水稲苗生育の光質反応に関する研究

第2報 稚苗の黄白化現象に及ぼす着色フィルムの影響*

原 城 隆・西 川 広 栄

(東北農業試験場)

苗の葉身部における葉緑素濃度は、苗質を構成する重要な要素であるが、育苗条件によつては葉緑素生成が阻害される。稚苗育苗においては暗所で催芽操作を終えた苗を強光下で緑化する場合に葉緑素生成が阻害され、これに低温条件が加わると阻害度は著しく高くなる。阻害度の高い葉身は黄白化症状を呈し、健全葉に比べて生活期間が短く早期に枯死し、苗質および移植後の生育を低下させる^{4,8,9)}。

この黄白化現象を防止するには、緑化時の強光と低温を回避する必要がある、そのためには施設育苗においては緑化室を備えているのが通例である。本報は黄白化防止について光質制御の側面から検討を加えたものである。

材料および方法

実験 1

強光下における黄白化現象と着色フィルムとの関係について究明するため、暗所での催芽日数を延長し、しかも緑化時には強光条件に遭遇させるなど、黄白化症状が発現しやすい条件を設定した。

水稲品種レイメイを供試し、1971年7月26日に中性火山灰土を充填した育苗箱(縦30cm, 横60cm, 深さ3cm)に乾粒換算で100gを条播した。基肥施用量および2葉期追肥量は、窒素0.5g, 磷酸0.25g, 加里0.4gとした。

光処理には、可視域における透過エネルギーを外光の55~60%に揃えた青、紫、緑、赤の着色フィルムと外光の約90%に揃えた290nm以下カット(UV290と略称)および360nm以下カット(UV360)の紫外域除去フィルム(いずれも透明)を使用した。フィルムの透過率曲線は第1図に示されている。

播種後催芽機(暗黒30°C)で4日間保温(芽の長さ約5cm)後、前記フィルムを被覆した屋外育苗用トンネルで育苗した。

トンネル内の期間平均気温は、最低 $21.7 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 、最高 $38.5 \pm 1.8^\circ\text{C}$ 、屋外期間の平均日射量は $363 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ 、トンネルに搬出後最初の3日間の平均日射量は $529 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ であつた。

光処理後3日目および13日目に育苗箱の中央部より任意に80個体を抽出し、黄白化葉面積比と葉緑素含量について調査した。

実験 2

前項の実験により、赤系より青系のフィルムが黄白化現象の防止に効果的であることを認めたので、ここでは同じ青系でも可視域の透過率と透過光の青/赤比の異なる6種類の青色フィルムと4種類の透明ないし中性フィルムを使用し、黄白化発現度および葉緑素濃度からみて効果的な透過光の特性を見出そうとした。

水稲品種レイメイを供試し、1973年5月1日に中性火山灰土を充填した育苗箱に乾粒換算で150gを条播した。基肥施用量は3要素各1gとした。

播種後催芽機(暗黒30°C)で4日間保温(芽の長さ約5cm)後、第1表のような透過率と青/赤比の異なるフィルムを被覆した屋外トンネルで14日間(約3葉期、不完全葉を第1葉とする)育苗した。ここで青/赤比の青とは400~500nmの透過エネルギー、赤とは600~700nmの透過エネルギーを示す。

トンネル内の期間平均気温は、最低 $7 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 、最高 $36 \pm 1.8^\circ\text{C}$ 、屋外期間の平均日射量は $403 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ 、トンネルに搬出後最初の3日間の平均日

Fig. 1 Spectral transmission of various films used for experiment 1

* 昭和50年12月11日受理

主旨は日本作物学会第157回講演会(昭和49年4月)において発表。

Table 1 Percentages of transmission in the visible region and B/R ratio of films used for experiment 2

Plot number	Visible region	Transmission, %		(B)/(R)	Film
		400~500 nm (B)*	600~700 nm (R)*		
1	40	38.0	31.1	1.22	Neutral
2		40.9	23.0	1.78	Blue
3		48.5	20.8	2.33	Blue
4		65.1	16.3	4.00	Blue
5	60	58.1	47.6	1.22	Neutral
6		66.9	37.6	1.78	Blue
7		82.0	35.2	2.33	Blue
8	72	70.9	58.1	1.22	Neutral
9		78.7	44.2	1.78	Blue
10	95	95.0	77.9	1.22	Clear

* Comparative values are expressed as percentages of spectral energy of natural light in the 400~500 nm region

Table 2 Effect of various films on chlorophyll content and chlorosis in leaves

	Leaf position	Film					
		Blue	Purple	Green	Red	UV 290	UV 360
Chlorophyll mg/g FW	2 nd	2.43	2.01	2.33	1.79	1.14	1.11
	3 rd	3.02	2.86	2.97	2.66	2.26	2.47
Percent of leaf area having chlorosis*	2 nd	0	30±8	0	30±10	70±13	70±17
	3 rd	0	0	0	0	0	0

Outdoor tunnels for raising of seedlings were used.

* Percentages are expressed as mean±SD of 80 plants

射量は $550 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ であった。

光処理後 14 日目に育苗箱の中央部より任意に 80 個体を抽出し黄白化葉面積比と葉緑素含量について調査した。

実験 3

黄白化の発現度は処理光質によつて異なるが、同じ光質下であつても、暗黒下での催芽期間を延長した場合および上位葉より下位葉において黄白化の発現度が高くなる現象が知られている^{4,9)}。この原因を葉鞘の光透過特性に求め、黄白化現象に対する葉鞘の機能について考察しようとした。

1975 年 5 月に水稻品種レイメイを慣行法に従い播種し、催芽機（暗黒 28°C）で 4 日間保温した。葉鞘の光透過特性の測定は、飯尾 SRP 1462 型分光放射計により催芽処理を終えた黄化苗の第 1 葉（不完全葉）とその後屋外で緑化した苗の第 2 葉鞘について行なつた。測定に先立ち、第 1 葉および第 2 葉鞘をピンセットで静かに展開した。

結果ならびに考察

1. 着色フィルムと黄白化現象（実験 1）

育苗箱を催芽機から屋外のトンネルに移動した当日および翌日の天候は快晴で、それぞれ $540, 550 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ の強光条件となつた。そのため、黄白化症状および葉緑素含量のフィルム間差異が明瞭に認められた。

第 2 表は光処理を開始してから 3 日目の黄白化葉面積比および葉緑素含量を示したものである。第 2 葉身についての調査によると、可視域における透過エネルギー比が外光の 55~60% と等しい着色フィルム間の比較では、青および緑で黄白化の発現が全く認められず、葉緑素含量も高かつた。これに対し、赤および紫では黄白化症状は葉面積比で 30% 発現し、葉緑素含量は低かつた。透過エネルギーが外光の約 90% と高い紫外域除去フィルム下では、黄白化葉面積比が 70% と高く、葉緑素含量は著しく低かつた。第 3 葉身につ

Fig. 2 Relationships between the transmission in the 600~700 nm region and chlorophyll content in leaves

- 2nd leaf $r = -0.895$ (significant at the 5% level)
- 3rd leaf $r = -0.883$ (significant at the 5% level)

いては黄白化現象は観察されなかつた。

全フィルムを込みにした場合、葉緑素含量と 600~700 nm における透過エネルギー比との間に負の相関が認められた(第2図)。しかし、葉緑素含量と 400~500 nm および 500~600 nm における透過エネルギー比との間の相関係数は、それぞれ、 -0.413 、 -0.666 (第2葉身)となり、いずれも有意ではなかつた。

以上のように、強光下における黄白化防止および葉緑素含量の増大には、赤系のフィルムより青系のフィルムが効果的であることが知られた。黄白化の発現と葉緑素含量との間には、必ずしも比例的関係はないが、本実験のように強光条件とし、黄白化葉面積がある程度大きくなつた苗では、葉緑素含量は当然低くなり、両者の間には、深い関連を持つと考えられる。青色光によつて、葉緑素生成を最大にするとの知見は、Frank の燕麦¹⁾、Koski らのアルビノトウモロコシ³⁾での実験および Rudolph⁶⁾の葉緑素前駆物質の形成で得られている。一方、Koski³⁾ら、Ogawa⁵⁾、Withrow¹⁰⁾の実験によれば、青色光より赤色光下で葉緑素生成が促進されるという。このような両論が得られたことに対する究明は十分なされていないが、これらの既往の知見をふまえて、本実験において青フィルムによつて葉緑素含量を高めた原因について推察すれば、この実験は光処理期間が長く、しかも強光条件下で行なわれたためと考えられる。また、緑フィルムの黄白化防止、葉緑素含量の増大作用について考えると、一般的には、500~550 nm の緑色域には葉緑素

Fig. 3 Effect of the B/R ratio of light at different transmissions in the visible region on chlorophyll content and chlorosis in leaves

The transmissions in the visible region are 40 (●-●), 60 (○-○), 72 (△-△) and 95% (□-□). The chlorosis classifications are: not at all (-), a little (+), medium (H), much (HH), and very much (HHH). The chlorosis degrees from 80 replicate plants

形成作用が少なく、実験室での云々安全光¹¹⁾として考えられている。しかし、ここで使用した緑フィルムには、400~500 nm の青色域における透過エネルギーがかなり多く含まれているために、黄白化防止と葉緑素含量の増大に効果が認められたのであろう。

UV 290 および UV 360 の紫外域除去フィルムでは、着色フィルムに比較して黄白化葉面積比が著しく高かつたのは、葉緑素含量と各波長域との相関関係からみて 600~700 nm における透過エネルギー比が高かつたことと関連しているようにみられた。しかしながら、600~700 nm の透過エネルギーは、700~760 nm の遠赤域における透過エネルギーとも関連があるから(第1図)、黄白化現象を支配する真の波長域については、本実験からは結論することは出来ない。

2. 青フィルムの可視域における透過率および透過光の青/赤比と黄白化現象(実験2)

育苗箱を催芽機から屋外トンネルに移動した当日より3日間は好天に恵まれ、区によつては、かなりの黄白化症状が第2葉身で観察された。

第3図は透過率および青/赤比を異にしたフィルム下で第2葉身における黄白化発現度および葉緑素含量について調査した結果を示したものである。それによると、同一透過率の場合、フィルム透過光の青/赤比が高くなるにつれ黄白化症状の発現が抑制され、葉緑素含量が高くなる傾向にあつた。また、同一青/赤比の場合、透過率が40, 60, 72, 95%の順に黄白化発現度が増大し、葉緑素含量が低下した。

本実験の範囲内では、黄白化防止にもつとも効果があつたのは、透過率が40%、青／赤比が4.00の青フィルムであり、発現度をもつとも高かつたのは、透過率が95%、青／赤比が1.22のいわゆる透明フィルムであつた。

次に、前項と同様に、黄白化防止および葉緑素含量の増大に参与している波長域を知るため、全区を込みにして、各波長域の透過エネルギー比と黄白化葉面積比および葉緑素含量との関係をみたのが、第4図である。それによると、600～700 nmの透過エネルギー比

Fig. 4 Relationships between spectral transmission and chlorosis or chlorophyll content in leaves

***: significant at the 0.1% level

Fig. 5 Spectral distribution curves of lights through a single layer of etiolated 1st leaf and of greened 2nd leaf sheath

○ Natural light; ● Etiolated 1st leaf; ▲ Greened 2nd leaf sheath

と黄白化葉面積比との間に正相関、葉緑素含量との間に負相関が認められ、赤色域における透過エネルギーの多少が、黄白化の発現、葉緑素生成に参与しているようにみられた。しかし、400～500 nmにおける透過エネルギー比と黄白化葉面積比との間に有意な相関が認められなかつた。

なお、本実験においては、第3葉身における黄白化症状は観察されなかつた。

本実験で明らかになつたように、いかなる青フィルムでも、黄白化の発現を防止するものではなく、同じ青フィルムでも、光透過特性によつて防止効果にかなりの差異があることが知られた。すなわち、フィルムの透過率が低いほど、また、透過光の青／赤比が高いほど防止効果が高かつた。青／赤比が高いことは、同一透過率の下では、400～500 nmの青色域における透過エネルギーが多いことになるから、この波長域が黄白化防止に密接に関連しているように考えられる。

しかし、ここで問題なのは、同一青／赤比でも透過率が低いほど防止効果が高くなる現象である。透過率が低いことは、400～500 nmの青色域における透過エネルギーも少なくなることであるから、このことと前述の黄白化防止に対する青／赤比の増大効果とは明らかに矛盾する。したがつて、強光化における黄白化防止および葉緑素生成の促進を青色域における透過エネルギーと関連づけることは困難であり、むしろ、600～700 nmの赤色域における透過エネルギー比との相関関係で考えた方が、全体のおおまかな現象説明に適しているようである。しかし、この因果関係については、前項で指摘した遠赤域との関連も含めて、今後の究明にまたねばならない。

3. 葉鞘の光透過特性と黄白化現象（実験3）

葉身部に発現する黄白化現象は、暗所での催芽日数が短い場合および下位葉より上位葉で発現が少ないのは、葉鞘が強光を回避するいわゆるフィルターの役割を果して葉身を保護しているためと推察し、葉鞘の透過エネルギーを測定することにした。

まず、黄化した第1葉（不完全葉）についてみると（第5図）、400～700 nmにおける透過率は、展開した状態で約83%であつた。しかし、実際には、二重にかみ合っている部分もあるので、透過率はこの値より低くなつてはいるはずである。このような透過率を持つ第1葉は、その葉内を通過する葉の黄白化の発現をある程度抑制していることは、前項の透過率と黄白化発現に関する実験結果から推察される。しかし、黄化した第1葉の青／赤比は、0.98で400～500 nmの透過

エネルギーに比べて、500~700 nm, とくに 600~700 nm の透過エネルギーが比較的高かった。この特性は、黄化したインゲン葉、トウモロコシ葉²⁾でも認められているが、強光下で発現する黄白化症状の防止からみて効率のよいものではない。

ところで、暗黒下での催芽日数が標準の2日間程度であれば、第2葉は第1葉に包まれており、強光条件に遭遇しても第2葉の黄白化の発現は極めて少なくなろう。しかし2日間以上に長くなると、第2葉はすでに第1葉から抽出しているため、強光を回避するフィルターの役割を果す器官がなく、黄白化の発現度が高まるものと考えられる。

さらに、第2葉より第3葉で発現度が少ない理由について考えてみると、第3葉が外部にあらわれるには、第1葉の他に第2葉鞘の中も通過しなければならない。とくに、催芽期間を標準の2日間程度とした場合には、第3葉の抽出時には第3葉の通路となる第2葉鞘が緑化されているという有利さがある。第5図には、緑化した第2葉鞘の透過エネルギーを示したが、それによると、400~700 nm における透過エネルギーは約 14% と低く、かつ 500~600 nm 域に比べて、400~500 nm および 600~700 nm の透過エネルギーが少ない。この特性は豆類の葉²⁾でも認められている。この緑化した第2葉鞘の光透過特性は前述の黄化した第1葉以上に黄白化防止に有利であることは、前項の実験結果より明らかであろう。

摘 要

稚苗の黄白化現象に及ぼす着色フィルムの影響について検討すると共に、葉鞘の光透過特性から黄白化の発現に対する葉鞘の機能について考察した。

1. 可視域における透過率を外光の 55~60% に揃えた着色フィルム間の比較では、緑化開始後3日間の平均日射量 $529 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ の強光下においては、青および緑で黄白化の発現が認められず、葉緑素含量が高かった。これに対し、赤、紫では黄白化が発現し、葉緑素含量が低かった。

2. 緑化開始後3日間の平均日射量 $550 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ の強光下において青色系フィルムの可視域における透過率と透過光の青/赤比を組合わせた実験では、同一透過率の場合、青/赤比が高くなるにつれ黄白化が抑制され、葉緑素含量は高くなる傾向にあつた。また、同一青/赤比では、透過率が高くなるにつれ黄白化葉面積比が増大し、葉緑素含量は低下した。

3. 一般に、600~700 nm の透過エネルギー比と黄

白化発現度との間に正の相関が、また葉緑素含量との間には負の相関が認められた。

4. 黄化した第1葉(不完全葉)と緑化した第2葉鞘を展開した状態で光透過特性を測定した結果、400~700 nm における透過率はそれぞれ 83%, 14% であり、また、前者では 400~500 nm 域より 600~700 nm 域の透過エネルギーが高く、後者では、400~500 nm および 600~700 nm 域より 500~600 nm 域の透過エネルギーが高かった。

暗所での催芽日数を短かくした場合および下位葉より上位葉で黄白化の発現が低いのは、前記のような光透過特性をもつ葉鞘が強光を回避するフィルターの役割を果しているためと推察した。

謝辞 本実験の遂行に際し、光質制御用資材を提供された農光研理事長(日大教授)戸刈義次博士、終始御指導を頂いた前東北農試次長木根渕旨光博士、本稿を草するに当たり、有益な助言を頂いた北大農学部教授後藤寛治博士に対し、厚くお礼申し上げます。

引用文献

1. FRANK S. 1946. The effectiveness of the spectrum in chlorophyll formation. *Jour. Gen. Physiol.* **29**: 157—179.
2. HURDZAN M. J. and R. M. KLEIN 1975. Solar-simulating radiation systems for biological research. *Photochem. Photobiol.* **24**: 383—385.
3. KOSKI, V. M., C. S. FRENCH and J. H. C. SMITH 1951. The action spectrum for the transformation of protochlorophyll to chlorophyll a in normal and albino corn seedlings. *Archs Biochem. Biophys.* **31**: 1—17.
4. 草雄得一・鷺尾 義 1970. 水稻稚苗栽培の育苗期における白化現象に関する研究 第1報 光の強さと白化葉発現との関係について, 日作紀 **39**(別2): 21—22.
5. OGAWA T., Y. INOUE, M. KITAJIMA and K. SHIBATA 1973. Action spectra for biosynthesis of chlorophyll a and b and β -carotene. *Photochem. Photobiol.* **18**: 229—235.
6. RUDOLPH E. 1965. Untersuchungen über den Einfluss der Photoreaktionssysteme auf die Chlorophyllsynthese. *Planta* **66**: 75—94.
7. SHIBATA K. 1957. Spectroscopic studies on chlorophyll formation in intact leaves. *J. Biochem.* **44**: 147—173.

8. 寺中吉造・原城 隆・橋本正康 1971. 水稻機械化移植苗の素質に関する研究 第2報 育苗時の温度、光条件と葉緑素の消長. 日作東北支部会報 **13**: 7—8.
9. 鷺尾 養・氷高信雄 1973. 水稻稚苗栽培の育苗期における白化現象に関する研究 第4報 白化苗使用時の生育、収量について 日作紀 **42**(別2): 157—158.
10. WITHROW R. B., W. H. KLEIN, L. PRICE and V. ELSTAD 1953. Influence of visible and near infrared radiant energy on organ development and pigment synthesis in bean and corn. *Plant Physiol.* **28**: 1—14.
11. ——— L. PRICE 1957. A dark room safelight for research in plant physiology. *Plant Physiol.* **32**: 244—248.

Growth Responses of Rice Seedlings to Light Wavelengths

II. Effect of light wavelength on chlorosis of seedlings

Takashi HARAKI and Hironaga NISHIKAWA

(Tohoku National Agricultural Experiment Station, Morioka, Iwate)

Summary

This study deals with the effect of various light wavelengths on chlorosis of the leaves of rice seedlings treated with darkness in the promoting germination stage and greened under high solar radiation of 529 and 550 cal·cm⁻²·day⁻¹.

1. Under condition of 529 cal·cm⁻²·day⁻¹ solar radiation in the greening stage, blue and green film inhibited chlorosis, while red and purple had no effect.
2. With higher transmission rate in the visible region and with lower B/R ratio of light, the degree of chlorosis was increased, but the chlorophyll content was decreased.
3. With high solar radiation of 550 cal·cm⁻²·day⁻¹, a significant positive correlation between the degree of chlorosis and the transmission rate of light in the 600–700 nm region was observed.
4. The transmission rates through a single layer of etiolated 1st leaf and of greened 2nd leaf sheath were 83% and 14%, respectively. The spectral transmission of both the etiolated 1st leaf of 600–700 nm light and the greened 2nd leaf sheath of 500–600 nm light were relatively high. The decrease of transmission rates rather than the changes of spectral transmissions in leaves seemed to contribute to the inhibition of chlorosis.