⁻²·h⁻¹/S_{f_{PAR}}cal·cm⁻²·h⁻¹/CO₂mg·air l⁻¹)
 ---○---1972, —●—1973 1. 均一群落(1972), 2. 均一群落(1973),
 3. 狭畦群落(1972), 4. 狭畦群落(1973), 5. 広畦群落(1972),
 6. 広畦群落(1973)



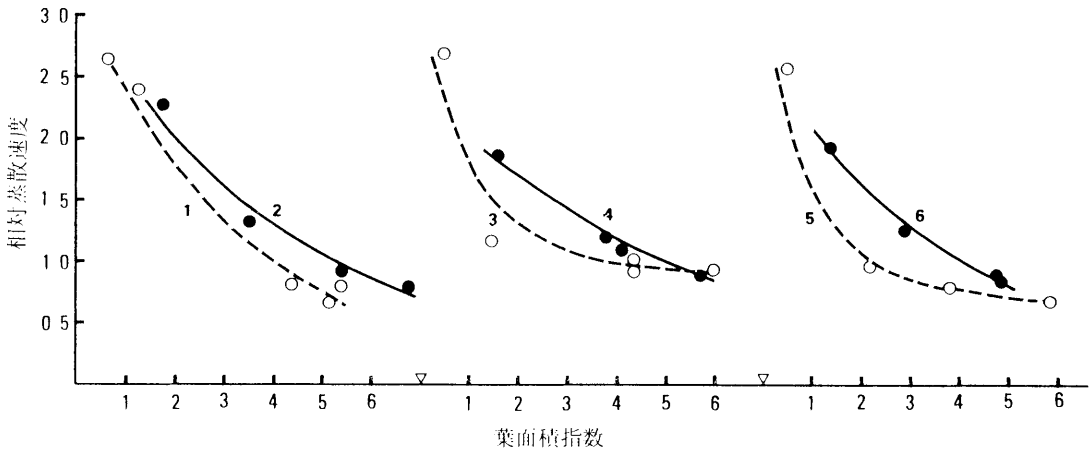
第12図 群落における積算光合成量

1. 光合成有効放射量旬合計値 (S_{f_{PAR}})
 2. 光合成量旬合計値 (P, ●均一群落, ○狭畦群落, □広畦群落)
 3. 光合成量積算値 (P, —均一群落, ……狭畦群落, ·····広畦群落)

(3) 群落条件と蒸散との関係

蒸散量に及ぼす群落条件の影響をみるため、光合成と同時に測定した蒸散量について全短波放射量と対応してみると、蒸散量は放射量の増加に伴いほぼ直接的に増加した。この傾向は、大島(1975)、北村、今(1970)が放射量と葉面積などとの関係について示した傾向とよく一致している。多くの測定例が示しているように蒸散量が午前と午後で違いがみられる傾向は本実験結果も同様であり、後述するような放射以外の環境の影響を考慮する必要がある。

蒸散量の群落間差異を検討するため、加藤ら(1962, 1963)が示した方法により相対蒸散速度(単位葉面積当り蒸散量 $H_2Og \cdot dm^{-2}$ と水深換算した全短波放射量 mm との相対値)と葉面積指数との関係を見ると、第13図に示したようになる。この関係は指数曲線式で近似できたのでその結果を(11)式に示した。



第13図 相対蒸散速度と葉面積指数との関係

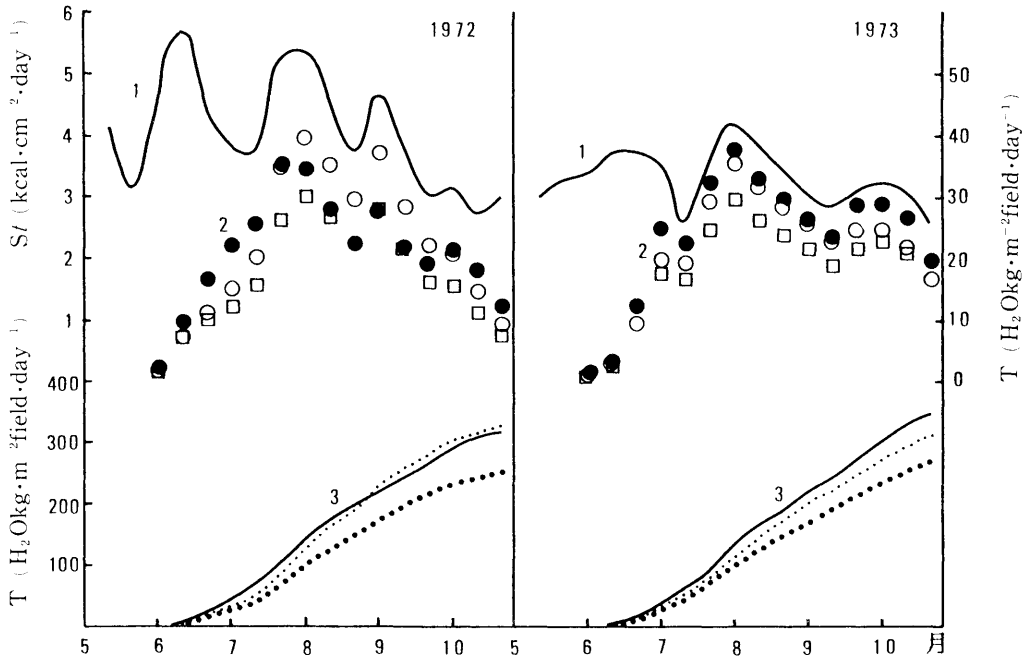
相対蒸散速度; ($H_2Og \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1} / S/mm \cdot h^{-1}$)
 ---○---1972, —●—1973 1. 均一群落(1972), 2. 均一群落(1973),
 3. 狭畦群落(1972), 4. 狭畦群落(1973), 5. 広畦群落(1972),
 6. 広畦群落(1973)

$$\left. \begin{aligned}
 \text{均一群落 (1972)} \quad T &= 3.24 \exp(-0.297 F) \quad r=0.985 \\
 \text{" (1973)} \quad T &= 3.05 \exp(-0.214 F) \quad r=0.985 \\
 \text{狭畦群落 (1972)} \quad T &= 1.97 \exp(-1.275 F) + 1.28 \exp(-0.070 F) \\
 &\quad r=0.964 \\
 \text{" (1973)} \quad T &= 2.37 \exp(-0.180 F) \quad r=0.989 \\
 \text{広畦群落 (1972)} \quad T &= 2.22 \exp(-1.317 F) + 1.04 \exp(-0.076 F) \\
 &\quad r=0.999 \\
 \text{" (1973)} \quad T &= 2.59 \exp(-0.235 F) \quad r=0.995
 \end{aligned} \right\} (11)$$

ここで、Tは相対蒸散速度 ($H_2Og \cdot dm^{-2} / Stmm$)、Fは葉面積指数、rは相関係数を示す。

これによれば、1972年の吸光係数は均一群落が小さく、畦幅が広くなると増大し、1973年は狭畦群落の吸光係数がやや低くなった。すなわち、葉面積指数の発達に伴い相対蒸散速度は低下するが、低下の程度は、前年で畦状群落が後年では均一群落と広畦群落が大きいことを示す。生育期間中の積算蒸散量

を(11)式より推定すると第10図に示したように1972年は生育初期において均一群落が最も高いが、生育盛期以後には狭畦群落が高くなった。1973年には均一群落>狭畦群落>広畦群落の順になって、両年の傾向は光合成の場合とやや異なった。



第14図 群落における積算蒸散量

1. 全短波放射量旬合計値 (S_f)
2. 蒸散量旬合計値 (T , ●均一群落, ○狭畦群落, □広畦群落)
3. 蒸散量積算値 (T , —均一群落, ……狭畦群落, ……広畦群落)

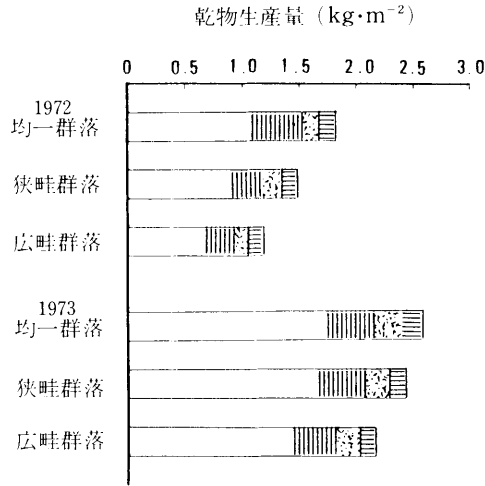
(4) 群落条件と乾物生産との関係

テンサイ群落の収穫期における乾物生産量は第15図に示したように均一群落が最も高く、畦状群落で畦幅が広がるほど減収の程度が大きくなった。光合成有効放射を基礎とした乾物生産放射利用率は第6表のように、1973年に著しく高い値を示し、総体で3.50~4.12%(全短波放射を基礎とする1.70~2.01%)に達した。全短波放射を基礎とした値は、大島(1975)がKaweertaについて得た1.44~1.93%に比べると直播栽培と移植栽培の違いにもかかわらずよく類似している。

(2)で推定した生育期間中の積算光合成量と収穫期における各器官の現存乾物量との比を光合成係数として次の式で算出した。

$$\text{光合成係数} = \text{積算光合成量 (kg} \cdot \text{m}^{-2}) / \text{収穫期乾物量 (kg} \cdot \text{m}^{-2})$$

これを乾物生産放射利用率(光合成有効放射)に対応してプロットすると第16図のようになる。1972年には各群落において光合成係数が小さいほど放射利用率は高くなる傾向を示し、均一群落>狭畦群落≧広畦群落の順になった。1973年には均一群落の光合成係数が1.3(総体)、1.9(根)で放射利用率がピークを示した。しかし、広畦群落では光合成係数が最も小さいにもかかわらず放射利用率は著しく低かった。これは、乾物生産効率が高いが生産量は低いことを示している。



第15図 群落の乾物生産量

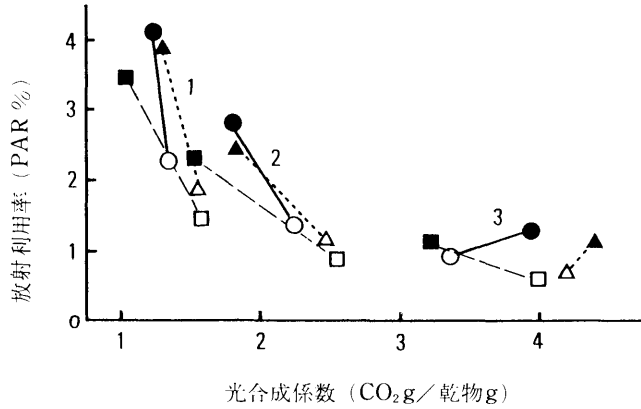
==== 葉身重, ||||| クラウン重, ≡ ≡ ≡ 葉柄重, □ 根重

第6表 群落の太陽放射利用率

年号	群落条件	光合成有効放射利用率 (%)					
		葉身	葉柄	クラウン	根	トツフ	総体
1972	均一群落	0.20 (0.16)	0.16 (0.08)	0.56 (0.27)	1.38 (0.67)	0.92 (0.45)	2.29 (1.12)
	狭畦群落	0.21 (0.10)	0.19 (0.09)	0.30 (0.15)	1.19 (0.58)	0.70 (0.34)	1.89 (0.92)
	広畦群落	0.17 (0.08)	0.15 (0.07)	0.27 (0.13)	0.91 (0.44)	0.59 (0.29)	1.49 (0.73)
1973	均一群落	0.28 (0.14)	0.40 (0.19)	0.63 (0.31)	2.83 (1.38)	1.29 (0.63)	4.12 (2.01)
	狭畦群落	0.21 (0.10)	0.35 (0.17)	0.58 (0.28)	2.74 (1.33)	1.15 (0.56)	3.89 (1.89)
	広畦群落	0.24 (0.12)	0.31 (0.15)	0.58 (0.28)	2.37 (1.15)	1.13 (0.55)	3.50 (1.70)

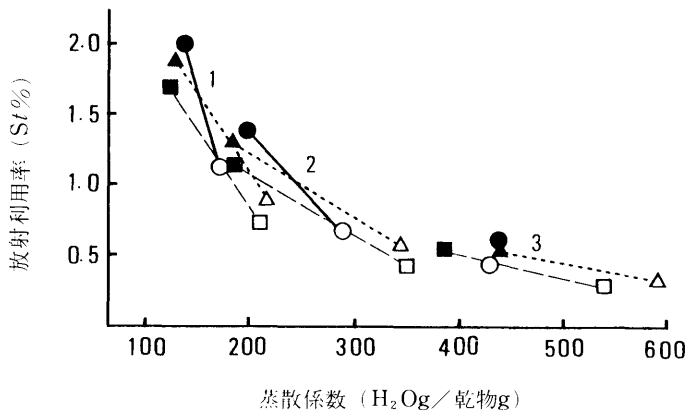
※()内は全短波放射を基礎として算出した。乾物発熱量は 4,100cal/gとした。

蒸散量についても光合成と同様の方法で蒸散係数を算出し、これと乾物生産放射利用率(全短波放射)との関係について第17図に示した。1972年には蒸散係数が小さくなると放射利用率は高くなる傾向が明らかで、均一群落は蒸散係数が最も小さく畦状群落との差は大きかった。1973年には均一群落の蒸散係数が150(総体)、200(根)付近で放射利用率がピークになった。しかし、各群落の放射利用率に差があっても蒸散係数の値は極めて近接しており、これのみをもって放射利用率の差異は説明できない。



第16図 光合成有効放射利用率と光合成係数との関係

均一群落;○1972, ●1973, 狭畦群落;△1972, ▲1973,
 広畦群落;□1972, ■1973, 1.総体, 2.根, 3.トップ



第17図 全短波放射利用率と蒸散係数との関係

均一群落;○1972, ●1973, 狭畦群落;△1972, ▲1973,
 広畦群落;□1972, ■1973, 1.総体, 2.根, 3.トップ

3 考 察

実験結果からテンサイの乾物生産放射利用率は生育期間中の積算光合成量と密接な関係にあり、全般には光合成量が多い条件で放射利用率が高いといえる。しかし、一方では、群落間で光合成量がほとんど同程度であっても放射利用率が低い場合があること、あるいは生育期間中の光合成有効放射量が多いのに、これが少ない年に比べて光合成量は逆に少なく、従って、放射利用率が低くなることがみとめられている。これらに関して、群落条件における光合成有効放射吸収の立場から考察を試みる。

光合成有効放射吸収量を第5表の放射透過率と(6)式の放射反射率から計算し、これと光合成量との関係について示すと第7表のようになる。

第7表 群落の光合成有効放射吸収量と光合成量

(1973)

測定月日	群 落	群 落 全 体 (地上～頂部)				群落植被層 (30 cm～頂部)		
		LAI	α_{PAR}	A_{PAR}	P	LAI	α_{PAR}	A_{PAR}
6・21	均一群落	1.40	0.67	20.02	2.12			
	狭畦群落	1.40	0.67	19.35	2.06	同左	同左	同左
	広畦群落	1.44	0.62	17.61	1.58			
7・10	均一群落	4.49	0.93	29.16	5.87	3.95	0.91	28.60
	狭畦群落	4.40	0.87	27.28	6.09	4.58	0.87	27.50
	広畦群落	3.42	0.87	27.28	3.37	3.17	0.85	26.72
8・7	均一群落	5.63	0.95	31.65	3.68	1.64	0.74	24.50
	狭畦群落	5.48	0.94	31.32	3.67	2.96	0.82	27.31
	広畦群落	4.94	0.93	30.99	2.60	1.72	0.72	23.86
9・5	均一群落	6.10	0.96	31.13	4.14	2.60	0.86	27.96
	狭畦群落	4.44	0.95	30.81	4.02	2.13	0.84	27.11
	広畦群落	4.15	0.95	30.81	2.98	2.15	0.83	26.99
9・26	均一群落	4.07	0.95	27.56	3.05	1.98	0.87	24.82
	狭畦群落	3.74	0.95	27.27	3.45	1.79	0.88	25.12
	広畦群落	4.01	0.94	27.56	2.40	1.52	0.75	21.42

注 測定時刻は午前10～12時の間である

LAI は葉面積指数

 α_{PAR} は光合成有効放射吸収率 A_{PAR} は光合成有効放射群落吸収量 (cal·cm⁻²·h⁻¹)P は光合成量 (CO₂·g·m⁻²·h⁻¹)

生育初期の放射吸収量は当然のことながら少なく、畦幅が広がるほど減少する傾向は明らかである。この時期の葉面積指数が群落間にほとんど差がないにもかかわらず広畦群落の放射吸収量が少ないのは株間が狭いため葉の相互遮蔽が生じたこと、畦間での透過率が大きいことが主な理由である。

生育が進展するに伴い各群落の葉面積は急速に発達するため相互遮蔽が生じ、単位葉面積当りの吸収率は減少するので光合成速度は低下する。とくに、葉面積の発達が著しい均一群落で低下が大きいので群落の光合成量の群落間差異は小さくなっている。生育盛期になると葉面積指数が過大に発達した均一群落は群落内に透入する放射量が減少して中間層以下の葉で光合成速度が著しく低下することから光合成量は狭畦群落>均一群落>広畦群落の順になった。広畦群落の光合成量が低い理由は株間が接近しているため葉群の局部的集積が生じること、広い畦間には葉の下垂によって傾斜角の大きい葉群の存在を許すことになり、葉面積が小さいにもかかわらず放射の吸光係数は、むしろ狭畦群落より大きくなって光合成量の低下に連係している。

生育後期では前節でも述べたように葉群の下垂傾向があつて透過率の群落間差異は小さくなるので放射吸収量の群落間差異は小さくなっているが光合成量にはなお差がみられ、均一群落および狭畦群落に比べて広畦群落では低下している。このように葉の傾斜角が増大した群落条件では中間層以下の光合成速度は著しく低下するので植被層における光合成量の多少が群落光合成量を規定すると考えられる。

群落条件による光合成量の差異について検討するため、本実験で得た放射透過率および反射率から算出した光合成有効放射吸収量と葉面積指数を説明変量とした重回帰を算出してみると、植被層を対象とした吸収量と葉面積指数をとった場合は(12)式で表わされ、標準回帰係数はそれぞれ5%、1%水準で有意である。

$$P = -1.73 + 0.13 A_{PAR} + 0.83 F \quad \dots\dots\dots (12)$$

$$R = 0.921^{**}$$

ここで、Pは単位圃場葉面積当り光合成量 ($\text{CO}_2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \text{ field} \cdot \text{h}^{-1}$), A_{PAR} は植被層における光合成有効放射吸収量 ($\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), Fは植被層葉面積指数(群落頂部より30 cm 附近まで), Rは重相関係数を示す。

これより群落の光合成量は、葉面積が発達した段階では植被層の葉面積と光合成有効放射吸収量が群落の光合成量を大きく左右していると判断される。

蒸散量は基本的には光合成の場合と同様の理由から群落間差異が生じている。また、葉面積指数が4以上に発達した段階においても群落全体の葉面積指数の大小が蒸散量を強く支配しており、蒸散量と葉面積指数との相関係数は0.907**を示している。しかし、群落間差異についてはこれのみでは説明できないので光合成の場合と同様の方法で放射吸収量と中間層以上の葉群における葉面積指数を説明変量とした重回帰式を求めると、(13)式のようになる。

$$T = -277.8 + 26.2 A_{PAR} + 4.8 F \quad \dots\dots\dots (13)$$

$$R = 0.900^{**}$$

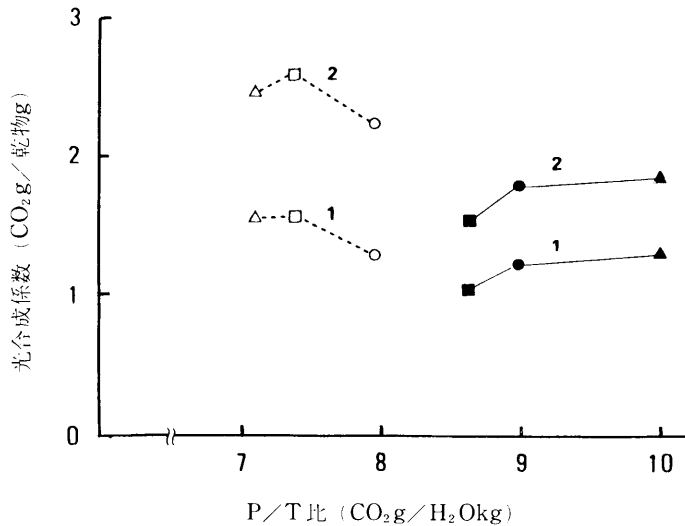
ここで、Tは単位圃場葉面積当り蒸散量 ($\text{H}_2\text{O g} \cdot \text{m}^{-2} \text{ field} \cdot \text{h}^{-1}$), A_{PAR} 群落の中間層以上の光合成有効放射吸収量 ($\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), Fは群落の中間層以上の葉面積指数(群落頂部より約40 cm 附近まで), Rは重相関係数を示す。なお、蒸散量に関して光合成有効放射域放射量を用いるのは必ずしも妥当でないと思われるが第8図に示したように0.3~0.9 μ 波長域の透過率は光合成有効放射域と同様の傾向を示すことから群落間の比較についてはほぼ差し支えないであろう。

この式で放射吸収量に対する標準回帰係数は5%水準で有意であるが、葉面積指数に対しては有意ではない。すなわち、蒸散量は葉面積指数の大小によって規定されるのではなく、主として群落条件によって変化している放射吸収量に規定される面が大きいと解することができる。これは光合成の場合に対象とした植被層では葉面積の多少が放射吸収量を左右している傾向とやや異なっている。従来の研究(加藤ら、北村・今)によれば葉面積指数が4前後に達すると相対蒸散速度はほぼ一定に近づくとしているが、本実験結果からは、葉面積指数とともに群落条件による差異があることを示している。

乾物生産放射利用率の群落間差異について積算光合成量との関連でみると、1972年には均一群落の積算光合成量は最も高く、光合成係数が小さいことから乾物生産効率も高いことが推察される。1973年には均一群落と狭畦群落の光合成量はほとんど差がないが、放射利用率は前者でややまざっている。これは、前者の光合成係数がわずかに小さいので乾物生産効率が高くなったことによる。一方、広畦群落では全生育期間を通じて光合成量が低かったため放射利用率が低下したのであるが、反面、光合成係数が小さくなって乾物生産効率は高いことを示している。これは生育盛期において葉面積が過大にならなかったことが主な理由である。また、1972年が1973年に比べて放射利用率が低いのは光合成量が低いと同時に光合成係数において総体では大差はないが、根では著しく増大しており、乾物生産効率も低下したことによるのである。これについては後述するように放射以外の環境要因を考慮する必要がある。

上述のように乾物生産放射利用率は光合成量と乾物生産効率に関与していることは明らかなので、乾物生産効率について光合成量/蒸散量(P/T比)の面から検討してみる。蒸散は根系から水を吸収する直接的な原動力になるばかりでなく栄養塩類の吸収を助長させ、体温を調節して葉内の生化学反応を円滑に進行させる。一方では蒸散量のある限度を越えた増加が細胞のポテンシャルを低下させ物理的抵抗を増して光合成に影響を与えている。したがって生育期間における蒸散量には好適範囲が存在することは容易に考えられる。

このことは本実験結果においても蒸散係数のある条件(200前後)で乾物生産放射利用率が高いことからもうなずける。そこで、光合成係数が群落や年次によって差異があることに着目して光合成係数とP/T比との関係を見ると、第18図に示すようにP/T比が9前後に光合成係数が小さくなる範囲があり、高い放射利用率が得られた1973年の広畦群落と均一群落がこの範囲に納まっている。



第18図 光合成係数とP/T比との関係

均一群落;○1972, ●1973, 狭畦群落;△1972, ▲1973,
広畦群落;□1972, ■1973, 1.総体, 2.根

以上から、テンサイ群落において高い乾物生産放射利用率を期待するには生育期間中の光合成量と乾物生産効率の増大が必要である。このためには均一群落あるいはこれに近い群落において葉面積指数がなるべく速やかに発達し、その最高値は5前後を越えないこと、光合成量と蒸散量のバランスがよい条件としてP/T比(CO₂g/H₂Okg)は9前後になることが望ましい。

第3節 群落における葉内水分状態と蒸散および光合成との関係

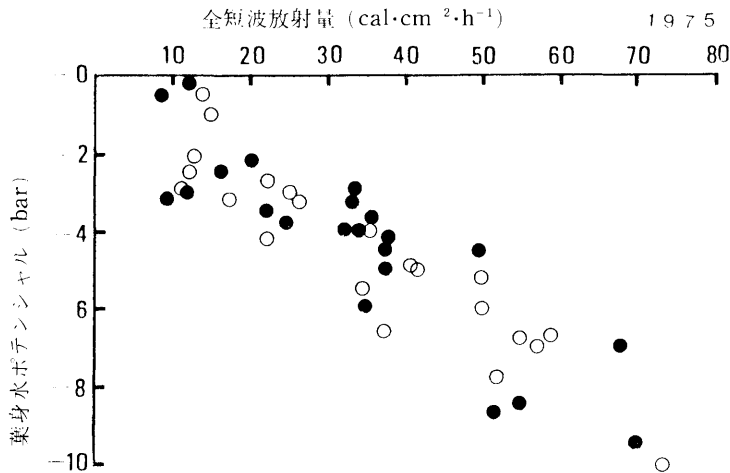
植物の葉で水分含量が低下すると気孔閉鎖が生じ、光合成速度を低下させる(Brix 1962, 津野 1965)。一方、クロロプラストで水分不足が生じた場合にも気孔閉鎖よりゆるやかであるが、光合成速度の減少がみられる(Tazaki, Ushijima 1968)。前節の実験結果において放射量の増加とともに蒸散量はほぼ直線的に増大するが、光合成量は45~50 cal.dm⁻²・h⁻¹附近から増加程度が減少する傾向とみとめられた。この理由としては蒸散量の増加に対して吸水量が不足するため葉内の水分不足を生じていることが考えられる。圃場条件におけるテンサイの葉内水分状態とこれらが生理機能に及ぼす影響については不明の点が多いので検討することにした。

実験-3 群落における葉身の水ポテンシャル

1. 実験方法

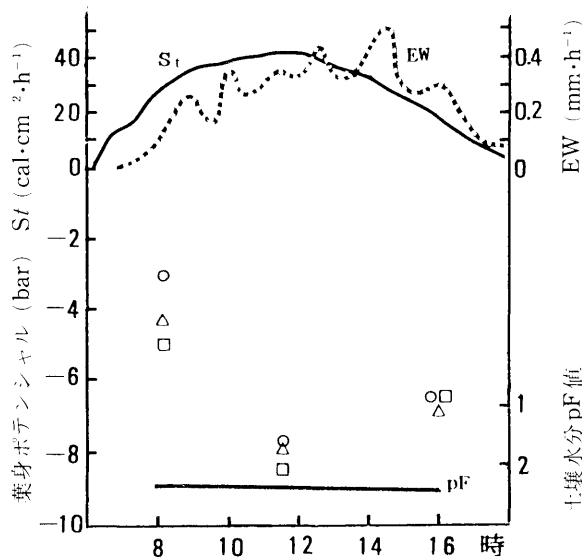
実験は1974~1975年に実施した。テンサイ葉内水分状態は拡散圧差(diffusion pressure deficit, DPD)を測定し、水ポテンシャル(ψ), (DPD=- ψ)で表わした(Slatyer, Taylor 1960)。測定方法としては、テンサイ葉身の試料について蒸気圧平衡法(Slatyer 1958)を用いた。テンサイ群落の数個体から

上葉3枚について径6 mmのリーフパンチで打抜き、直ちに秤量した後、食塩水で0, 10, 20気圧に調整したプラスチック容器中の食塩水面上5 mm間隔をあけた位置に設置したプラスチック製網の上にパンチ試料を数枚ずつ置き、密閉して24~28時間15℃の恒温室に置いた後重量を測定した。平衡蒸気圧は一定時間後に横軸に処理蒸気圧をとり縦軸に処理前後の重量比をプロットし、これを結んで0線を横切る点を読みとった。品種は、移植栽培したKaweerta及びきたまさりを用いた。1974年には5月



第19図 群落の葉身葉身水ポテンシャルと放射量との関係

○Kaweerta; $r = -0.92$, ●きたまさり; $r = -0.87$



第20図 群落における葉身水ポテンシャルの日変化

○均一群落, △狭畦群落, □広畦群落,
St; 全短波放射量, EW; 蒸発計蒸発量

9日移植, 10月8日収穫, 1975年には4月28日移植, 10月21日収穫した。群落条件は均一群落(畦幅37 cm・株間37 cm), 狭畦群落(畦幅45 cm・株間30 cm), 広畦群落(畦幅60 cm・株間22.5 cm)とし, 主として均一群落について調査した。施肥量はN-16, P₂O₅-24, K₂O-20.4, Mg-5.8, B-0.4 kg/10 a, 堆肥4 t/10 aとした。深さ15~30 cmにおける土壤水分がpF 2.6程度を示す時点でかん水した。

2. 実験結果および考察

(1) 葉身の水ポテンシャルと環境要因との関係

葉身水ポテンシャル(ψ)と放射量との関係についてテンサイ圃場において生育時期別にみると, 第19図に示したように葉身水ポテンシャルと放射量とは密接な関係にある。葉身水ポテンシャルの日変化についてみると, 第20図に示したように, 朝方で高く, 昼間で低下し, 夕方にやや上昇する傾向があり, 夕方では放射量が減少しても葉身水ポテンシャルは比較的低い値であった。これに関連して, 鳥潟ら(1965)が温州ミカンの葉の飽和水分不足度(WSD)の日変化についてみた結果によれば, 日の出とともに上昇し, 正午頃ピークになった後減少して夕方に低下する傾向を示しており, 本実験結果とよく類似した傾向である。また, 作物の葉内水分含量は, 気温, 地温, 降水量, 飽差などと明らかな相関があること(鳥潟ら1965), 風速が早くなるほど葉内のWSDが高まること(鳥潟ら1965), 葉内水分と土壤水分との関係が極めて密接であること(川竹ら1967, 鳥潟1967, 加藤ら1967)などから推察すると, これらはすべて蒸散を規制する環境要因であるから水ポテンシャルと蒸散との関係を追究することが重要である。

実験-4 葉身水ポテンシャルと蒸散および光合成との関係

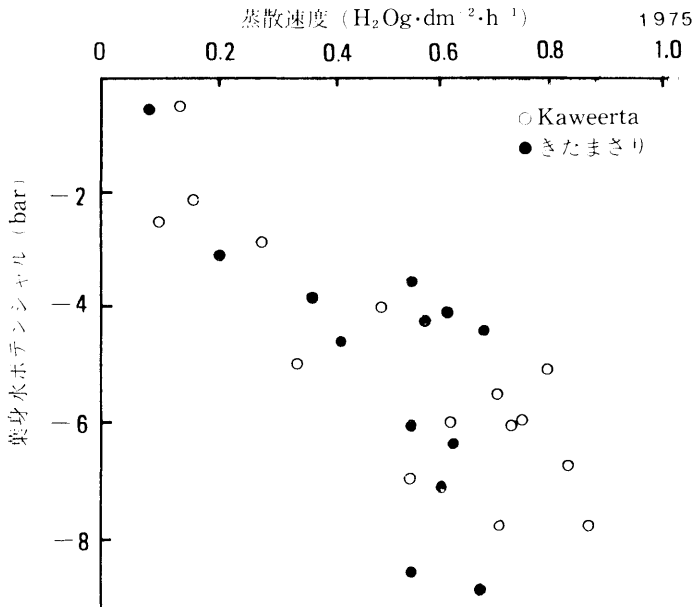
1. 実験方法

実験は1975年に実施した。品種は移植栽培したKaweerta, きたまさりを用いた。4月28日移植し, 10月21日収穫した。栽培法は均一群落(畦幅37 cm, 株間37 cm)とし, 施肥量はN-16.0, P₂O₅-26.2, K₂O-20.4 kg/10 a, 堆肥4 t/10 aとした。生育期間中は土壤水分(深さ15~30 cm)がpF 2.6程度

を示す時点でかん水した。葉内水分は水ポテンシャルで表わすこととし, 測定は実験-4と同様の方法で行った。蒸散および光合成は第III章, 第2節に記述した方法で測定した。

2. 実験結果および考察

葉面積が発達した時期の葉身水ポテンシャル(bar)と蒸散速度(T, H₂Og・dm⁻²・h⁻¹)との関係を第21図に示した。

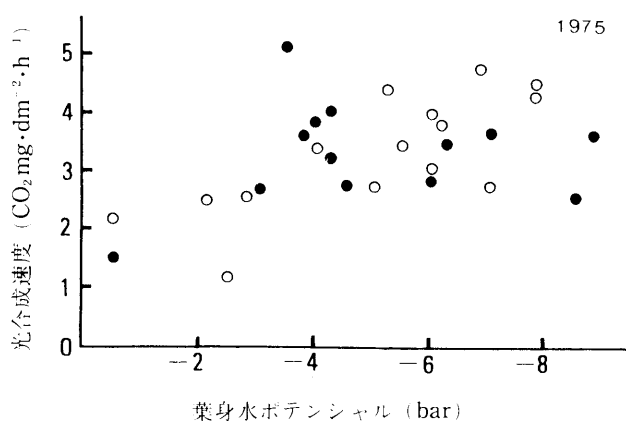


第21図 蒸散速度と葉身水ポテンシャルとの関係

これによれば、蒸散速度が $0.2 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 程度では、葉身水ポテンシャルは -2 bar より高く、蒸散速度が増加するとともに葉身水ポテンシャルは急速に低下し、蒸散速度が $0.6 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 前後になると葉身水ポテンシャルは -5 bar 前後に達している。しかし、蒸散速度の増加は $0.6 \sim 0.8 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 以上になると緩慢になるが、葉身水ポテンシャルは $-4 \sim 8 \text{ bar}$ の中で広い範囲の値を示すようになる。これは、葉身水ポテンシャルが -6 bar 以下に低下した段階では、蒸散速度の制限因子になることを示している。また、この場合、きたまさり の蒸散速度の抑制は Kaweerta に比べやや大きい傾向がみとめられた。

蒸散速度が更に増加し、吸水が制限される条件があれば、葉身水ポテンシャルは低下し、蒸散速度も低下の傾向に転換することが想定されるが本実験ではこの範囲については把握できなかった。この傾向は鴨田 (1974) が各種野菜についてみており、石原ら (1977 1a, 1971 b) は放射の増加に伴い蒸散量の増加が気孔開度を小さくし、水分収支が不均衡になることをみている。

葉身水ポテンシャルの変化が光合成速度 (P , $\text{CO}_2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) に及ぼす影響については前述の蒸散速度と同時に測定した結果について第 22 図に示した。



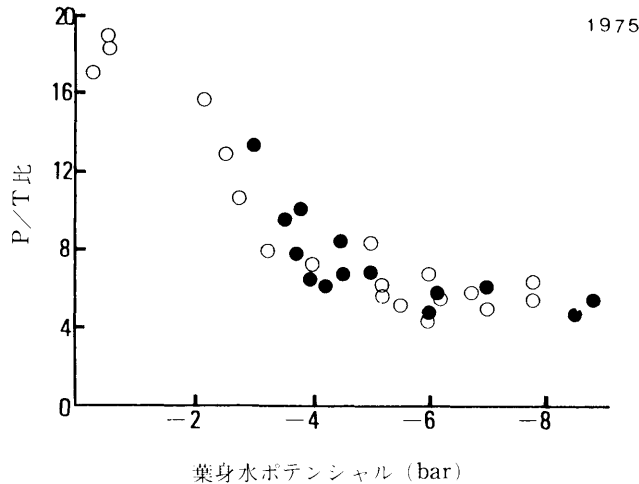
第22図 光合成速度と葉身水ポテンシャルとの関係

○Kaweerta, ●きたまさり

葉身水ポテンシャルが -5 bar 附近までは葉身水ポテンシャルが低下しても光合成速度は緩慢に増加しているが葉身水ポテンシャルが -6 bar より更に低下すると光合成速度の増加は制限されて減少の傾向に転換している。この場合、Kaweerta の光合成速度は きたまさり より高い水準にあった。

光合成は蒸散と同様に気孔を通じて行なわれている。したがって、光合成が体内の反応過程で制限因子の作用がなく、 CO_2 を主として気孔から取込まれることでのみ支配される条件では、光合成速度と蒸散速度の変化はほぼ同一の傾向を示し、 P/T 比は一定になると考えられる。しかし、蒸散は物理作用であるから主として気孔抵抗と、葉と大気層との接触面における境界抵抗によって規制されるが、光合成はこれらの物理的抵抗の他に葉の組織内における透過、移動に際しての抵抗、光合成の生化学的抵抗が関与しているので葉内の水分が不足状態になると光合成が低下し、 P/T 比は小さくなる。このような視点から本実験結果について P/T 比と葉の水分ポテンシャルとの関係をみると第 23 図のようになる。

葉身水ポテンシャルが -2 bar 附近までは P/T 比はあまり大きな変化はないが、これより -6 bar の範囲では葉身水ポテンシャルが低下すると P/T 比は急激に低下する。すなわち、蒸散速度が増加する



第23図 P/T比と葉身水ポテンシャルとの関係

○Kaweerta, ●きたまさり, P/T; 光合成/蒸散

過程で葉身水ポテンシャルが低くなり、このため光合成速度の増加程度が蒸散速度よりも大きく制限されていることを示している。このように、光合成速度は葉内の水分が不足すると前述のような気孔抵抗以外の抵抗の影響を強く受けることになる。また、本実験では葉身水ポテンシャルが $-6 \sim -8$ barの範囲では蒸散速度も制限を受けており、P/T比は大きく変化していない。しかし、この段階においても蒸散速度を促進するような外的条件が作用した場合には、鴨田がみているようにP/T比は更に低下することが考えられる。逆に、蒸散速度を抑制するような外的条件が作用した場合には、光合成速度が大きくなくてもP/T比は増大することがある。一方、蒸散速度が増加しても葉の葉身水ポテンシャルが著しく低下しない場合、例えば土壤水分が十分あり、根の吸水能力が高い条件では光合成速度は大きく低下せず、P/T比は比較的高い水準を保持する。これに関連した研究結果としてTotsuka and Monsi (1959, 1960)は、葉内水分の不足が根の吸収能力に左右されることをみとめており、これには土壤環境条件が関与すると考えられるので更に後段で検討したい。

Koch(1957)が述べているように、P/T比を一種の生産効率とすると、P/T比が大きいことが望ましいといえるが、Ushijima et al. (1971)、鴨田(1974)が指摘し、また筆者が前節においてP/T比が9前後に乾物生産効率が高い範囲があることをみとめたことから、P/T比に好適範囲があるとすると、その大きさにはある限界が存在すると考えてよい。

第4節 気象要素と生理生態との関係

テンサイ群落における光合成並びに乾物生産放射利用率は種々の気象環境条件によって規制される。これらの環境要因として、放射量の他に地(水)面蒸発量、飽差、 CO_2 濃度、気温、地温、風などがあるが、従来の研究結果によれば、光合成と蒸散に対する温度の影響が著しい傾向にあるので、とくに気温と地温を重点的にとりあげた。

高等植物の光合成は自然条件ではあまり温度によって影響されないとしている研究例が多い(Gaastera 1959, 戸部 1971, 伊藤 1965)。他方では、大島(1962)は高温域では葉温が高まるほどテンサイの光合成は減少することをみとめ、Murata and Iyama (1963)、Murata et al. (1965)は牧草の幼植物について光合成の温度反応に違いがあるとし、また、多くの作物で最大の光合成速度を示す最適温度の

存在、あるいはその前後の温度の影響が異なることをみとめている。低温域に関しては、村田 (1961)、Sawada and Miyachi (1974)、Moony and West (1964) が光合成速度の低下をみとめている。

テンサイの生育には気温と同様に地温も大きな影響力をもっている。とくに生育初期は春の低温期にあるので、この時期の地温のもつ意義は大きい。光が十分にあっても地温が低い場合は水と栄養塩類の吸収が妨げられるから、光合成に影響を与えることになる。テンサイの生育と地温との関係について大島 (1975) は、生育が旺盛になるための必要な低温限界が 15°C 附近にあるとしている。適温以上の高温になると、化学反応の温度係数 Q_{10} は低下し、生長速度が減衰することがみとめられており、また、根の乾物生産も高温で低下することは、武田、県 (1966) が牧草においてみとめている。

乾物生産における放射利用率と温度との関係を見る場合は、上述のように生理機能に対する影響を直接的に解析するばかりでなく、更に作物の全生育過程で同化器官である葉の生長発達程度および非同化器官の増減、あるいはこれに伴う生態的变化と受光態勢に及ぼす間接的な影響などに注目して解析する必要がある。そのため、気温については実際圃場条件で温度環境を調節できる装置を用い、土壌温度については実際圃場条件で根域の土壌温度を調節することは困難であるから、土壌温度調節装置を用いて生育初期を対象に光合成、呼吸、蒸散などの生理機能に及ぼす影響と生産過程における生態的变化および物質の配分などについて検討を試みた。

実験－5 各種気象要素と光合成および蒸散との相関

1. 実験方法

テンサイ品種 Kaweerta を用い、畦幅 37 cm、株間 37 cm に栽植して土壌水分を好適範囲に調節したテンサイ圃場において、7月、8月、9月の間に chamber 法(第III章、第2節参照)を用いて光合成量、夜間の呼吸量および蒸散量を測定した。また、同時に放射量、蒸発計発条量、飽差、CO₂ 濃度(植被層)、気温(植被層)、体温などを測定した。放射量の測定はエプリー型日射計(第III章、第1節参照)、蒸発計はろ紙型自記蒸発計を用いた。体温はテンサイ最長葉の葉柄中央部の北側に径 0.1 mm の銅・コンスタンタン熱電対を挿入して測定した。

2. 実験結果および考察

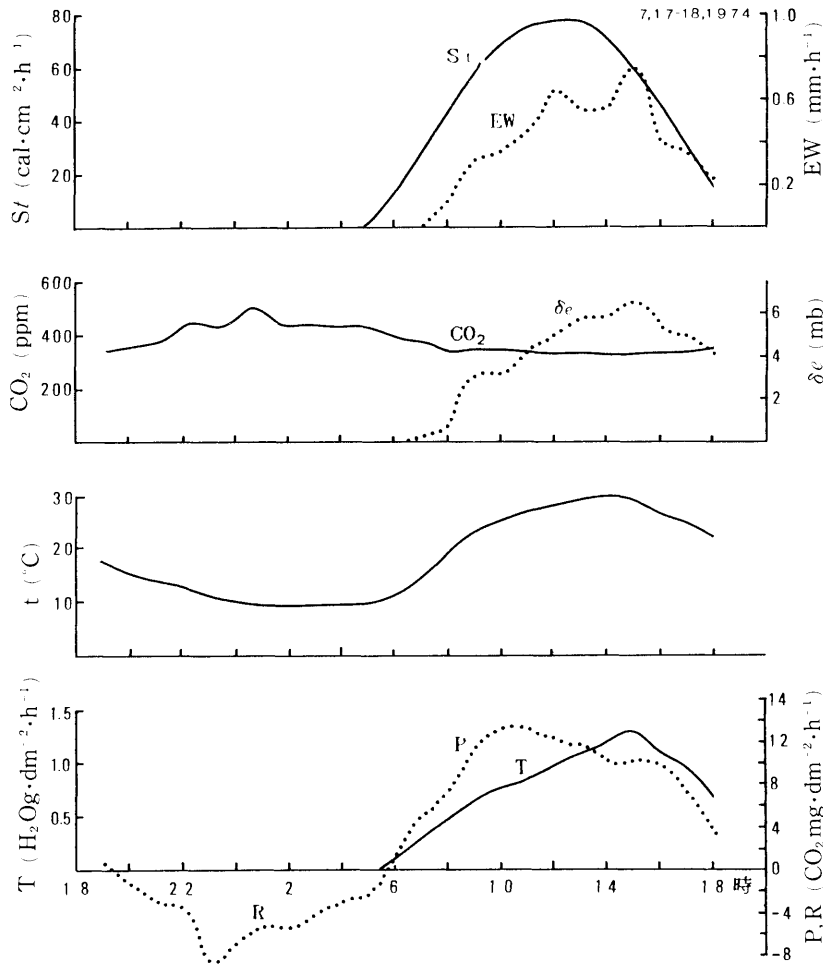
測定時におけるテンサイの生育状態は第8表に示すとおりで葉面積指数が 4.1~4.8 の良好に発達した群落であった。測定結果の代表例として、7月の測定値を第24図に示した。

第8表 テンサイ生育調査結果

(1974)

測定 月日	草 高 cm	草 丈 cm	葉 数 枚/個	LAI	根 径 cm	根 長 cm	乾 物 重 g/m ²					
							葉	葉 柄	クラウン	根	地上部	総 体
7.18	46.0	48.6	24.5	4.32	8.3	10.6	0.186	0.182	0.041	0.345	0.409	0.754
8.22	54.3	60.5	36.5	4.79	12.3	15.9	0.238	0.293	0.204	1.220	0.735	1.955
9.11	59.0	65.0	26.5	4.08	12.1	15.6	0.174	0.227	0.384	1.162	0.785	1.947

また、7月、8月、9月の測定値について相関係数を計算すると第9表のようになる。これらの相関係数は各要素の日変化を測定して得たものであり、各気象要素は相互に関連をもっているため、相関係数は独立した気象要素との関係を表わすものでない。したがって、各種気象要素相互の影響を考慮しながら検討する必要がある。全般に光合成と気象要因との相関係数は高い値を示している。放射量に対しては前節で詳述したように、いずれも高い正相関が得られた。



第24図 群落における光合成、呼吸、蒸散の日変化

S_t ;全短波放射量, CO_2 ;空中の CO_2 濃度, t ;気温, EW ;蒸発計蒸発量, δe ;飽差, T ;蒸散速度, P ;光合成速度, R ;夜間の呼吸速度

CO_2 濃度との関係では負の相関を示しているが、本実験は自然環境下で行なわれた結果であり、測定値は上述のように放射に強く支配され、光合成は日中上昇する日変化を示すのに対し CO_2 濃度は日中低下すること、日変化の濃度差が小さいことなどが影響して負相関が得られたものと考えられる。大島(1962)は、 CO_2 濃度が $1.7\text{ mg}\cdot\text{air}^{-3}\text{ l}^{-1}$ 以上では CO_2 濃度よりも日射量が光合成の規制因子として働くようになるとしている。本実験の測定値も $1.7\text{ mg}\cdot\text{air}^{-3}\text{ l}^{-1}$ 以上の場合が多く、この際 CO_2 濃度よりも放射量が光合成に強く影響を及ぼしていると考えられる。圃場条件でも CO_2 濃度の増減があれば光合成の増減に関与することは、Musgrave and Moss (1961)がトウモロコシについて実験した結果からも推察できる。光合成の測定値について放射量に対する相対値を求め、 CO_2 濃度との相関をとってみると、第10表に示したように正相関が得られ、 CO_2 濃度が増加すると光合成は増加する傾向がうかがえる。

本実験結果では、光合成と温度は正相関を示した。これは最高温度が 30°C を僅かに越える程度で、体温は気温より $1\sim 2^\circ\text{C}$ 低い状態であったので、とくに高温による制限がなかったためと思われる。しか

第9表 各種気象要素と光合成および蒸散との相関

(1974)

測定 月日	測定 項目	放射量		蒸発量		飽差		CO ₂ 濃度		気温		体温	
		AM	PM	AM	PM	AM	PM	AM	PM	AM	PM	AM	PM
7.18	蒸散	0.986 ^{**}	0.771 ^{**}	0.718 [*]	0.898 ^{**}	0.972 ^{**}	0.980 ^{**}	-0.934 [*]	-0.872 ^{**}	0.979 ^{**}	0.940 ^{**}	0.989 ^{**}	0.889 ^{**}
	光合成	0.945 ^{**}	0.907 ^{**}	0.221 [*]	0.774 ^{**}	0.852 ^{**}	0.891 ^{**}	-0.894 [*]	-0.821 ^{**}	0.920 ^{**}	0.899 ^{**}	0.881 ^{**}	0.916 ^{**}
8.21	蒸散	0.954 ^{**}	0.907 ^{**}	0.889 ^{**}	0.946 ^{**}	0.970 ^{**}	0.948 ^{**}	-0.923 [*]	0.890 ^{**}	0.973 ^{**}	0.956 ^{**}	0.962 ^{**}	0.946 ^{**}
	光合成	0.875 ^{**}	0.941 ^{**}	0.454 [*]	0.936 ^{**}	0.830 ^{**}	0.971 ^{**}	0.926 ^{**}	-0.917 [*]	0.928 ^{**}	0.973 ^{**}	0.940 ^{**}	0.934 ^{**}
9.11	蒸散	0.981 ^{**}	0.952 ^{**}	0.711 [*]	0.672 [*]	0.870 ^{**}	0.943 ^{**}	-0.943 [*]	-0.706 ^{**}	0.969 ^{**}	0.989 ^{**}	0.949 ^{**}	0.963 ^{**}
	光合成	0.859 ^{**}	0.934 ^{**}	0.071 [*]	0.674 [*]	0.978 ^{**}	0.972 ^{**}	-0.848 [*]	-0.743 ^{**}	0.902 ^{**}	0.981 ^{**}	0.867 ^{**}	0.971 ^{**}

第10表 CO₂濃度および温度と相対光合成速度との関係

測定 月日	測定項目	CO ₂ 濃度	温度
7.18	相対光合成速度	0.505*	-0.400
8.21	"	0.319	-0.695*
9.11	"	0.356	-0.556*

注 相対光合成速度: 光合成速度/全短波放射量
CO₂濃度: CO₂mg·air l⁻¹

しながら温度が上昇すると呼吸が増加して見かけの光合成は減少することは本実験結果からもみとめられる。すなわち、第10表に示したように、温度と相対光合成速度との相関をとると負相関を示しており、昇温による光合成の減少傾向がみとめられる。

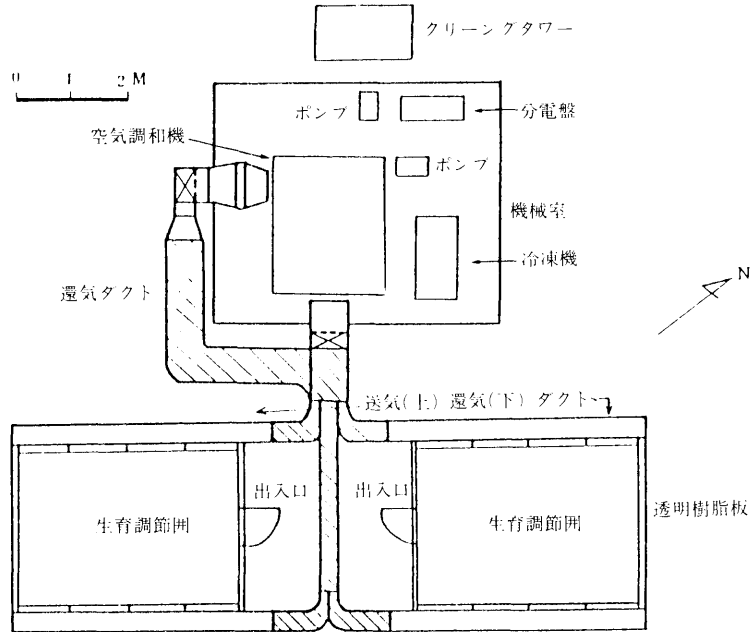
蒸散と温度との関係は極めて密接な正相関を得ており、従来の研究結果とはよく一致している (Briggs and Shantz 1916, 鴨島 1974, 北村・今 1970)。蒸発量に対しては全般にやや低い相関係数を示し、とくに午前中では相関関係がほとんどみとめられない場合がある。理由としては、早期における蒸発計蒸発量の値が低いことによるもので計器の特性から生じる誤差も考えられる。また、温度と飽差は蒸散と密接な関係があった。蒸散に対する温度の影響は、温度が空気の湿度を変化させ、これが飽差の変化を伴って蒸散に作用し、一方では直接的に気孔の開度を左右し (Meidner and Mansfield 1968)、体内水蒸気の拡散抵抗を増減して蒸散作用に影響を与えるもので、極めて作用力の大きい気象要素といえる。

実験-6 気温がテンサイの生理生態に及ぼす影響

1. 実験方法

圃場条件で温度を調節するため第25図に示した開放型温度調節装置 (ファームトロン, 北村・堂腰 1971) を用いた。本装置は高温域を調節できないので主として低温域を中心に自然温度条件と比較するため、テンサイ生育期間中の温度を自然温度条件より約2℃低下するように調節した。光合成と呼吸(夜間のCO₂放出)および蒸散の測定は chamber 法 (第III章, 第2節参照) で行った。テンサイ体温の測定

は chamber 内測定個体について径 0.1 mm の熱電対 (銅・コンスタンタン) を用い、葉温については南向最大展開葉裏面の葉脈中央部に挿入し、葉柄温については葉柄中央部北側に挿入して光合成および蒸散と同時に記録した。気温は 100 cm と 10 cm の高さについて、地温は 5 cm と 10 cm の深さについて測定した。日平均温度は 3 時間毎の平均値で表し、昼間は 6 ~ 18 時、夜間は 18 ~ 6 時とした。実験圃場の栽培条件は第 11 表に示すとおりである。



第25図 開放型温度調節装置 (ファームトロン)

1. 空気調節装置；送風機，冷凍機，冷却機，エアーワッシャー，エアーワッシャー冷却コイル，温度調節用計機，機械操作分電盤，2. 生育調節圃，3. 空気吹出，吸込装置

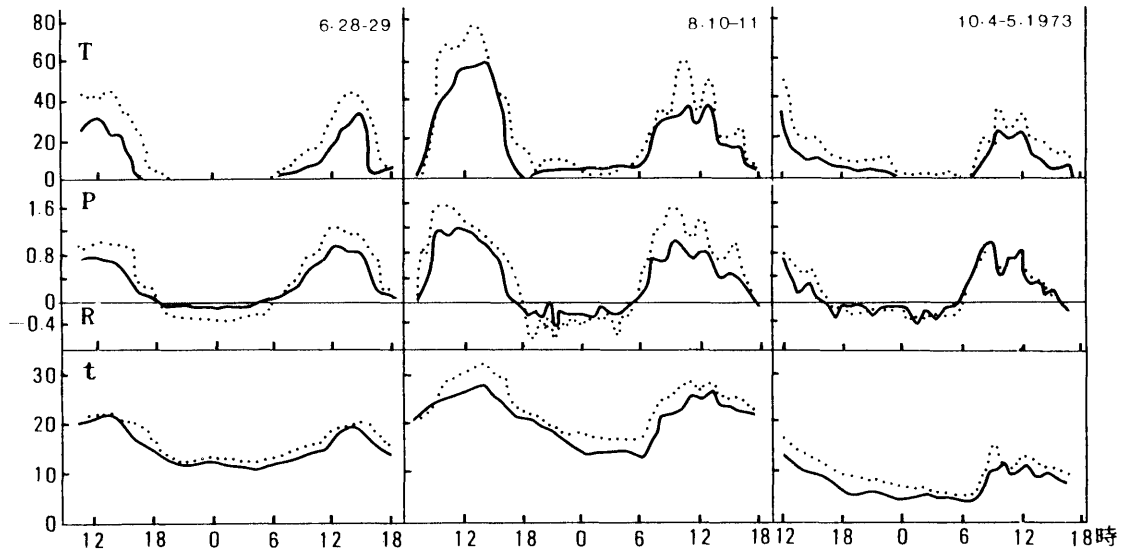
第11表 実験圃場の栽培条件

供試材料	試験方法	栽培法	移植期	収穫期
テンサイ	枠は場(3m×4m)	移植栽培 施肥量	5月8日	10月20日
	開放型温度調節装置	N - 16.0kg 10a, P ₂ O ₅ - 240kg/10a		
Kaweerta	低温区(約 2℃)	K ₂ O - 17.3 " , Mg - 0.53 "		
	自然温区	B - 0.4 " 全層施肥		
2 反復		畦幅 45cm 株間 30cm		
		土壌水分調節 pF 2.6でかん水		

2 実験結果

(1) 温度と光合成, 呼吸, 蒸散との関係

テンサイ生育期間中の気温の経過をみると, 昼間および夜間の平均気温は自然温区が 19.5 および 14.9°C, 低温処理区が 16.3 および 13.0°C であった。地温の生育期間中の平均値は自然温区が 16.6°C (5 cm), 16.1°C (10 cm), 低温処理区が 14.2°C (5 cm), 14.6°C (10 cm) であった。気温と生理機能との関係についてみるため, 生育期間中の主要時期における代表例として光合成量と蒸発量の日変化を第 26 図に示した。



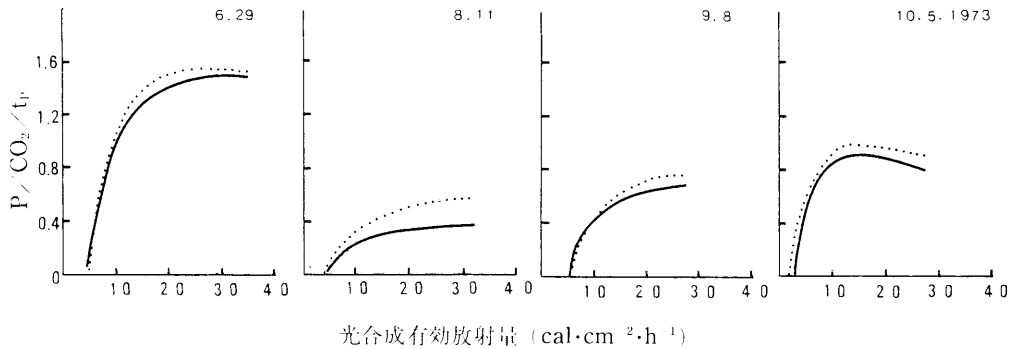
第26図 光合成量および蒸発量の日変化と気温との関係

……自然温区, —低温処理区, T; 蒸散量 ($\text{H}_2\text{Og}/\text{株}\cdot\text{時}$)
 P; 光合成量 ($\text{CO}_2\text{g}/\text{株}\cdot\text{時}$), t; 気温 ($^{\circ}\text{C}$)
 R; 夜間の呼吸量 ($\text{CO}_2\text{g}/\text{株}\cdot\text{時}$)

低温処理区の光合成量は自然温区に比較して生育初期では 80%, 生育盛期で 81%, 生育後期では自然温区の気温が低下したため, 両区の差が小さくなり, 95%にとどまった。光合成量の最高値は 25~30°C の間で得られた。夜間の呼吸量を CO_2 の放出過程でみると, 生育初期では低温処理区で著しく低下し, 自然温区の 37%になったが, 生育盛期では差が小さくなり 53%, 生育後期になると 83%であった。呼吸量の最高値は不明であるが 18°C で 18 g/株・時を得た。蒸散量は低温処理区の低下が光合成より著しく, 生育初期で 75%, 生育盛期で 66%になり, とくに生育後期のように気温が著しく低下した条件でその差は大きくなった。蒸散量は本実験の範囲では高温になるほど高く, 最高値は 30°C 前後で得られた。光合成量に対する夜間の呼吸量の比 (R/P) は自然温区で 13~42%, 低温処理区で 11~37%を示し, 低温域で呼吸量の低下が著しく, 生育後期のように温度の低下が著しい場合は顕著にみとめられた。このように, 低温処理による生理機能の低下は明らかである。

光合成に対する温度の影響をみようとする場合, 葉温とくに葉内細胞中のクロロプラストの温度を正しく把握することが必要とされているが, 自然条件におけるテンサイ群落の葉温を正確に表わすことは極めて困難である。本実験においては, 測定時の外気温と chamber 内温度との差は小さく, 生育初期で

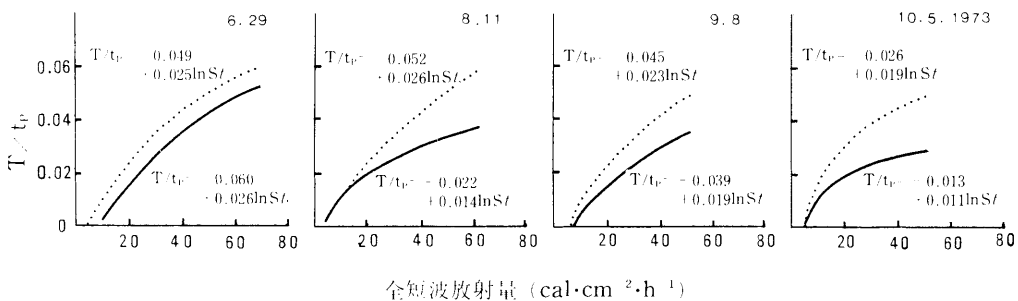
1.65°C以下、生育盛期以降では0.69°C以内であった。また、chamber内で日向の葉温は外気温に比較して自然温区では2.26~6.10°C程度、低温処理区では0.43~3.14°C程度高かった。日陰の葉柄では、自然温区で1.16~-0.71°C、低温処理区では1.16~-0.99°Cであった。これらの温度差は全般に放射量が高い条件で大きくなる傾向を示した。葉温の測定位置は南向最大展開葉の裏面中央であり、これを群落の日向部を代表するものとみなし、その他の葉群は日向部葉温と日陰部葉柄温の間にあるとすると、これらの平均値を群落葉群の代表値としての体温と考えて大きな誤りはないであろう。



第27図 体温およびCO₂濃度に対する相対光合成速度と光合成有効放射量との関係

.....自然温区, ——低温処理区, (P/CO₂/t_p); 体温とCO₂濃度に対する相対光合成速度 (CO₂mg·dm⁻²·h⁻¹/CO₂mg·air l⁻¹/t_p°C)

光合成速度の生育時期別経過を体温との関連でみるため、空中CO₂濃度と体温との相対値(相対光合成速度P/CO₂/t_p)を求め、第27図に示した。相対光合成速度は光合成有効放射量の増加に伴って基本的には対数曲線の形で増加するが、光合成有効放射量が10 cal·cm⁻²·h⁻¹以上になると増加程度は次第に減衰し、10月の測定例では光合成有効放射量が15 cal·cm⁻²·h⁻¹附近より逆に減少した。生育時期別にみると、相対光合成速度は生育初期で大きく、生育盛期で小さくなり、生育後期でやや大きくなった。このように相対光合成速度は放射状態や生育時期によって異なり、放射量が15 cal·cm⁻²·h⁻¹附近より高い条件で自然温区と低温処理区との間で差が大きくなり、とくに生育盛期では低温処理区が



第28図 体温に対する相対蒸散速度と放射量との関係

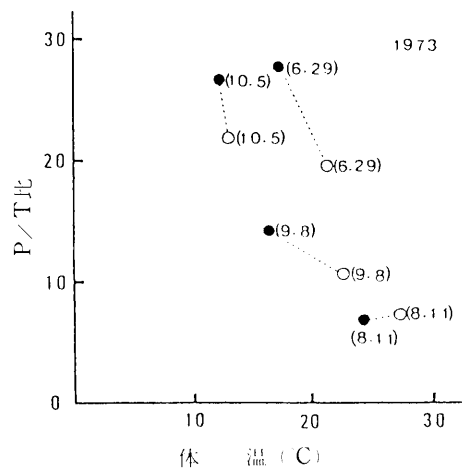
.....自然温区, ——低温処理区, T/t_p; 体温に対する相対蒸散速度 (H₂Og·dm⁻²·h⁻¹/t_p°C)

低くなる傾向を示した。

蒸散速度に対しては、体温との相対値(相対蒸散速度 T/tp)を求め、第28図に示した。相対蒸散速度は放射量が増加するほど増加して対数曲線の型を示すが、この対数回帰式における回帰係数は、8月以降において体温が低い条件で明らかに低くなった。すなわち、蒸散速度に対する体温の影響は、放射状態および生育期間によって異なり、また、自然温区と低温処理区で異なることが示している。

光合成速度と蒸散速度に対する体温の影響を比較するため、 P/T 比($\text{CO}_2\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}/\text{H}_2\text{Og}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)の時期変化について体温との関係でみると、第29図の示したようになる。生育時間の P/T 比は7~28の範囲にあった。全般に生育の初期と後期では、 P/T 比は上昇するが、これは葉面積指数が小さいため光合成速度が比較的高くなる一方、蒸散速度は低温により低下が著しくなることによる。この傾向は低温処理区で顕著にみられる。しかし、8月の測定例のように体温が約24~30℃に達した場合は両区の差はみられなかった。

これらより、20℃より低い温度域では体温低下の影響は光合成よりも蒸散の低下に強く作用を及ぼしていることがうかがえる。



第29図 P/T 比と体温との関係

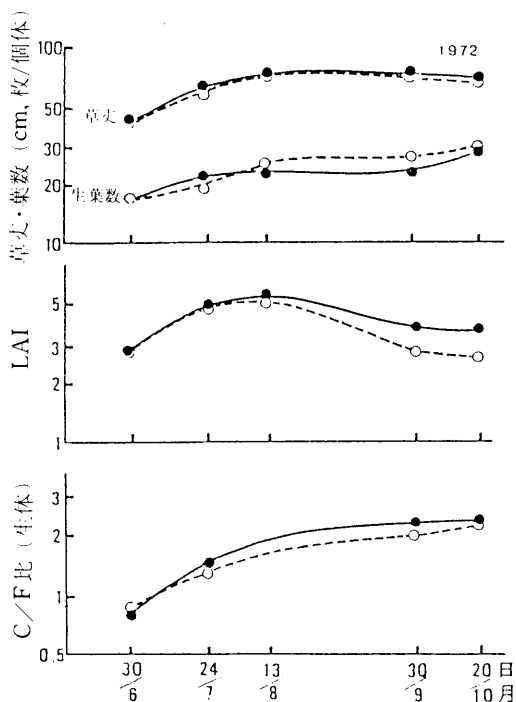
○自然温区, ●低温処理区, () ;測定月日, P/T ; 光合成/蒸散
($\text{CO}_2\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}/\text{H}_2\text{Og}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)

(2) 生態に及ぼす温度の影響

長期にわたる温度条件はテンサイの生態的变化をもたらし、光合成、呼吸、蒸散などに間接的に影響を及ぼしている。第30図は温度条件による生態的变化をみたものである。

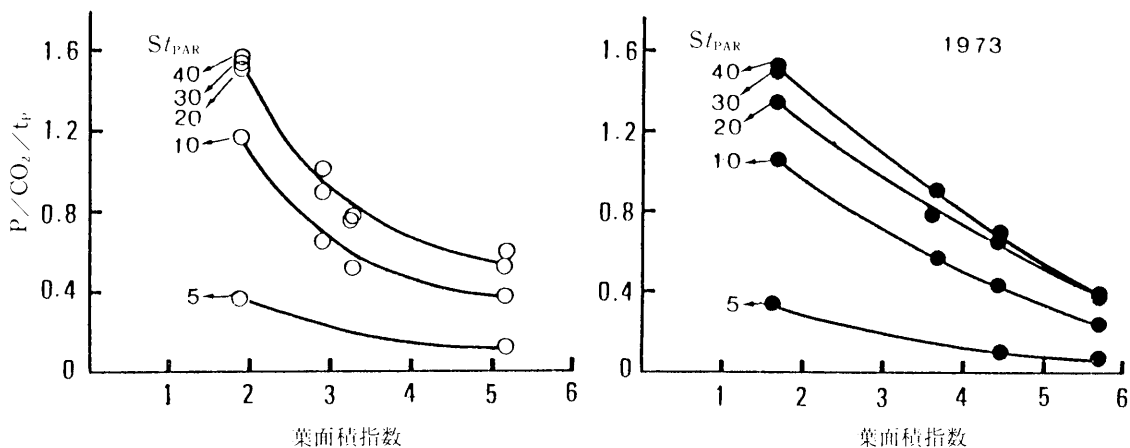
低温条件では生育初期の地上部生育は抑制されるが、自然温区における葉は新旧交替が早いいため7月末の生葉数は低温処理区よりやや減少していた。生育中期以後は低温処理区の出葉速度が著しく抑制されるとともに葉身の拡大と葉柄の発達が見られるが、葉柄の増加程度が比較的大きく、葉柄/葉身(C/F)比は増大した。

上述した相対光合成速度の生育時期による違いを葉面積指数との関連で示した第31図でみると、相対光合成速度は光合成有効放射量の各段階において葉面積指数が増加するとともに減少する傾向であった。これを(14)式のように指数回帰式にあてはめると、吸光係数は体温が低い条件で大きくなることがみとめられた。



第30図 温度条件が地上部生態に及ぼす影響

○自然温区, ●低温処理区, LAI; 葉面積指数,
C/F; 非同化器官(葉柄)/同化器官(葉身)



第31図 各放射条件における相対光合成速度と葉面積指数との関係

○自然温区, ●低温処理区, St_{PAR} ; 光合成有効放射量 ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)
 $P/\text{CO}_2/t_v$; 空中 CO_2 濃度および体温に対する相対光合成速度 ($\text{CO}_2\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$
 $/\text{CO}_2\text{mg}\cdot\text{air}\cdot\text{l}^{-1}/t^\circ\text{C}$)

自然温区		低温処理区	
$St_{PAR}P/CO_2/tp$	r	$P/CO_2/tp$	r
5	$0.689 \exp(-0.379 F)$, 0.999	$0.688 \exp(-0.457 F)$, 0.994	
10	$2.066 \exp(-0.359 F)$, 0.894	$2.232 \exp(-0.402 F)$, 0.788	
20	$2.338 \exp(-0.275 F)$, 0.961	$2.660 \exp(-0.340 F)$, 0.982	… (14)
30	$2.158 \exp(-0.275 F)$, 0.949	$2.599 \exp(-0.327 F)$, 0.990	
40	$2.201 \exp(-0.272 F)$, 0.949	$2.550 \exp(-0.321 F)$, 0.990	

ここでは、Pは光合成速度 $CO_2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 、 CO_2 は空中の濃度 $CO_2 \text{ mg} \cdot \text{air l}^{-1}$ 、tpは体温 $^{\circ}C$ （実験方法で示した測定法による）、Fは葉面積指数、rは相関係数、 St_{PAR} は光合成有効放射量 $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 、を示す。

第12表 温度条件が呼吸と光合成に及ぼす影響

(9.23 1973)

処理区分	体 温 ($^{\circ}C$)		呼 吸 速 度 (R) $CO_2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$			光合成速度 (P) $CO_2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$	R/P	C/F
	17~6時	7~16時	17~6時	7~16時	日平均値	7 ~ 17時		
自然温区	10.82	18.46	1.64	2.91	2.16	13.59	0.16	1.98
低温処理区	7.00	17.79	1.12	2.33	1.61	8.59	0.19	2.26

注 R:呼吸の温度係数 Q_{10} を 1.8 として算出した
P:呼吸速度をみかけの光合成速度に加えて真の光合成速度とした。

呼吸に対する影響をみると、第12表に示したように、低温処理区の呼吸速度は自然温区に比較してかなり低下した。また、このように体温が低い条件においても真の光合成速度 (P) に対する呼吸速度 (R) の比 (R/P) は低温処理区で増大した。

(3) 乾物生産放射利用率に及ぼす気温の影響

生育期間中の温度条件は生理生態的变化をもたらし、直接、間接に乾物生産放射利用率を規定していると思われるので、生産活動の基本となる生産過程における積算光合成量を推定してこれと放射利用率との関係を検討することにする。積算光合成量の推定にはこれまで検討してきた放射量、体温などとの関係式を用い、光合成有効放射量は第IV章、第2で求めた光合成有効放射量と全短波放射量との比を用いて算出した。空中の CO_2 濃度は的確な推定は困難であるが、実験中に得た生育時期別実測値をその時期の前後を代表する値として用いた。テンサイ群落の体温は連続的に測定していないが、本実験の範囲では体温と放射量および気温とは密接な関係があるとみとめられたので、昼間の体温については以下のような時期別に求めた放射量と気温との回帰式から算出した。

測定月日	自然温区の体温推定式	低温処理区の体温推定式
6・29	$tp = 2.764 + 0.770 t + 0.132 St$	$tp = -7.230 + 1.652 t - 0.032 St$
8・11	$tp = 6.757 + 0.687 t + 0.081 St$	$tp = 6.751 + 0.650 t + 0.073 St$
9・8	$tp = 7.196 + 0.536 t + 0.139 St$	$tp = 0.095 + 1.047 t - 0.033 St$
10・5	$tp = 1.452 + 0.766 t + 0.131 St$	$tp = 0.147 + 1.026 t + 0.112 St$

ここで、tpは体温 $^{\circ}C$ （実験方法に示した測定方法による）、tは気温 $^{\circ}C$ 、Stは全短波放射量 $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ を示す。

生育中の積算光合成量は相対光合成量 ($P/CO_2/tp$) と葉面積指数との関係式から推定した。その基本型は次のようになる。

$$P/CO_2/tp = A \exp(-BS_{t_{PAR}})$$

上式の定数項 A は $S_{t_{PAR}}$ の増加に伴って増大する曲線で示され、対数曲線を補正することでよく一致した関係式が得られた。係数 B は $S_{t_{PAR}}$ の増加に伴って減少する指数関数で表わされるので相対光合成速度の推定式は (15) と (16) 式で表現できた。

自然温区

$$\ln P/CO_2/tp = \ln \{ (-5.562 - 4.341 \ln S_{t_{PAR}}) \div (1.357 + 0.090 S_{t_{PAR}}) \} - 0.319 \exp(-0.01 S_{t_{PAR}}) \times F \quad \dots\dots\dots (15)$$

低温処理区

$$\ln P/CO_2/tp = \ln \{ (-2.806 + 1.986 \ln S_{t_{PAR}}) \div (0.477 + 0.033 S_{t_{PAR}}) \} - 0.449 \exp(-0.01 S_{t_{PAR}}) \times F \quad \dots\dots\dots (16)$$

ここで、 $P/CO_2/tp$ は空中 CO_2 濃度と体温に対する相対光合成速度、 $S_{t_{PAR}}$ は光合成有効放射量 $cal \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ 、 F は葉面積指数を示す。これを (17) 式にあてはめると生育期間中の積算光合成量を推定できる。

$$Pg \cdot m^{-2} = P/CO_2/tp \times CO_2 \times tp \times \alpha \times F \times H \times D \quad \dots\dots\dots (17)$$

ここで、 $Pg \cdot m^{-2}$ は m^2 当り光合成量、 CO_2 は空中 CO_2 濃度 $CO_2 mg \cdot air l^{-1}$ 、 tp は体温 $^{\circ}C$ 、 α は単位圃場面積の換算係数、 F は葉面積指数、 H は光合成が進行している時間、 D は日数を示す。

(17) 式を用いて推定した積算光合成量は第 32 図の 3 に示したように、自然温区は $4184.2 CO_2 g \cdot m^{-2}$ 、低温処理区は $3287.1 CO_2 g \cdot m^{-2}$ となり、自然温区の 76% であった。

生育期間中の蒸散量は体温との相対蒸散速度と放射量との関係から指数回帰式で表現できたので (第 28 図参照)、これに基づいて推定することにした。その基本型は次のようになる。

$$T/tp = a + b \ln St$$

これを (18) 式にあてはめて得た生育期間中の積算蒸散量は、自然温区で $398.4 H_2O kg \cdot m^{-2}$ 、低温処理区で $276.2 H_2O kg \cdot m^{-2}$ となり、自然温区の 62% であった。

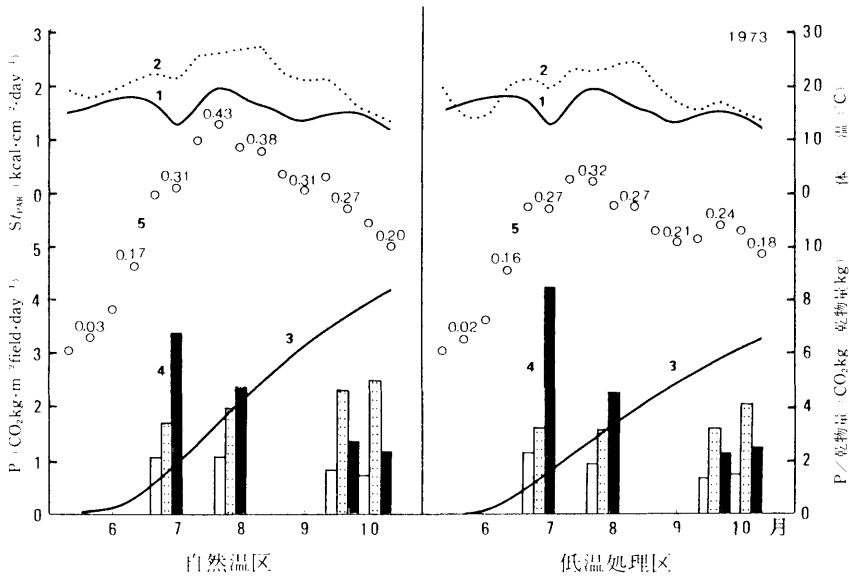
$$Tg \cdot m^{-2} = \{ (a + b \ln St) \times tp \} \times \alpha \times F \times H \times D \quad \dots\dots\dots (18)$$

ここで、 $Tg \cdot m^{-2}$ は m^2 当り蒸散量、 St は全短波放射量 $cal \cdot cm^{-2} \cdot day^{-1}$ 、 tp は体温 $^{\circ}C$ 、 α は単位圃場面積の換算係数、 F は葉面積指数、 H は蒸散が進行している時期、 D は日数を示す。

生育過程における温度条件が乾物生産および放射利用率に与えた影響をみると、第 13 表のようになる。

低温処理区は自然温区に比較して総体重が 79%、根重が 71% になっているが、葉重では 110%、葉柄重では 140% と増加した。とくに葉柄が発達したためトップ/根比は 0.60、根の生産効率 (根/総体) は 0.61 となって、いずれも自然温区の 0.45 および 0.70 に比較して不利である。これを生育期間中の全短波放射量に対する放射利用率でみると、低温処理区は地上部の利用率は高いが、根部では 1.05% であり、自然温区の 1.47% に比較するとかなり低くなった。

単位乾物量を生産するために必要とした生育期間中の光合成量を光合成係数とすると、光合成係数 (積算光合成量 $kg \cdot m^{-2}$ / 乾物生産量 $kg \cdot m^{-2}$) は、第 32 図にあるように、総体では自然温区と低温処理区



第32図 低温条件が光合成と光合成係数に及ぼす影響

1. 光合成有効放射量旬合計値 (St_{PAR}), 2. 体温旬平均値 (t), 3. 光合成量積算値 (P), 4. 光合成係数 ($P/\text{乾物重}$ [□] 総体 [○] トップ [■] 根),
5. 光合成量旬合計値 (P)

第13表 低温条件における生産性

(1973)

処理区分	反復	根径 cm	根長 cm	乾物生産量 kg m^{-2}						C/F	T/R	乾物生産放射利用率 %					
				葉身	葉柄	クラウン	トップ	根	総体			総体	葉身	葉柄	クラウン	根	総体
自然温区	I	14.3	16.4	0.17	0.29	0.44	0.90	1.89	2.79	1.72	0.47	0.68	0.13	0.22	0.35	1.49	2.19
	II	13.6	15.0	0.16	0.24	0.37	0.77	1.85	2.63	1.50	0.42	0.71	0.13	0.19	0.29	1.46	2.07
	平均	13.9	15.7	0.16	0.26	0.41	0.84	1.87	2.71	1.61	0.45	0.70	0.13	0.21	0.32	1.47	2.13
低温処理区	I	11.6	13.7	0.21	0.41	0.24	0.86	1.24	2.11	1.94	0.69	0.59	0.17	0.32	0.19	0.98	1.66
	II	12.6	13.4	0.18	0.33	0.23	0.74	1.43	2.17	1.87	0.51	0.62	0.14	0.26	0.18	1.13	1.71
	平均	12.1	13.5	0.19	0.37	0.24	0.80	1.34	2.14	1.91	0.60	0.61	0.15	0.29	0.19	1.05	1.68

注 乾物生産放射利用率は全短波放射量をベースとし、乾物発熱量を乾物1gあたり4,100calとして計算した

で大差はないが、根では後者で明らかに大きく、とくに生育前半において大きかった。また、トップでは生育期間を通じて低温処理区で小さくなり、低温条件では光合成産物の根部への配分が不良であることを示している。

3. 考察

(1) 生理生態に及ぼす気温の影響

実験結果からみると、低温条件における光合成速度は自然温条件より常に低いことから光合成速度はある限度までは温度が高くなるほど増大し、低くなると減少するとみてよいであろう。実験結果からは正確な限界点は把握できないが、6月と8月の測定例から推察すると、温度に対する相対光合成速度は体温26℃前後においてピークがあり、伊藤(1965)の示した結果と類似している。

生育時期による影響をみると、葉面積指数が増加するとともに体温に対する相対光合成速度は減少し、低温条件あるいは光合成有効放射量が少ない条件で減少程度が著しくなる傾向は明らかである。一方、呼吸量が低温条件で減少し、とくに生育初期において著しく低下していることは同化器官の発達が抑制されていることに関連していると考えられる。すなわち、呼吸の体温に対する温度係数 Q_{10} を 1.8 として夜間の呼吸量より算出した光呼吸をみかけの光合成量に加えて得た真の光合成量と日平均呼吸量との比 (R/P) は、生育時期によって異なるが、自然温区では 0.19~0.40、低温処理区では 0.18~0.36 となり、とくに生育初期の低温条件での低下が著しく、生長に必要なエネルギーが不足することになる。

長期にわたる温度前歴がテンサイの生態的变化に及ぼす影響は顕著であり、低温条件で草丈の伸長、葉面積指数の増大、C/F 比 (葉柄重/葉身重) の増大などの諸現象がみとめられる。武田、県 (1965) はラジノクロパーで草丈や葉の大きさは 15~25°C の範囲で拡大することをみとめ、更に同氏 (1971) は牧草について示した 15~30°C の範囲で低温になるほど C/F 比の増大する結果を得ている。本実験結果でも C/F 比の増大は生育中期以後において 15~20°C の範囲で顕著にみとめられる。このような生態的变化は受光態勢を悪化せしめ、光合成速度の規定因子として、更に R/P 比を大きくする要因として関与することになる。

蒸散作用と気温とは密接な関係にあり、本実験結果においても 30°C 附近までは気温の上昇とともに増加する傾向がみとめられている。しかし、低温処理区と自然温区の気温が 5°C 以内の温度差でも、株当り蒸散量は低温処理区で 75% 前後に低下している。これは、低温処理区の蒸散速度が低下する傾向があるからである。この理由としては、体温の差異、気温の違いに起因する飽差の差異、群落構造の違いによる群落内放射状態の差異などが考えられる。実験結果に基づき、蒸散速度に対して体温と飽差を説明変量とした重回帰を算出すると次式のようになる。

$$T = -0.686 + 0.043 \text{ tp} + 0.244 \delta e$$

$$R = 0.899^{**}$$

ここで、T は蒸散速度 $\text{H}_2\text{Og} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 、tp は体温°C (実験方法で示した測定法による)、 δe は飽差 mb を示す。

体温と飽差についての標準回帰係数はいずれも 1% 水準で有意であることから、体温と飽差は蒸散に著しい影響を及ぼしており、低温処理区では気温以上の強い効果が表われるのである。また葉面積指数が大きくなった 8 月以後において低温処理区の体温に対する相対蒸散速度が減少しているのは、低温前歴による生態的变化が受光態勢を悪化させていることを示唆している。

(2) 放射利用率に及ぼす気温の影響

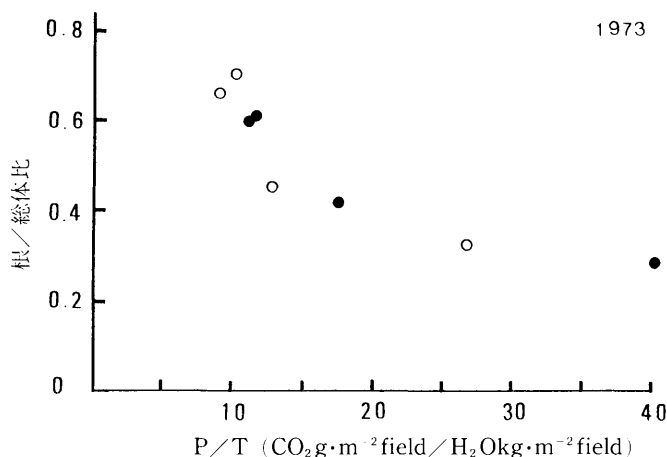
総体における放射利用率は光合成量の多少と比例しているが、光合成産物の配分は低温条件で根に少ないことを示している。この理由は、前述のように低温条件における光合成量と呼吸量の絶対量の不足と、光合成産物の配分が生育初期においては再生産のための同化器官に少なく、生育後半においては葉柄に多く向けられたことが考えられる。このように低温条件で同化態勢が制限され、逆に貯蔵態勢が促進されるのはテンサイの低温に対する一種の適応現象と解することができ、物質の配分および生産効率に大きな影響があると考えられる。

物質の配分が低温条件で根に少ない理由については星野ら (1972) が述べているように低温条件で光合成産物の転流が阻害され、作物基部方向への転流量が低下することが考えられる。一方、水ポテンシャル (本章、第 3 節参照) の考え方からみると、作物体内の水の移動は水ポテンシャルの落差に依存する (Kramer 1969) こと、低温による水の粘性が増加して根の吸収力が低下すること (Kuiper 1964) などが考えられ、低温による蒸散速度の低下は根から吸収される栄養塩類の吸収量が減少し、更に物質の

転流にも影響を及ぼすことが想像される。

実験結果において、生育時期別に根/総体比(乾物ベース)をその時期までの積算光合成量(P)と積算蒸散量(T)との比(P/T)に対応してみると、第33図の示したように、P/T比がある限度(9前後)まで小さくなると根/総体比は高まり、P/T比が大きくなると低下する傾向がみられることは、低温条件における蒸散量の減少が根の生産効率に関与していることを示唆している。

以上、本実験は自然温条件と低温条件と比較しながら検討したものであり、高い放射利用率を得るための最適条件は明らかにできないが、自然温条件で得た生育期間の昼間平均気温 19.5°C(体温 21.4°C)、夜間平均気温 14.9°C、日平均気温 16.8°Cは極めて高い放射利用率を得ている。これは、Ulrich(1954)が根重増加の好適条件として示した昼間 23°C、夜間 17°C、平均 19°Cよりやや低いが、ほぼ好適範囲に近いと判断される。



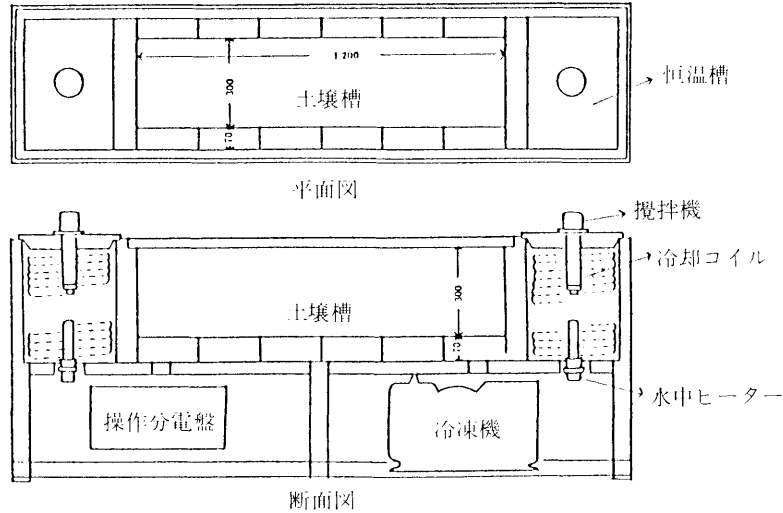
第33図 根/総体比とP/T比との関係

○自然温区、●低温処理区、P光合成量、T蒸散量

実験-7 生理生態に及ぼす土壤温度の影響

1. 実験方法

実験は1973~1974年に実施した。土壤温度の調節は第34図に示した土壤温度調節装置を用いた。土壤槽に4個体を栽植し、異なる土壤温度条件を設定して光合成、呼吸、蒸散、生態、乾物生産に関する調査を実施した。温度条件は昼夜変温して次のように設定した。1974年は、一定条件で一定期間栽培した後、No.1(11.0~18.3°C)、No.2(16.0~21.2°C)、No.3(18.3~24.5°C)、No.4(19.8~28.7°C)とし、1973年は3~4葉時(5月7日)に定植して次の条件で50日間栽培した後、No.1(11.0~13.7°C)、No.2(16.1~19.2°C)、No.3(19.7~23.4°C)、No.4(23.0~28.7°C)に設定して実験した。品種はKaweertaを用いた。土壤槽内の施肥量は、N-3.0、P₂O₅-3.0、K₂O-3.0、土壤水分は深さ10cmでpF1.1~2.5の範囲に調節した。光合成、呼吸、蒸散の測定はchamber法(第III章、第2節参照)で行った。土壤温度の測定は深さ10cm位置で銅・コンスタンタン熱電対を用いた。



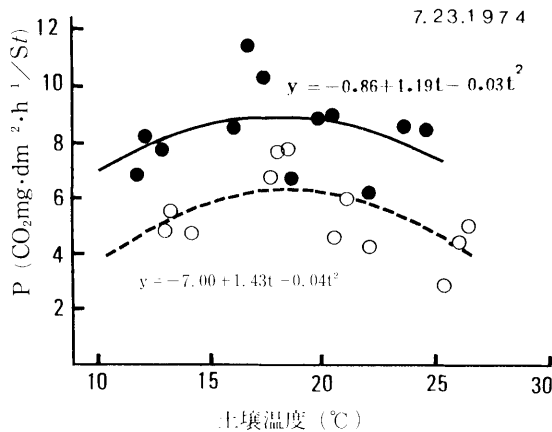
第34図 土壤温度調節装置

2. 実験結果

(1) 生理機能に及ぼす土壤温度の影響

1974年7月に実施した実験で土壤温度調節装置における土壤温度の経過は、変動の幅はあるがほぼ設定温度の範囲内にあった。

全短波放射に対する相対光合成速度について土壤温度との関係を見ると、第35図にみられるようにバラツキは大きいですが、18~19℃附近のピークを持つゆるやかな曲線で表わされ、全般に午前より午後の測定値が低かった。この測定例では午後に葉内水分が不足していることが推察されるので、葉身の飽和水分不足度(WSD)を測定して第14表に示した。これによれば、正午前後の測定値は各温度条件において、



第35図 相対光合成速度と土壤温度との関係

P; 放射に対する相対光合成速度
 St; 全短波放射量 (cal·cm⁻²·mm⁻¹)
 AM—●— PM---○---

第14表 土壤温度の各段階における葉身の飽和水分不足度 (WSD)
(7.23.1974)

時刻	項目	個体番号			
		No.1	No.2	No.3	No.4
8:00 ~ 8:45	WSD. %	25.0	31.6	26.7	30.2
	t °C	11.3	15.9	18.3	19.8
	T H ₂ Og·dm ² ·h ⁻¹	0.52	0.70	0.46	0.86
	S cal·cm ² ·min ⁻¹	0.80	1.20	0.65	0.60
12:40 ~ 13:15	WSD. %	29.3	34.9	37.0	30.4
	t °C	13.1	17.8	20.7	25.4
	T H ₂ Og·dm ² ·h ⁻¹	1.14	1.86	1.52	2.24
	S cal·cm ² ·min ⁻¹	0.90	1.10	0.90	0.60
15:30 ~ 16:00	WSD. %	27.3	28.0	32.8	28.8
	t °C	14.8	19.2	22.6	27.2
	T H ₂ Og·dm ² ·h ⁻¹	1.00	1.64	1.38	1.52
	S cal·cm ² ·min ⁻¹	0.40	0.30	0.25	0.13

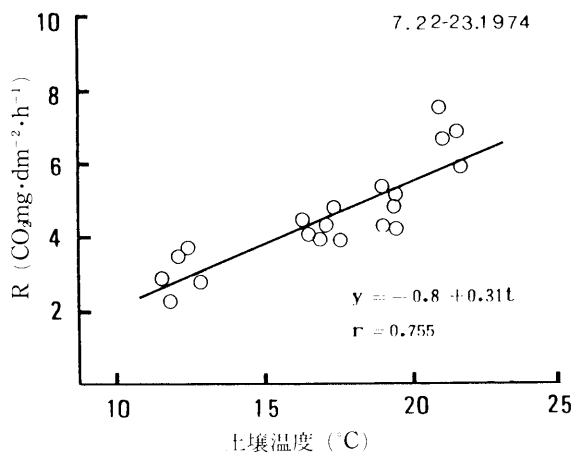
注: WSDは展開した3葉より径8mmのリーフハンチで採取した

$$\text{WSD} = \frac{\text{水分飽和時の試料重} - \text{採取時の試料重}}{\text{水分飽和時の試料重} - \text{乾物重}} \times 100$$

放射量および蒸散速度に対応してWSDが上昇していることがみとめられた。また、夕方の測定値は早朝の測定時より放射量が著しく低下しているにもかかわらず比較的高かった。すなわち、光合成速度が午後に低くなったのは葉内水分の不足が影響を及ぼしている。

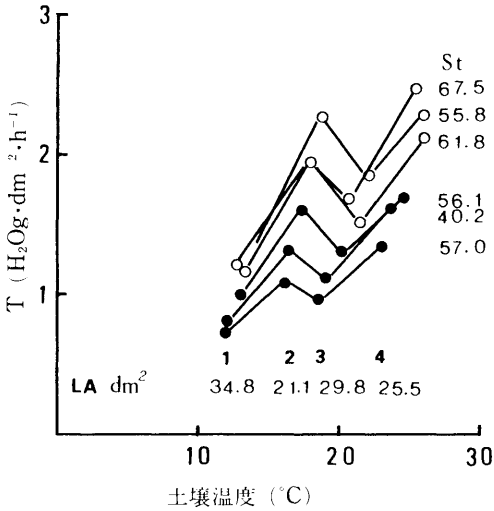
呼吸に及ぼす土壤温度の影響について夜間のCO₂放出過程で検討すると、第36図に示したように呼吸速度は土壤温度の上昇とともにほぼ直線的に増加し、呼吸の温度係数Q₁₀は1.8を示した。

蒸散速度と土壤温度との関係について全短波放射量と対応してみると第37図に示したように、蒸散速度は温度の上昇に伴って増加する傾向は明らかにみとめられた。この場合、午前は午後よりやや低くな



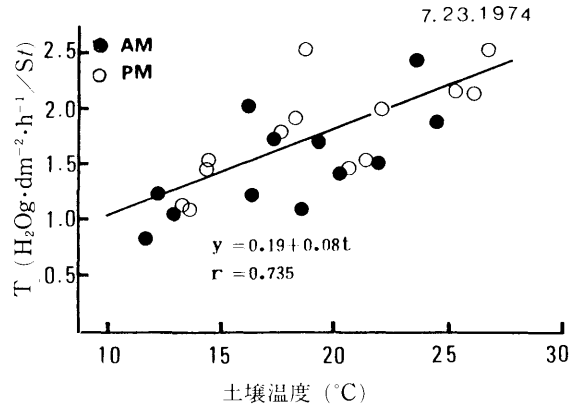
第36図 呼吸速度と土壤温度との関係

R;呼吸速度



第37図 蒸散速度と土壤温度との関係

St; 全短波放射量 (cal·cm²·h⁻¹),
LA; 葉面積/個体, T; 蒸散速度



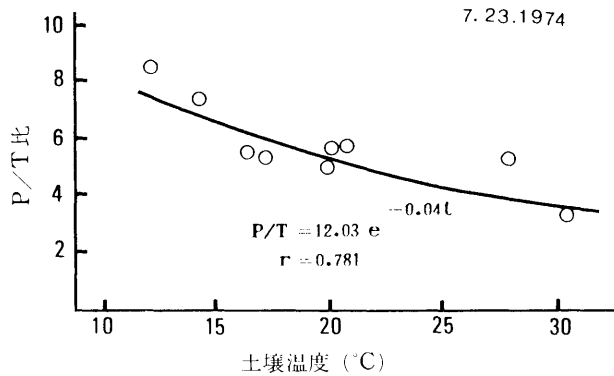
第38図 相対蒸散速度と土壤温度との関係

T; 放射に対する相対蒸散速度,
St; 全短波放射量 (cal·cm²·min⁻¹)

る傾向であった。

No. 2 の蒸散速度の水準が比較的高いのは、葉面積が他に比べて小さいため単位葉面積当りの受光量が多かったことによる。蒸散速度の値が必ずしも平行しないのは、測定時の放射強度の時刻変化が著しかったためである。しかし、いずれの放射量水準においても傾向はよく一致しているので蒸散速度と全短波放射との相対値を求め、土壤温度との関係を見ると第38図のようになる。これによると、前述の理由から測定値のバラツキはやや大きい相対蒸散速度と土壤温度との関係は直線回帰式で表わすことができた。

以上述べたように光合成と蒸散に対する土壤温度の影響はそれぞれ異なるので、P/T比と土壤温度との関係についてみると、第39図のようになる。土壤温度が低い条件で光合成速度が減少する程度は蒸散速度の減少程度より小さくなり、逆に土壤温度が高い条件では光合成速度の減少程度が大きくなっている。すなわち、P/T比は土壤温度が上昇するとともに低下する指数曲線で表わすことができた。



第39図 P/T比と土壤温度との関係

P; 光合成速度, T; 蒸散速度

(2) 生態に及ぼす土壌温度の影響

実験方法で述べた温度条件で約 50 日間生育した 4 個体についてその生態をみると、第 15 表に示したように、草丈および葉面積は平均土壌温度が 16.1~19.2℃および 19.7~23.4℃で生育した No. 2 と No. 3 が最も高かった。葉数は高温になるほど増加したが、No. 2 と No. 3 では大差がなかった。根長は No. 2 が最も高い値を示し、それより高低いずれの温度条件でも減少した。根径は同様に No. 2 が最も高く、低温では著しく減少し、高温では大きな変化がなかった。

総体乾物生産量は No. 2 が最も高く、これより高低いずれの条件でも減少し、とくに No. 1 のような 14℃以下の低温では著しく減少した。根乾物生産量は、同様に No. 2 が最も高く、生産効率も高かった。No. 4 のような高温では、生産効率は中間温と大差がないが、根重は減少した。No. 1 のような低温では、根重および生産効率がともに著しく減少した。

このような生態の変化が生じた各個体について生理的特徴をみると、第 16 表に示したように土壌温度条件によって明らかな差異がみられた。光合成速度は No. 3 が最も高かったが、No. 1, No. 2, No. 4 は大差がなかった。株当たり光合成量は No. 2 が最も高く、No. 1 と No. 4 は著しく低下した。すなわち、極端な低温と高温では葉面積の発達が著しく抑制されるとともに、光合成速度の上昇がないので株当たり光合成量は低下した。一方、中間温では葉面積が発達し、光合成速度も高水準にあることを示している。

呼吸の温度係数 Q_{10} を 1.8 として夜間の CO_2 放出過程における測定値から呼吸速度を推定した結果をみると、呼吸速度は No. 4 のような 23℃以上の高温で著しく増大し温度が低くなるにしたがって減少した。しかし、No. 4 の株当たり呼吸量はあまり増加せず中間温で生育した個体よりやや高い程度になった。

第15表 生態および乾物生産に及ぼす土壌温度の影響

(6. 27. 1973)

個 体 番 号	土壌温度 ℃	草丈 cm	葉 数 枚/株	葉面積 dm ²	根長 cm	根径 cm	乾物重 g/株				C/F
							葉身	葉柄	根	総体	
No. 1	11.0~13.7	22.0	12	9.2	8.7	2.3	5.4	2.8	2.9	11.1	0.51
No. 2	16.1~19.2	40.0	17	21.7	10.3	4.3	11.1	10.4	13.6	35.1	0.93
No. 3	19.7~23.4	40.0	16	17.1	8.9	4.2	11.4	9.6	10.6	31.6	0.85
No. 4	23.0~28.7	27.4	20	12.4	7.3	4.1	7.0	6.7	9.1	22.8	0.97

第16表 土壌温度前歴が生理機能に及ぼす影響

(6. 25~26. 1973)

項 目	個体番号 土壌温度	No. 1	No. 2	No. 3	No. 4	放射量 cal·cm ⁻² /日
		11.4~13.4 ℃	17.6~19.4 ℃	22.1~24.0 ℃	24.2~27.3 ℃	
光合成速度	CO ₂ mg·dm ⁻² ·h ⁻¹	8.22	8.29	9.03	7.94	294
光合成量	CO ₂ ·day ⁻¹ /株	0.53	1.26	1.08	0.69	
呼吸速度	CO ₂ mg·dm ⁻² ·h ⁻¹	3.31	4.32	5.48	8.28	
呼 吸 量	CO ₂ g·day ⁻¹ /株	0.73	2.25	2.25	2.46	
真の光合成速度	CO ₂ mg·dm ⁻² ·h ⁻¹	8.58	10.24	12.16	15.04	
真の光合成量	CO ₂ g·day ⁻¹ /株	0.95	2.66	2.50	2.24	
R/P 比		0.39	0.42	0.49	0.55	
蒸散速度	H ₂ Og·dm ⁻² ·h ⁻¹	0.29	0.90	1.05	2.42	
蒸 散 量	H ₂ Og·day ⁻¹ /株	23.67	157.33	144.30	208.59	

注：表中の土壌温度は測定日における測定値を示す。R:呼吸速度、P:真の光合成速度

3. 考 察

作物の生産は基本的には光合成による CO₂ の取込み量に規定されるが、一方では呼吸作用によって、O₂ を吸収して CO₂ を放出しながら生育しているので、これらのバランスが最も良い条件で生産量が増加すると考えられる。したがって、土壤温度条件についてもこれらの収支決算としての正味の光合成量が増加するような条件が必要である。大島 (1964) は、実際に作物が得た 1 日当りの正味の光合成量を見かけの光合成量から夜間の呼吸量を差引いた量で表わしている。筆者は、正味の光合成量を推定するに際し、前述のように光合成速度が葉内水分状態によって影響されて変動が大きいので、葉内水分を規定する蒸散量との相互関係を考慮した数式を用いることにした (第 36, 38, 39 図参照)。

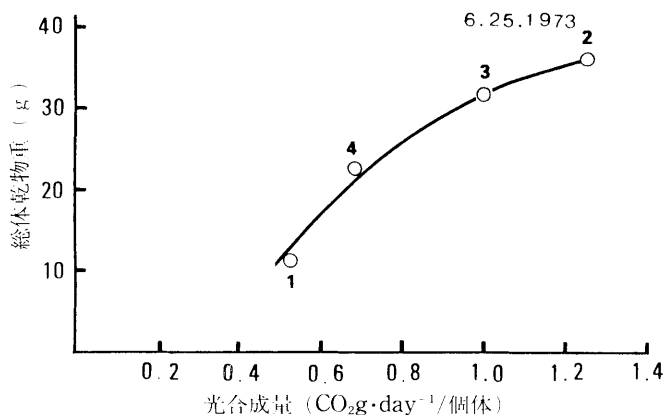
$$Pn = 12.03 \exp(-0.04 t_1) \times (0.19 + 0.08 t_1) St \times LA \times H - (-0.80 + 0.31 t_2) \times LA \times (24 - H) \dots\dots\dots (19)$$

ここで、Pn は正味の光合成量 CO₂mg·day⁻¹/株、t₁ は光合成進行時の土壤温度℃、St は全短波放射量 cal·cm⁻²·min⁻¹、LA は葉面積 dm²、H は光合成が進行している時間、t₂ は呼吸(夜間)進行時の土壤温度℃を示す。

正味の光合成量を最高にするためには、(19)式において、12.03 exp(-0.04 t₁) × (0.19 × 0.08 t₁) St を最大にするような土壤温度(t₁)を求めるとよい。これを計算すると、21℃が得られた。呼吸量は生産効率に影響するところが大きく、物質生産の立場からみると、光合成産物の消費であるが、一方では生産活動のためのエネルギーを蓄積する過程でもある。したがって、長期的にみた場合、呼吸速度のある限度を越えた低下は、物質の増加とは必ずしも結び付かないと考えられる。すなわち、土壤温度についても気温の場合と同様に、高生産が得られるような生態を形成するための条件があるに違いない。

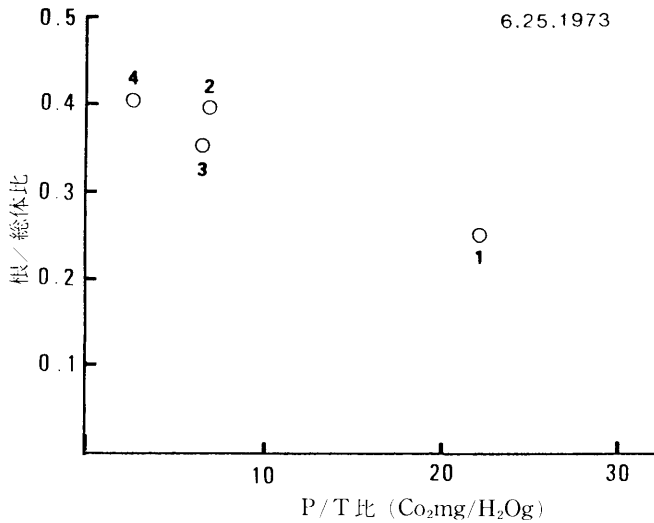
第 40 図にみられるように、約 50 日間生育した個体の総乾物生産量と採取直前に測定した光合成量とは密接な関係にあり、光合成量が多いほど生産量は高い。しかし、根重は土壤温度によって著しく異なり、14℃以下の低温度条件では光合成量の減少ばかりでなく根への配分も不十分になる。

この傾向を根の生産効率を示す根/総体比と P/T 比との関係から説明すると、第 41 図にあるように、低温条件では P/T 比が著しく大きくなり蒸散の低下が著しいことを示している。すなわち、蒸散の低下により根の吸収力が低下し、呼吸量の低下とともに生長のためのエネルギーが不足することに関連して



第40図 異なる土壤温度条件における総体乾物生産量と光合成量との関係

土壤温度; 1; 10~14℃, 2; 16~21℃, 3; 18~25℃
4; 22~28℃, 1~4; 個体番号



第41図 異なる土壤温度条件における根/総体比とP/T比関係

P; 光合成量, T; 蒸散量, 土壤温度; 1-10~14℃, 2-16~21℃, 3-18~25℃, 4-22~28℃, 1~4; 個体番号

いる。一方、高温条件ではP/T比が著しく減少し、蒸散の上昇が大きいことを示している。蒸散の上昇により根の吸収力が増大する反面、葉内水分の不足を生じ易く、光合成を減少させる因子として作用し、更に高温による呼吸量の増加によって物質の消耗が大きくなることから、生産量は減少する。このように蒸散量が光合成量に対し著しく大きくなる条件では、生産効率は上昇しないと考えられる。

以上のように、土壤温度は光合成、呼吸、蒸散などのバランスを規制し、生産効率を左右していることがみとめられる。乾物生産量からみると、テンサイの生育初期における土壤温度の好適範囲は16~21℃といえるが、同化器官の増大を必要とする時期であることを考慮すれば、この範囲の中で高温側が望ましいといえよう。すなわち、昼間の最適土壤温度を21℃とすると、(19)式で得られた正味の光合成量の最大値を示す土壤温度と一致することになる。夜間の好適条件としては、呼吸速度が著しく低下しないでR/P比が比較的低い条件をみると(第16表参照)17℃前後であるといえる。

第5節 土壤水分と生理生態との関係

土壤水分が不足すると作物の葉内水分含量が低下し、光合成を抑制することがみとめられている(Murata et al. 1966, 上堂 1975)。テンサイについては、根域における土壤水分と生理機能との相互関係を追究した例は少なく不明の点が多い。それ故、土壤水分の好適範囲について群落光合成の立場から検討を試みた。

実験-8 生理機能に及ぼす土壤水分の影響

1. 実験方法

(1) ポット栽培試験

1/5,000 aワグネルポットを用い、土壤水分条件をpF 1.0~2.6の範囲に変化を与えて、光合成および蒸散の同時測定、実験終了直後における根のTTC還元力、葉内水分などの調査を実施した。土壤水分

の調節は、自動水分調節装置(大起式)を用い、所定の pF 値に調節した。1979 年は pF 2.0 で生育した個体群について、pF 1.0 に約 24 時間処理した後脱水して pF 1.5, pF 1.7, pF 2.0 の 3 段階に処理した。1980 年は pF 2.1 で生育した材料について、脱水して pF 2.6 まで変化を与え、光合成と蒸散を測定した。TTC 還元力は根試料 2 g について、乾物 1 時間あたりの生成ホルモザン量で表わした。葉内水分は葉身 DPD を測定し、水ポテンシャルで表わした。葉身 DPD は上葉 3 枚について葉脈を除く部分をリーフパンチ(径 8 mm)で採取し、食塩水による蒸気圧平衡法(第 V 章, 第 3 節参照)で行なった。光合成および蒸散の測定は chamber 法(第 III 章, 第 2 節参照)で行なった。土壌は強粘質沖積土壌(1979)及び火山灰土壌(1980)を用い、N, P₂O₅, K₂O についてポットあたりそれぞれ 0.5 g を施用した。品種は Monohill を用い、ポットあたり 4 個体(1979), 3 個体(1980)を直播した。各ポットは前節の第 34 図に示した土壌温度調節装置に設置し、昼間の最高温度を 22°C, 夜間の最低温度を 15°C になるように調節した。

(2) 圃場試験

1976 年より 1979 年の間に、土壌物理性の改善処理として、深さ 40 cm, 間隔 80 cm のみながら充填暗渠排水を設置し、更に暗渠の中間に土砕処理を併用した。比較として給水処理(畦間かんがい)、無処理などを設けた。一般的な管理法として、深さ 15~30 cm における土壌水分がほぼ pF 2.6 に達した時点でかん水したが、無処理圃場については自然状態にした。供試品種は、きたまさり、モノホープ(1976~1977)及び Monohill(1978~1979)を用い、畦幅 40 cm, 株間 30 cm として移植栽培した。施肥量は各処理区について共通とし、堆肥 4 t/10 a(1976, 1977), トウモロコシ程(乾物) 550 kg/10 a(1978, 1979)を前年にすき込み、N-16, P₂O₅-24, K₂O-14, Mg-5.8, B-0.4 kg/10 a を施用した。4 月末から 5 月上旬の間に移植、10 月中旬に収穫した。

2. 実験結果

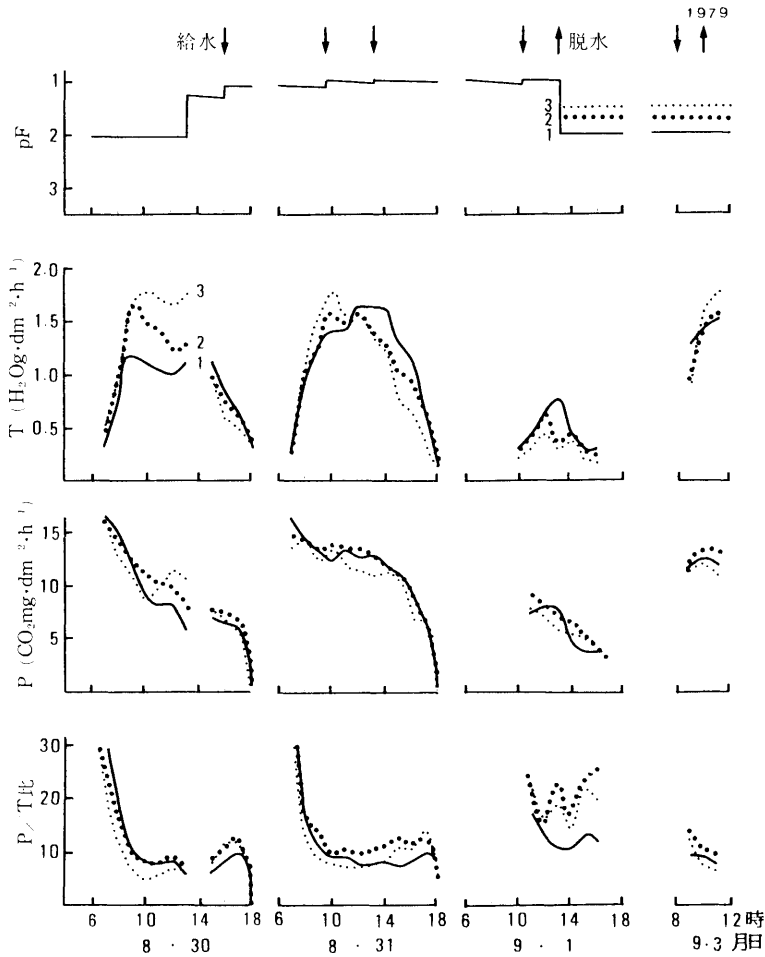
(1) ポット栽培試験

実験は、1979 年および 1980 年の 2 年間に、テンサイの生育初期について実施した。調査時における生育調査結果を第 17 表に示した。

第17表 測定時における生育調査

年次	処理 番号	処理 内容 pF	草 丈 cm	葉 数 枚/株	乾 物 重 g/株				葉面積 dm ² /株	備 考
					葉 身	葉 柄	クラウン	根		
1979	No. 1	1.0~2.0	23.4	14.2	6.45	9.69	—	15.79	5.48	4 個体平均値を示す。クラウンは葉柄に含む。
	No. 2	1.0~1.7	22.4	12.7	6.21	1.36	—	11.32	5.18	
	No. 3	1.0~1.5	18.6	12.2	4.94	7.00	—	11.62	4.08	
1980		2.1~2.6	31.0	11.0	4.56	3.14	3.22	18.80	9.79	3 個体平均値を示す。

過湿条件を与えた後の脱水過程における光合成および蒸散の測定結果は第 42 図に示したが、測定日によって放射状態および他の環境条件が異なるため、測定値の日変化はそれぞれ異なった。土壌水分の処理直前(8月30日 6~13時)における平均光合成速度は、10.59~11.98 CO₂mg·dm⁻²·h⁻¹を示したが、pF 1.0 に処理した 8 月 31 日(7~17時)では、光合成速度は大きな変化を示さなかった。しかし、その後更に、24 時間経過した 9 月 1 日(10~12時)になると、放射量は処理前の測定値より増加しているにもかかわらず、光合成速度は著しく低下した。9 月 3 日(8~11時)は、pF 2.0(No. 1), pF 1.7(No. 2), pF 1.5(No. 3)の 3 段階に処理したが、光合成速度はほぼ処理前の状態に回復しており、光合成速度は、No. 1 が最も高く、No. 2, No. 3 と順次低下している。このことは低 pF 条件で光合成速度の回



第42図 土壤水分の変化にともなう光合成および蒸散の推移 (ポット)

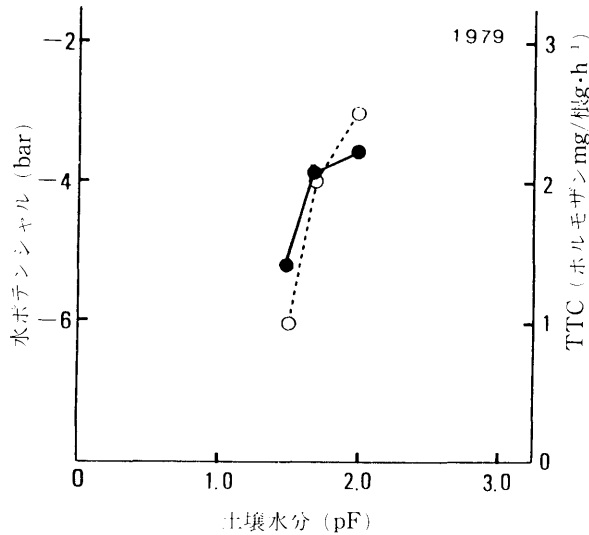
pF: 土壤水分pF値, 1; pF2.0, 2; pF1.7, 3; pF1.5
 P: 光合成速度, T: 蒸散速度, P/T比 (CO₂mg/H₂Og)

復がやや遅れていることを示している。蒸散速度についてみると、pF 1.0に処理した直後は光合成の場合と同様に処理前と大差はないが、24時間後は27~58%になって、低下の程度は光合成の場合より著しかった。また、9月3日に処理したpF 2.0では著しく高い値を示し、pF 1.5においても光合成の場合より増加程度は大きく、回復が早かった。

光合成と蒸散の相互関係についてP/T比をみると、処理前(pF 2.0)では昼間で10以下であったが、pF 1.0では処理後第1日目で10前後、2日目で20前後に達した。すなわち、過湿条件では蒸散の低下が著しいことがわかる。実験終了直後(9月3日)における葉身水ポテンシャルと根TTC還元力を調査した結果、第43図に示したように水ポテンシャルはpF 1.5で低下し、pF 1.7~2.0で急上昇した。TTC還元力はpF 2.0で高くなるが、pF 1.7と2.0では差が小さかった。

乾燥条件については第44図に示したように、pF 2.1よりpF 2.4の範囲における脱水過程を検討した。9月8日(7~17時)のpF 2.1における測定結果では、光合成速度は11.73 CO₂mg·dm⁻²·h⁻¹であったが、9月9日(7~17時)のpF 2.4程度まで乾燥した条件でみると、放射量が160%に増大して

いても光合成速度は106%になって、放射の増加程度に比べてかなり低下していることは明らかである。これに対して蒸散速度は、9月8日の測定値が $0.94 \text{ H}_2\text{Og} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ で9月9日には177%と増加しており、pF 2.4程度では影響を受けていないことがわかる。これをP/T比の関係でみると、9月8日の昼間で10前後を示したのに対し、9月9日には5前後になり、著しく低下した。すなわち、pF 2.4程度の土壤水分条件では、蒸散の低下はなく、光合成の低下が比較的大きいといえる。



第43図 葉身水ポテンシャルと根TTC還元力に及ぼす土壤水分の影響

---○--- 葉身水ポテンシャル、—●— 根TTC還元力

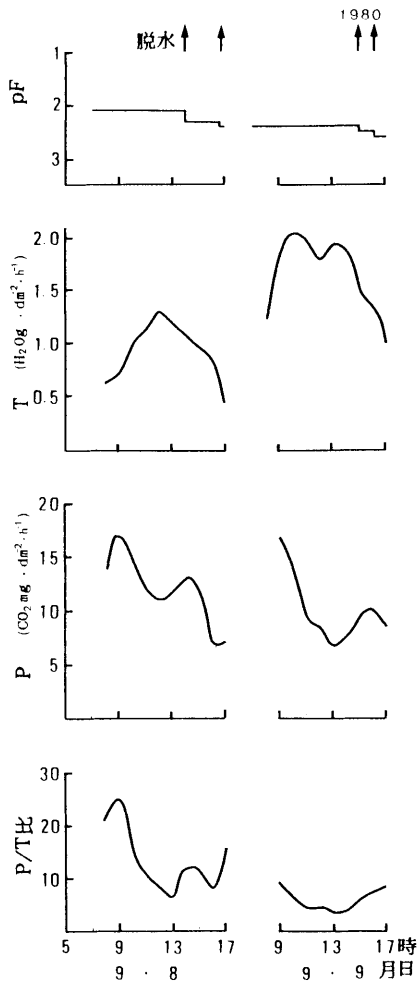
(2) 圃場試験

1) 土壤水分環境に及ぼす土壤改善の効果

土壤改善処理の効果について土層別にみると、第45図に示したように土壤改善圃場の土壤水分は降雨後極めて緩慢に較燥過程に入るが、改善を伴わない給水圃場はかん水による水の補給があるにもかかわらず急激に乾燥した。無処理圃場では、降雨後一時的にpF値は低下するが、その後急上昇して乾燥状態になり易い。すなわち、改善処理圃場は、降雨などの水分が地下40cm以上の土層にほぼ均一に分布するのに対し、給水圃場、無処理圃場では、土層の土壤孔隙量の減少、亀裂の発生などによって急速に下層に流出し、土層に保水され難いことを示している。

2) 生理機能に及ぼす土壤水分の影響

1977年は生育盛期において土壤水分の乾燥時について調査し、測定結果は第46図に示した。測定時の土壤水分が改善圃場でpF 2.2~2.5、給水圃場でpF 2.3~2.7、無処理圃場でpF 2.1~2.6の範囲であった。ただし、下層(70cm)では各処理圃場の土壤水分pF値は1.8~2.1の範囲にあった。土壤水分の経過からみると、改善圃場の保水力は最も高く、給水圃場は最も低かった。光合成速度および蒸散速度は、pF値が低い圃場で増大し、pF値が高い給水圃場で減少する傾向を示した。光合成と蒸散に対する土壤水分の影響を比較するためP/T比をみると、pF値が低い段階では処理間に大差がないが、pF 2.4以上になると、pF値が上昇するにしたがってP/T比は低下する傾向があり、光合成の低下が蒸散よりも大きくなることを示している。土壤水分が更に減少してpF 2.6を越えると、給水圃場でみられるように、

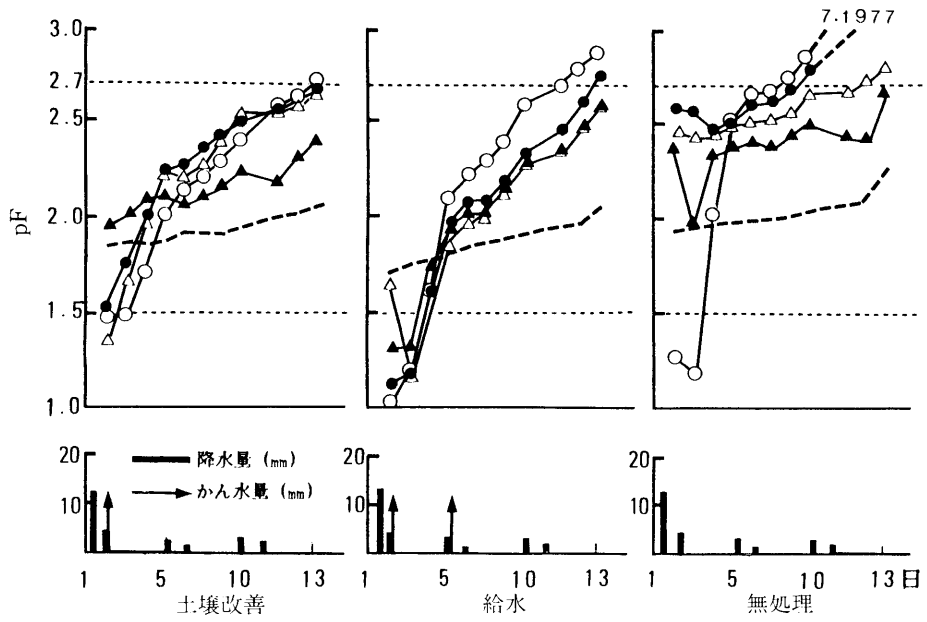


第44図 土壤水分の変化に伴う光合成および蒸散の推移（ポット）
 pF: 土壤水分pF値, T: 蒸散速度,
 P: 光合成速度,
 P/T比 (Co₂mg/H₂Og)

蒸散の低下も著しくなり、P/T比はむしろ上昇した。これに関連して Brix (1962) は、トマトの葉内水分が不足すると蒸散量が低下し、光合成量もこれと一致して低下することをみとめており、鴨田ら (1974) は、種類の異なる野菜について土壤水分が pF 2.2~2.6 程度で光合成速度が低下し始め、全般に光合成速度が蒸散速度より早く低下することをみている。この傾向は本実験結果においても同様である。

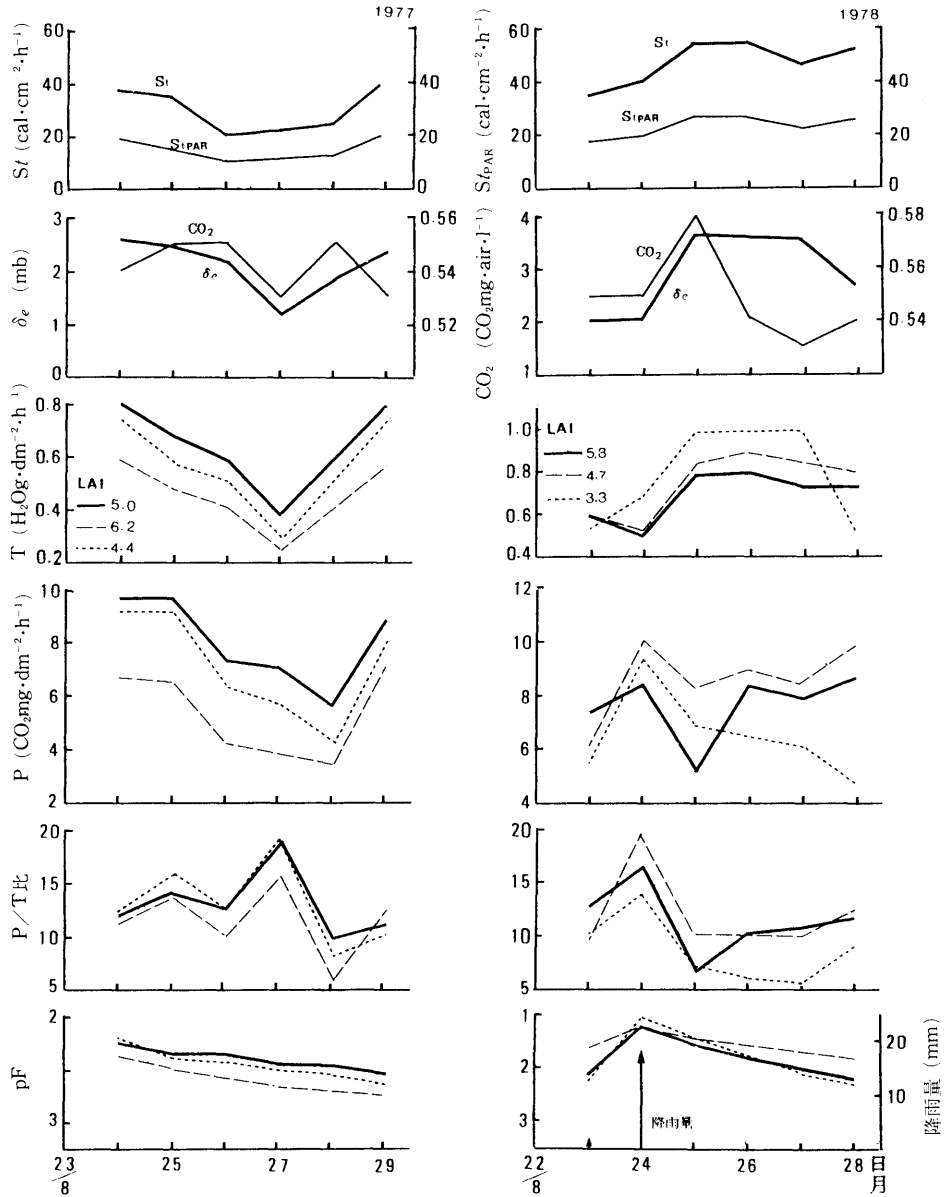
1978年は降雨後の各処理圃場において土壤水分が pF 1.0 程度まで低下した後の乾燥過程について検討した (第46図参照)。土壤改善圃場の土壤水分は速やかに乾燥し、pF 値が 2.0 を越えてからは比較的緩慢な上昇経過を示した。無処理圃場では同様に pF 2.0 に達した後も pF 値の上昇は改善圃場に比較して著しかった。給水圃場では pF 値の上昇は極めて緩慢で pF 1.5 以上に達したのは約 4 日後であった。下層 (70 cm) の土壤水分 pF 値は、土壤改善圃場および給水圃場で 1.7 前後、無処理圃場で 2.3 前後を示していた。光合成速度は降雨の翌日に著しく低下した。しかし、その程度は処理間に差があり、前歴が低 pF で経過していた給水圃場では、高 pF で経過していた他の圃場よりも過湿による影響は少なく、光合成速度は比較的高い水準にあった。その後 pF 値が上昇するとともに光合成速度は回復するが、その回復程度は改善圃場で最も早く、pF 1.7 程度になった 2 日後には光合成速度はほぼ回復している。給水圃場では 4 日後に回復し、無処理圃場では更に回復が遅れた。蒸散速度は、降雨後 pF 1.0 の条件では各処理圃場ともに著しく低下するが、翌日には回復しており、光合成速度の場合より回復は早い。4 日後になると、上下層ともに pF 2.3 程度にまで乾燥した無処理圃場の蒸散速度は著しく低下した。これらの関係を P/T 比についてみると、降雨の翌日は全般に P/T 比は著しく低下したが、改善圃場は 2 日後

に、他の圃場では 4 日後に P/T 比の上昇がみられ、改善圃場の光合成速度は速やかに回復した。このように、土壤改善処理は排水機能が高い反面、土壤全体の保水力を高め、過湿、過乾が光合成に与える負効果を軽減している。



第45図 土壌改善処理が土壌水分環境に及ぼす効果

深さ；—○—10cm, —●—20cm, —△—30cm, —▲—40cm, - - - - -70cm

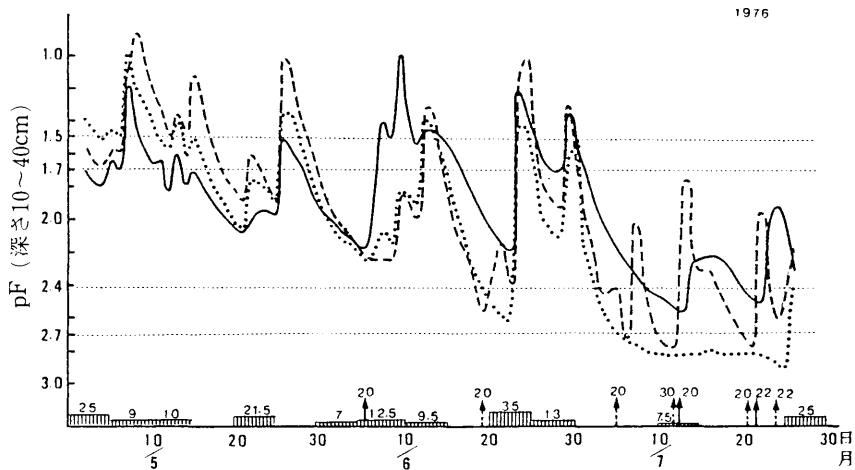


第46図 土壤水分の変化に伴う光合成および蒸散の推移（圃場）

— 土壤改善, — 給水, - - - 無処理, St ; 全短波放射量, St_{PAR} ; 光合成有効放射量, CO_2 ; 空中 CO_2 濃度, T ; 蒸散速度, P ; 光合成速度, δ_e ; 飽差, pF ; 深さ40 cmの土壤水分 pF 値,

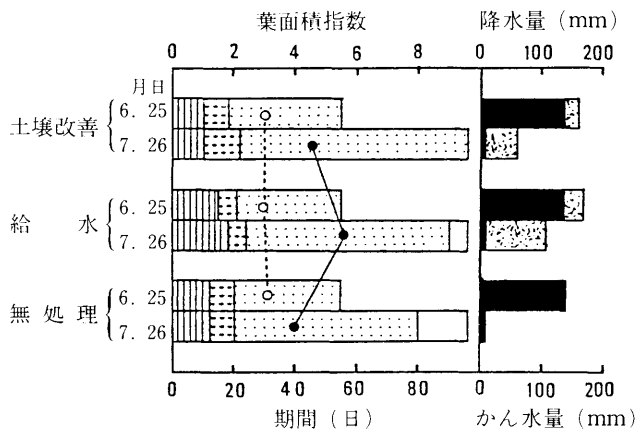
(3) 生態に及ぼす土壌水分の影響

長期にわたる土壌水分環境がテンサイの生態に及ぼす影響をみるために、その代表的例として1976年の結果を中心に検討する。定植後から7月末までの生育前半における土壌水分環境の差異(第47図)は生態に変化をもたらしたが、とくに著しい差があった葉面積指数についてみると、第48図に示したように、6月25日から7月26日の間に葉面積指数に差が生じた。この期間は降雨が少なかったため、良好な土壌水分状態を保持するには、土壌改善圃場で42mm、給水圃場で92mmのかん水が必要であった。このため、給水圃場ではかん水回数が多くなり、かん水時の水分供給による影響を受け、葉面積指数が5.6と最も増大した。一方、無処理圃場では著しく乾燥し、pF2.7以上に達した日数が16日に及んだため、葉面積の発達抑制された。これに関連して、大島(1975)は、テンサイ生育中の降雨量の差が地



第47図 生育期間中の土壌水分の推移

—— 土壌改善, --- 給水, 無処理,
 —▶ 同上かん水量, - - -▶ 同上かん水量, ▒ 降雨量mm

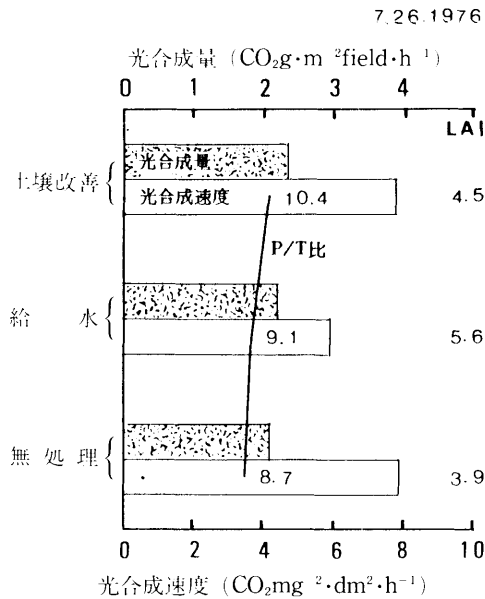


第48図 土壌水分前歴が葉面積指数に及ぼす影響

▒ pF1.5以下, [:::] pF1.5~1.7, [:::] pF1.7~2.7, □ pF2.7以上,
 ■ 降雨量, 陰影かん水量, 葉面積指数; ---○---6月25日, —●—7月26日

上部生育，とくに葉面積の大小に著しい影響があることをみており，本実験結果はこの傾向とよく類似している。

このような土壤水分環境に伴う葉面積の変化が光合成に及ぼす影響をみるため，土壤水分をほぼ一定条件に調節して測定した結果を第49図に示した。土壤改善圃場は葉面積指数が4.5程度であり，ほぼ好適群落条件に近い生育状態であったので，光合成速度が比較的高く，圃場面積当りの光合成量は最も高かった。給水圃場は，葉面積指数が過大になったため，光合成速度が著しく低下して，光合成量は改善圃場よりやや低くなった。無処理圃場は，葉面積指数が小さいため，光合成速度は比較的高かったが，光合成量はやや低下した。



第49図 土壤改善処理が光合成に及ぼす効果

P/T比 (CO₂mg·dm⁻²·h⁻¹/H₂Og·dm⁻²·h⁻¹)

3. 考察

ポット栽培において，多水分条件として pF 1.0 附近に処理した結果をみると，処理の1日後では処理の影響はないが，2日後では蒸散と光合成は明らかに抑制される。この場合，P/T比をみると，1日後では10前後を示すが，2日後では20前後となり，蒸散の抑制が光合成よりも大きいことがみとめられる。pF値の上昇に伴う光合成および蒸散の回復過程では pF 1.0 から pF 1.5 に処理したものより，pF 1.0 から pF 1.7 および pF 2.0 に処理した方が回復が早く，約1日後の P/T比は，処理開始前の pF 2.0 の状態にほぼ復帰している。pF 1.5 に処理した場合は，蒸散はほぼ回復するが光合成速度はやや低く，pF 1.7 以上の場合より光合成の回復が遅れることを示している。この関係を根の TTC 還元力および葉身水ポテンシャルについてみると，TTC 還元力は明らかに pF 値が低い条件で低く，pF 1.7 と 2.0 ではその差は比較的小さい。すなわち，根の吸収力は pF 1.7~2.0 で増大すると解釈できる。一方，葉身水ポテンシャルは pF 値が 2.0 で明らかに高く，pF 1.5 で著しく低下するが，pF 1.7 と 2.0 ではその差は比較的小さい。このことは，pF 1.5 では，蒸散に伴う葉内水分の減少に対して，根の吸収能力が低いいため，水の消費に対して補給が伴わないことを示すもので，この葉内水分の不足が光合成速度を規制している。圃場栽培においては降雨後 pF 1.7 前後にまで上昇すると各処理圃場の光合成が回復してお

り、ポット栽培における結果と類似した傾向とみることができ。上述したことから判断すると、テンサイ根域の水環境が一時的に過湿になると、根の吸収能力が衰えて吸収機能が低下し、まず蒸散が抑制され、次いで光合成が低下する。また、その回復は光合成よりも蒸散において早く、これらの限界点は蒸散が pF 1.5 程度、光合成が pF 1.7 程度とみることができ。圃場栽培では土壤の排水機能を付与することによって効果が期待できる。

乾燥条件についてみると、ポット栽培では pF 2.1 から pF 2.4 に上昇した場合、蒸散に対する影響は少ないが、光合成速度の低下が明らかにみとめられる。これを P/T 比でみると pF 2.1 では 10 前後であるが、pF 2.4 では 5 前後に低下している。pF 値が更に上昇して 2.6 を越えると、蒸散も抑制されるようになって P/T 比は上昇する。圃場栽培においても同様の傾向を示しており、保水力の高い土壤改善圃場は、pF 値の上昇が緩慢で、光合成速度および蒸散速度の水準は比較的高く保たれているが、保水力の低い給水圃場および無処理圃場では低下の度合いが大きいことを示している。乾燥時に降雨またはかん水を行なった場合の蒸散と光合成の回復については本実験では明らかにできないが、これについて、鴨田ら (1974)、猪山ら (1961) の結果から推察すると、本実験の無処理区の場合は降雨後において蒸散は比較的短時間で回復するが光合成の回復が遅れているとみてよいであろう。上述したことから判断すると、根域の水環境が乾燥状態になる条件では、まず pF 2.4 程度を限界として光合成が低下し、次いで pF 2.6 程度を限界として蒸散が抑制されることになる。圃場栽培では土壤の保水力を付与することによって、生理機能の劣化を軽減する効果がみとめられる。

これまで述べたような土壤水分の直接的な影響の他に長期にわたる土壤水分環境が、テンサイの生理状態にどのような影響があるかを検討する必要がある。土壤改善処理により、土壤水分が pF 1.7~2.4 の範囲にある期間が長期にわたる条件では、テンサイの群落構造に好影響があり、C/F 比が小さくなるとともに葉面積指数は 4.5 (7月26日) となって第2節で述べたような好適範囲内になっている。このような条件では光合成速度並びに群落の光合成量の水準が高くなる。しかし、排水機能と保水力が伴わない土壤で降雨量あるいは水の供給量が多い場合は、葉面積および C/F 比は拡大して群落構造は放射利用上不利になり、光合成速度の低下はまぬかれない。水を補給しないで pF 2.4 以上になる期間が長期に及ぶ場合は、葉身と葉柄とともに抑制され、とくに前者において抑制が著しいので C/F 比は増大し、葉面積指数も減少して群落光合成量は低下することになる。

以上のようにテンサイの生理生態に及ぼす土壤水分環境の影響は極めて大きい。群落光合成の立場からみた土壤水分の好適範囲としては pF 1.7~2.4 と考えられる。この条件を満たすためには土壤の排水機能と同時に保水力を高めることが必要であり、乾湿の変動を小さくするような土壤環境が望ましい。