弱光条件に対する水稻の個体光合成の 調節機構と根の活力の役割*

津 野 幸 人・山 口 武 視

(鳥取大学農学部)

昭和 63 年 7 月 29 日受理

要 旨：水稻 3 品種をポット栽培し、分けつ期から登熟初期にかけて、期間を変えて遮光処理 (50%) および標高 303 m の山間部で生育させる“山あげ”処理を行い、対照区と対比して水稻の弱光条件に対する調節機構を個体光合成能力の面から解析し、さらに根の呼吸速度と光合成との関連性を明らかにした。

分けつ期の処理では茎数が 17~43% 減少し、個体当り葉面積 (F) が著しく減少した。しかし、穂数への影響が少ない時期の処理では、葉身長、比葉面積の増大により、F は 13~54% 増加した。

処理による乾物生産量の平均抑制率は 30.3% で、N 吸収量のそれは 3.7% であった。このため、体内 N 濃度が上昇し、その反映として葉身および根部の N% が上昇した。葉身 N% の上昇は、総光合成速度を高め、F の増加と共に個体光合成能力を高めた。しかも、葉面積当り個体暗呼吸速度 ($\bar{r}$) の増加はみられなかった。この $\bar{r}$ について葉身 N% と茎重/葉面積 (C/F) 比の 2 要因を用いて重回帰分析を行った結果、重相関係数 $R=0.823^{**}$ が得られた。N% は $\bar{r}$ を増加させるが、F の増加は C/F 値を対照区より低い値とし、これが $\bar{r}$ の増大を強く打ち消す方向に作用した。

根の呼吸速度 (R) について根部 N% と C/F 比で重回帰分析を行ったところ高い重相関係数 (0.817^{**}) が得られ、N% が高く C/F 比の小である個体ほど R が大となる。この 2 要因による R の促進は、期間内に増加した N 吸収量 (ΔN) と乾物量 (ΔW) の比 ($\Delta N/\Delta W$) を高め、体内 N 濃度を高く保つ方向に作用した。

キーワード：暗呼吸速度、乾物生産量、光合成能力、遮光、水稻、窒素吸収量、根の呼吸速度。

Adaptive Regulation of Photosynthesis in Rice Plant to Weak Light Condition and the Contribution of Root Activity to Regulation Mechanism: Yukindo TSUNO and Takeshi YAMAGUCHI (*Faculty of Agriculture, Tottori University, Koyama, Tottori 680, Japan*)

Abstract: Three cultivars of rice plants were grown in pots in a shading frame of 50% light intensity and on shadowed place at high altitude of 303m in hillside during the different period from tillering to early ripening stage in order to compare the photosynthetic activity, root respiration and nitrogen absorption with those of control plants.

After the period of tiller number determined, the shading-treatment promoted leaf area developing through the both ways of increase in leaf length and specific leaf area; it could contribute to enhancement of the photosynthesis per plant. Also photosynthetic rate per leaf area in the treated plant was higher than in the control plant due to higher N% in the leaf. Dry matter production was more depressed than nitrogen absorption by the shading, i.e., decreased rates of the former and the latter in average were 30.3% and 3.7%, respectively.

The result of a multiple regression analysis for dark respiration of plant per leaf area ($\bar{r}$) showed that $\bar{r}$ had a high positive correlation to N% in leaf and high negative correlation to C/F ratio (C: Stem weight, F: Leaf area), therefore, $\bar{r}$ of treated plants did not increase owing to the low C/F value.

Multiple regression analysis between root respiration and two factors, N% in root and C/F ratio, showed high correlation coefficient as $R=0.817^{**}$: the root respiration of the shaded plant had higher rate than that of control. The amount of nitrogen absorbed during treated period was sustained with the root respiration and the dry matter production.

Key words: Dark respiration, Dry matter production, Nitrogen absorption, Photosynthesis, Rice plant, Root respiration, Shading.

各地域の気象統計のうえで降水分布に年変動が大きいと同様に、日射量の分布も年によって大きな変動を示し、長期間の曇天は稲作期間にしばしば出現する。ことに、中小河川水系内に分布する水田は、谷底部あるいは山腹に位置し、山の稜線によ

て日射が遮られるために、平野部の水田に比較して常に少ない日射量のもとで水稻は生育している。こうした弱光のもとでの水稻の生育は概して徒長、軟弱となることが経験的に知られており、中山間地向けの品種は低温に対する抵抗力はもちろんであるが、弱光条件に対しても順応する能力が要求される。

* 大要は第 177 回講演会 (昭和 59 年 4 月) において発表。

水稻が弱光条件下におかれたとき、葉肉組織の厚さが薄くなる^{4,11)}ことは知られている。また、光合成機能に関しては、遮光された水稻葉の光合成速度が低下するという報告^{8,11)}もあるが、逆に光合成速度が高まるという報告^{12,19)}もある。一般に、植物が弱光条件下で育った場合に示す光合成特性の変化は、光飽和点の低下^{1,2,7)}ならびに強光下での光合成速度の低下^{3,7)}が知られている。ところが、遮光条件下において、水稻はその光合成能力の調節を通して順応していることが清水・津野¹²⁾によって指摘され、その機構については、葉身の窒素濃度の増加によって純光合成能力の向上がみられることが明らかにされている。しかし、光合成能力について生育の各段階での調節能力とか、低温と弱光が複合された場合の実態、あるいは品種間差の有無、さらには調節能力の発現における根部の活力の役割などは不明であるので、これらの諸点を明らかにすべく以下の実験を行ない、いくつかの知見を得たので報告する。

材料および方法

鳥取県平坦部に広く分布している日本晴（育成場所：愛知農試）、山間部で安定な作柄を示すアキヒカリ（同：青森農試）、良質米として当地方に普及しつつあるコシヒカリ（同：福井農試）の3品種を材料とした。

上記3品種を1982年5月10日にペーパーポットへ播種、葉齢5.6葉苗を6月9日にポット（径15 cm、深さ17.5 cm）に1本ずつ移植した。基肥は高度化成肥料で3要素各1 g施した。このポットを鳥取大学湖山農場（標高5 m）と鳥取市安蔵（標高303 m）の水田内に埋めた（各品種とも1処理に30ポットを供試）。

湖山農場では遮光区を設定し、各品種30個体に遮光率50%の寒冷紗布で作った枠を、7月6日（葉齢11.7）より7月27日まで（S-I）かぶせた。ついで、8月1日より登熟初期まで（S-II）、さらに、7月6日より登熟初期まで（S-III）と逐次新たな30個体に遮光処理をおこなった。また、山地の安蔵の水田で6月10日より7月28日まで生育させた山あげ処理（Y-I）、および一定期間を低地の湖山に置いたのちに安蔵に運び上げるという山あげ処理（Y-II）を行った。山あげ期間は、第1表のとおり品種によって終了日を変えた。なお、安蔵水田は別の調査によって、湖山よりも稲作期間の平均気温で2.2℃低く、晴天日の日射量が25%少ないことが確められている。

光合成作用の測定は、温度制御の出来る1.5 m³の箱内に、個体用同化箱を持ち込み、流気法によって個体光合成を測定した。光源は6個の陽光ランプで上方より照射し、同化箱の側面に鏡を置いて光むらを少なくした。照度は東京光学機械（株）SPI-

第1表 遮光(S)、山あげ(Y)処理の期間、処理終了時の穂数および地上部乾物重(g・plant⁻¹)とN含有量(mg・plant⁻¹)ならびに処理による増減(%)。

品 種	処 理	処理月日		処理 日数	出穂日	株当り穂数(茎数)		乾物重		N 含有量	
		始 ～ 終			月・日	対 照	処 理	対 照	増 減	対 照	増 減
ア キ ヒ カ リ	S-I (▲)	7. 6	7. 27	21	(8. 9)	(44.2)	(30.6)	29.2	－45	586	－37
	S-II (△)	8. 1	8. 21	21	8. 9	25.1	25.7	60.7	－26	903	－19
	S-III (▲)	7. 6	8. 21	47	8. 9	25.1	20.9	60.7	－27	903	－25
	Y-I (△)	6. 10	7. 28	48	—	(44.2)	(30.4)	29.2	－55	586	－29
	Y-II (△)	8. 3	8. 21	19	8. 10	25.1	25.2	60.7	－14	903	－ 9
コ シ ヒ カ リ	S-I (■)	7. 6	7. 27	21	(8. 21)	(44.6)	(37.0)	26.8	－21	713	－20
	S-II (□)	8. 1	8. 31	30	8. 21	29.3	27.3	65.9	－25	654	＋32
	S-III (■)	7. 6	8. 31	57	8. 21	29.3	25.3	65.9	－22	654	－ 4
	Y-I (□)	6. 10	7. 28	48	—	(44.6)	(30.2)	26.8	－60	713	－46
	Y-II (⊗)	8. 3	8. 31	29	8. 21	29.3	23.0	65.9	－21	654	＋12
日 本 晴	S-I (●)	7. 6	7. 27	21	(8. 25)	(49.0)	(33.0)	24.0	－34	690	－30
	S-II (⊙)	8. 1	9. 11	42	8. 27	29.9	23.8	64.4	－17	830	＋81
	S-III (●)	7. 6	9. 11	68	8. 28	29.9	24.8	64.4	－ 8	830	＋74
	Y-I (⊕)	6. 10	7. 28	48	—	(49.0)	(28.1)	24.0	－63	690	－54
	Y-II (⊗)	8. 3	9. 11	40	8. 28	29.9	28.2	64.4	－17	830	＋19

注. 出穂日の()内は無処理のもの。穂数の()は茎数。

各品種とも白ぬき記号はIの対照区を示し、II, IIIのそれには棒線を付した。

第2表 処理終了時の比葉面積 (SLA: $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) と葉面積 (F: $\text{dm}^2 \cdot \text{plant}^{-1}$).

処理	アキヒカリ				コシヒカリ				日 本 晴			
	SLA	%	F	%	SLA	%	F	%	SLA	%	F	%
対照	199	100	21.5	100	186	100	21.6	100	208	100	21.8	100
S-I	245	123	22.6	105	205	110	19.9	92	201	97	14.9	68
Y-I	217	109	12.1	56	201	108	9.6	44	230	111	8.7	40
対照	202	100	14.9	100	177	100	13.6	100	190	100	17.3	100
S-II	193	96	16.8	113	179	101	16.5	121	214	113	22.2	128
S-III	256	127	20.5	138	184	104	15.7	115	247	130	26.6	154
Y-II	209	103	18.5	124	178	101	17.5	129	222	117	26.1	151

注. 以下の表の処理記号は第1表と同じ.

71 形光電池照度計を用いて葉層の中心の高さで測定した. 光合成の測定温度は 25°C に固定した. また, 本装置の最高照度は株元で 50 klx であって, 照度を低下させる場合は光源と同化箱との間に白紙を挿入し, その枚数によって調節した. 穂は常に同化箱に入れる直前に切除し, 出穂前の値との比較を容易にした.

光合成の測定を終了した個体は, ただちに暗呼吸を測定し, その後で根を洗い出して各茎を分離した後に, 刃物で茎基部を縦に割り, 上部3節から発生した根と, それ以下の節の根とに区別した. そして, 水を振り切り, 硬質プラスチック製の網上に細長く広げて, これを円筒状の呼吸測定箱に入れ, 一端より外気を送り, 他端の小孔より排出する空気の一部を赤外線炭酸ガス分析計に導いて, 放出する CO_2 量を計測し, これを根の呼吸量とみなして根の活力を表示する形質として取扱った.

測定材料は乾燥させた後に粉末として, セミ・ミクロケルダール法で乾物重当たりの N を定量した. 乾物重の調査はすべて 10 個体についておこなった.

結果および考察

1. 形態的变化を通しての弱光条件への調節

すべての供試個体は順調に生育し, 圃場条件での生長量とほぼ同程度か, やや大きめの生長量を示した. 遮光および山あげ処理による生育状態の変化を第1表でみると, 日本晴では出穂が3日程度遅延しているが, 他の2品種はほとんど影響を受けていない. 主稈葉数は, アキヒカリの処理 S-III が1葉減少した. 長期間遮光した処理 S-III は3品種とも穂数が14~17% 減少した. 山あげ処理 Y-I では茎数の減少が全品種にみられたが, 処理 Y-II で穂数が減ったのはコシヒカリだけであった. すべての品種で, 遮光処理によって草丈が伸び, その程度は日本

第3表 遮光処理による葉身長 (cm) の変化.

品 種	処理	13葉	14葉	15葉	16葉
アキヒカリ	対照	40.4	32.8	20.7	12.1
	S-III	45.6**	38.1	20.8	—
コシヒカリ	対照	42.0	39.8	31.0	22.9
	S-III	45.6	44.2	32.3	21.0
日 本 晴	対照	36.7	34.9	36.3	24.7
	S-III	39.4	47.6**	44.6**	25.4

注.**: 1%水準で有意. 処理開始時の葉齢 11.7.

晴が最も大であった.

一般に弱光条件におかれると水稻は葉が薄くなることが知られている^{4,11)}. 本実験での比葉面積 (SLA) を, 処理終了時のものについて第2表に示した. 処理 S-I による21日間の遮光ではアキヒカリ, コシヒカリの SLA が大となった. 処理 S-II では日本晴, 処理 S-III では日本晴, アキヒカリの SLA の増大が著しいが, コシヒカリはほとんど影響を受けていない. しかし, 遮光期間中に伸長した葉の葉身は長くなる傾向を示した (第3表). 穂数 (茎数), SLA および葉身長に処理の影響を受けて個体当たり葉面積は変化したのであるが, 第2表にみられるとおり処理 S-I, Y-I では茎数減のため個体の葉面積はほとんどの区で減少している. ところが処理 S-II, III, Y-II では個体葉面積は処理により増加し, なかでも日本晴は処理 S-III, Y-II において対照区よりも約50%も葉面積が増えた.

処理 S-III における弱光条件への形態的調節として, 葉身長の増大は13, 14葉で全品種にみられる. また, SLA の増大には品種間差があり, 平坦部むきの日本晴は長期の遮光および山あげによって SLA が増大しやすい傾向が顕著であるといえる.

2. 弱光条件への光合成能力の調節

遮光処理および山あげ処理終了時に個体光合成を種々の照度 (I) のもとで測定して光-光合成曲線

を求め、対照区のそれと比較したのが第1図の左側および中央の図である。第1図右側の図は、戸外自然光のもとでの光-光合成曲線である。これらの図は個体光合成をその個体の葉面積で除して、単位葉面積当たりの光合成速度 (P_o) として表示してあるが、すべての処理区は対照区よりも明らかに純光合成速度が高まっていることがわかる。

本実験では、個体光合成を測定しているのので、第1図のごとく表示した純光合成速度は、非光合成器官の呼吸によって、幾分かは引下げられた値となっている。そこで、個体純光合成速度に個体暗呼吸速度を加えて個体総光合成速度を算出し、これを個体葉面積で除して、葉面積当たり総光合成速度 (P_g) として表示した。そして、光-総光合成関係を全測定21例について求めたところ、その曲線は、

$P_g = aI^b \dots \dots \dots (1)$ (但し、 a , b は定数) という一般式で表現でき、それぞれの曲線の決定係数は $r^2 = 0.935$ 以上であった。

これはあくまでも処理が光-光合成関係に如何なる影響を及ぼすかを検討する目的で、各区の代表株1個体について求めたものであって、光合成速度そのものを区間で比較するためには試料数が余りにも少ない。

そこで、光合成速度と正の相関を持つ葉身N含有率に着目し、両者の関係から処理の影響を評価しようとした。本実験での葉身N含有率と総光合成速度 (P_g) との関係を作図してみると第2図のとおりであって、両者の間には広く認められているとおりの比例的関係 (ただし、この場合は対数回帰式による) が成立した。また、 P_g と葉面積当たりN含量との間にも第2図と同様の傾向があり、この場合の相関係数は $r = 0.784^{**}$ (有意水準1%で有意) であ

った。

それぞれの処理終了時における葉身N含有率は第4表に示したとおりであって、処理S-Iのコシヒカリ以外はすべての処理において葉身N含有率は高まっているが、その程度は様ではなく、葉身N含有率の増加程度の大である区ほど P_g の増加が大であることが第2図の関係より指摘できる。葉身N含有率 (NL) は地上部N含有率 (Nt) を反映したもので、両者の間には次式で示される関係がある。

$$NL = 1.112(Nt) + 0.916 \quad (r = 0.906^{**}) \dots \dots (2)$$

いま、第2図の関係式に第4表の葉身N含有率を代入して各区の P_g を求め、これより葉面積当たり暗呼吸速度 ($\bar{r}$) を差し引いて純光合成速度 (P_o) とし、これらをまとめて第5表に示した。同表で処理S-Iによって P_g が顕著に増加したのはアキヒカリだけである。ところが、処理S-II, IIIおよびY-I, IIでは3品種すべてにおいて P_g の増加がみられる。これらは葉身N含有率の上昇に対応したものである。すでに、第2表で処理S-II, IIIにおいて個体葉面積が著しく増加したことを指摘した。これは群落としての最適葉面積の範囲までならば、葉面積の増加は群落光合成の向上に役立つはずであり、その範囲内であれば個体葉面積の増加も調節機能の発現として評価すべきであろう。

そこで、第5表の P_g と $\bar{r}$ に乾物重調査個体の平均葉面積を乗じて個体総光合成速度と個体暗呼吸速度を算出して第6表にかかげた。第6表をみると、コシヒカリ、日本晴は処理S-I, Y-Iにより個体総光合成速度は減少している。これと較べてアキヒカリは処理S-Iにより増加し、処理Y-Iによる減少程度も少ない。この傾向は中山間部むけの品種の特性として望ましいものであろう。つぎに、処理S

第1図 照度と純光合成速度との関係 (左, 中央図) ならびに戸外での日射~純光合成関係 (右図)。

注) 処理記号は第1表と同じ。cont は無処理を示す。

第2図 葉身N含有率と照度 50 klx における総光合成速度との関係。

注) 以下の図中の記号は第1表と同じ。

r: 相関係数. **: 有意水準1%で有意, 以下同じ。

-II, IIIおよびY-IIをみると, すべてが個体総光合成速度を増加させており, 明らかに弱光条件に対する光合成能力の調節作用が認められる。

他方, 乾物生産に対して負の要因である個体暗呼吸速度の変化を第6表で検討すると, 処理Y-I, S-I, IIIでは減少するが, 処理Y-II, S-IIではかえって増加している区もある。これは, 個体葉面積のほかに第5表にある葉面積当たり個体暗呼吸速度($\bar{r}$)の影響を強く受けているからである。ここで, 処理が $\bar{r}$ に及ぼす影響をみると, 処理S-Iは $\bar{r}$ にはほとんど影響を与えないが, 処理Y-Iでは $\bar{r}$ が大となり, 処理S-II, IIIの多くは $\bar{r}$ の低下をみている(第5表)。このような変動を統一的に説明するために $\bar{r}$ を目的変数とし, 第4表の葉身N含有率(NL)と第5表の茎重/葉面積比(C/F)を説明変数として重回帰分析をおこなった。結果は次のとおりである。

$$\bar{r} = 1.536 (\text{NL}) + 1.510 (\text{C/F}) - 4.063 \cdots (3)$$

上式の決定係数は $R^2 = 0.677$ であり, $\bar{r}$ は上記2変数で約70%が説明できる。つまり, 葉身N含有

第4表 処理終了時における窒素濃度(対乾物%), 根の呼吸速度(R: $\text{mgCO}_2 \cdot \text{gDW}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 25°C)ならびに根量(RW: $\text{mgDW} \cdot \text{stem}^{-1}$)。

処理	アキヒカリ				コシヒカリ				日 本 晴			
	窒素濃度		R	RW	窒素濃度		R	RW	窒素濃度		R	RW
	地上部	葉身			地上部	葉身			地上部	葉身		
対照	2.30	3.51	1.55	69	2.66	3.95	2.23	65	2.77	4.26	2.44	110
S-I	2.95	4.56	1.53	60	2.60	3.90	2.63	57	3.04	4.43	2.97	83
Y-I	3.23	4.69	2.92	90	3.53	4.86	3.01	43	3.65	5.18	—	66
対照	1.47	2.72	0.78	145	1.16	1.93	0.76	178	1.16	2.02	0.45	150
S-II	1.63	3.07	0.78	152	1.80	2.70	1.20	189	1.82	2.85	1.11	115
S-III	1.53	2.92	1.37	137	1.34	2.43	1.49	121	1.62	2.58	1.07	119
Y-II	1.55	3.06	1.25	124	1.32	2.32	0.93	177	1.80	2.15	0.99	155

第5表 処理終了時における個体の葉面積当たり総光合成速度(P_g), 暗呼吸速度($\bar{r}$), 純光合成速度(P_o)ならびに茎重/葉面積比(C/F)。

処理	アキヒカリ				コシヒカリ				日 本 晴			
	P_g	$\bar{r}$	P_o	C/F	P_g	$\bar{r}$	P_o	C/F	P_g	$\bar{r}$	P_o	C/F
対照	13.3	3.4	9.9	1.09	14.5	2.2	12.3	0.67	15.3	3.2	12.1	0.74
S-I	16.0	3.1	12.9	0.55	14.4	2.1	12.3	0.66	15.7	3.5	12.2	0.71
Y-I	16.2	5.0	11.2	0.58	16.6	4.1	12.5	0.62	17.2	5.6	11.6	0.57
対照	10.8	4.4	6.4	2.03	7.4	3.0	4.4	2.93	7.8	2.8	5.0	3.12
S-II	12.0	3.1	8.9	1.34	10.7	3.1	7.6	1.42	11.3	1.4	9.9	1.03
S-III	11.5	1.8	9.7	0.96	9.7	2.2	7.5	1.70	10.3	1.4	8.9	0.99
Y-II	12.0	3.0	9.0	1.79	9.2	3.3	5.9	2.07	8.5	1.6	6.9	1.55

注. P_g, P_o : $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 50 klx. $\bar{r}$: $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 25°C. C/F: $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$. P_g は第2図の式と第4表の葉身N%で算出。

率が高ければ $\bar{r}$ を引き上げるが、C/F が小となるとその効果を打ち消すのである。この関係を確認するために、葉身N含有率が2.6~3.1%の範囲にある個体を選び、C/F と $\bar{r}$ の関係を図示したのが第3図であって、両者は正比例の関係にあることがわかった。遮光処理により葉身N含有率が増加しても、それにより個体当たり葉面積が増大したときは、C/F 比の低下により葉面積当たり個体暗呼吸速度を引き下げる方向に作用する。逆に言えば、下葉が枯れ上がった稲は非光合成器官の暗呼吸量が相対的に増大して、乾物生産に不利な体制となる。なを、C/F 比が純同化率の重要な要素であることは、すでに Iwaki⁵⁾ によって他の植物で確かめられている。

さて、水稻に遮光処理をおこなった場合に光合成速度が増加あるいは低下するといった相反する現象

第6表 個体当たり総光合成速度(P)と個体当たり暗呼吸速度(DR)。

処理	アキヒカリ		コシヒカリ		日 本 晴	
	P	DR	P	DR	P	DR
対照	286.0	73.1	313.2	47.5	333.5	69.8
S-I	361.6	70.1	286.6	41.8	233.9	52.2
Y-I	196.0	60.5	159.4	39.4	149.6	48.7
対照	160.9	65.6	100.6	40.8	134.9	48.4
S-II	201.6	52.1	176.6	51.2	250.9	31.1
S-III	235.8	36.9	152.3	34.5	274.0	37.2
Y-II	222.0	55.5	161.0	57.8	221.9	41.8

注. P : $\text{mgCO}_2 \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 50 klx.

DR : $\text{mgCO}_2 \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 25°C.

第3図 葉身N含有率が2.6~3.1%の個体における C/F 比と葉面積当たり暗呼吸速度との関係。

は、葉身のN含有率あるいは葉面積当たりN含有量の増減に対応するものであることを明らかにしてきたが、つぎに検討を加えておかねばならぬのは光補償点の問題である。そこで、照度 50 klx におけるPg と 10 klx という低照度におけるPg との関係をみると、それは第4図のとおりであって、高照度において高いPgを示すものほど、低照度側でも高いPgが得られる。光補償点は、葉面積当たり暗呼吸速度(第5表)により、それぞれが異なるので、一定した値をとらないのであるが、第1図の光~光合成曲線よりみて、高照度側で高い純光合成速度であるものほど、光補償点は低いということが指摘できる。

3. 体内N濃度の決定機構と根の呼吸速度

遮光によって水稻の体内N濃度が上昇するという現象は多くの研究者によって認められている^{9~13,15)}。すでに第4表で示したとおり、本実験においても同様のことが知られた。この体内N%が上昇する機構は、第1表にかかげた乾物重とN含有量との関係で容易に説明がつく。つまり、遮光・山あげによって乾物重は全区平均で30.3%減少したのに対し、N含有量の減少は全区平均で3.7%にしかすぎない。なかには、遮光によりN含量が増加した区もある。この遮光の影響を受ける程度が乾物生産とN吸収において大きく異なり、前者をより強く抑制するために、体内N濃度が上昇したのである。

第4図 照度 50 klx における総光合成速度 (50 klx-Pg) と照度 10 klx における総光合成速度 (10 klx-Pg) との関係。

第5図 処理終了時における根の呼吸速度と処理期間内の乾物生産量当たりN吸収量 ($\Delta N/\Delta W$) との関係。

ここで問題としなくてはならぬのは体内N濃度の上昇程度である。稲体N濃度の決定機構を定量的に解明するために、つぎの考え方に従って論を進めた。すなわち、遮光開始時の乾物重とN含有量をそれぞれW, Nとすれば、遮光終了時のN濃度は $(N + \Delta N)/(W + \Delta W)$ (但し、遮光期間内の乾物重増加量 (ΔW) およびN増加量 (ΔN)) で決定される。そこで、 $\Delta N/\Delta W$ 比に関与する要因を検討した結果、第5図が得られた。ところで、同図の根の呼吸速度は、上位節根と下位節根との加重平均値であって、個体の根総量の平均呼吸速度を示しており、以下に述べる呼吸速度も同様である。

第5図で $\Delta N/\Delta W$ 比は処理終了時の根の呼吸速度 (R) と高い正の相関を持っており、同図の式は次のごとくなる。

$$\Delta N = \Delta W (12.485 R - 1.094) \dots\dots\dots (4)$$

ある期間内のN吸収量は、同期間における乾物生産量が多ければ、また、その期間内の根の呼吸速度が高ければ、それらに比例して多くなるというのが (4) 式の内容である。また、 ΔN が等しくともWの大きい個体よりもWが小さい個体の方が稲体N濃度がより多く増加することは言うまでもない。著者ら¹⁸⁾ は既述の方法で測定した根の呼吸速度が根の活力を包括的に表現するものとして取扱ってきた。そして、根の呼吸速度と吸水との関係を通じて水稻光合成の高温低下現象を解析した。本論文では根の呼吸速度が乾物増加量と共転してN吸収に関与する

局面をとらえることができた。すなわち、植物による無機養分吸収は、呼吸から提供されるエネルギーによって行われることは多くの実験によって明らかにされている。この養分吸収が継続的にかつ活発に進行するためには、地上部に送られて各器官内で蓄積あるいは機能的な物質に合成されなければならない。

(4) 式における ΔW の内容は稲体の生長と物質の蓄積であって、 ΔW が大であることは蛋白合成の規模が大であることを示している。したがって、土壌からのN供給が制限因子とならない限りは、根の呼吸速度が高く ΔW が大であるときにN吸収量は多くなると考えられる。

つぎに、稲体N濃度と根の呼吸速度との関連について解析をすすめたい。遮光が根の形態や呼吸に及ぼす影響をみた研究を概観すると、川田・鄭⁶⁾ は根の直径、根毛密度の減少、Tatsumi and Kono¹⁴⁾ は根重、呼吸、N吸収ともに低下を認めている。また、遮光によりN吸収は上位根で増大するが、中・下位根で減少すること¹⁵⁾ や、根の α -ナフチルアミン酸化力への影響は発生節位で異なる¹⁶⁾ ことなどが知られている。本実験では、第4表のとおり遮光、山あげ処理により根の呼吸速度はすべての処理区が対照区よりも高い。すでに、著者ら¹⁸⁾ は根の呼吸速度 (R) と葉身N% (NL) との間に高い正の相関のあることを報告しているが、この関係を第4表の数値で再確認すると、相関係数 $r = 0.879^{**}$ ($NL = 1.017 R + 1.646$) が得られた。この関係は葉身N含有率と根部N含有率との高い相関¹⁷⁾ を介在して成立するものであって、本実験では、地上部稲体N%と葉身N%との間に $r = 0.906^{**}$ 、また、前者と根部N%との間にも $r = 0.848^{**}$ という高い相関係数が算出された。著者ら¹⁸⁾ は水稻根の呼吸速度は根のN% (Nr) と根の全糖含有率とが関与するという結果を得ている。そして、登熟中期においては根の全糖含有率は1茎当たりの光合成能力を示すところのN含有量/茎と高い正の相関関係のあることを指摘した。本実験では全糖含有率が分析されていない。そこで、茎重と葉面積との相対的關係を示すところのC/F比とNrとを説明変数として、根の呼吸速度 (R) を目的変数とする重回帰分析をおこなった。その結果 0.781^{**} という重相関係数がえられ、重回帰式はつぎのとおりであった。

$$R = 0.840(Nr) - 0.682(C/F) + 1.488 \dots\dots\dots (5)$$

なお、両説明変数間の相関係数は -0.450^{**} であ

第6図 処理期間内の根の平均N含有率と同期間内の根重の相対生長率 (RGR) との関係。

った。上の回帰分析を処理S-II, III, Y-IIに限っておこなうとC/Fのウェイトが高まって重相関係数は0.817**に高まる。ここで第5表にかかげたC/Fについていえば、この値の時期および区間の変動は稲体N%で説明することができ、両者の間の相関係数は $r = -0.812^{**}$ であった。つまり、体内N%の高いものほど茎重に対する葉面積を多く保持することができた。これらの諸結果を踏まえて、根の呼吸速度の高い稲の印象を具体化すれば、“茎部が徒長しないで葉色が濃く、下葉の枯れ上りの少ない”ということになる。

根のN含有率は、根の呼吸に関与するとともに、根の量的生長にも関与しているという事実も明らかとなった。すなわち、第6図は処理期間内の根の平均N%と処理期間内における根重の相対生長率との関係を示したものであって両者の間に高い正の相関関係があり、根のN%の高いものほど相対生長率は高い。ただし、第6図の処理はRGRの算出データを有するS-II, III, Y-IIであって、各品種の生育段階は穂ばらみ期から登熟初期までである。

4. 弱光条件に対する乾物生産能力の調節

本実験では水稻に50%程度の弱光条件を遮光によって与える処理と、平均気温で2.2°Cの低温、晴天日射量の25%減少という山間部水田で水稻を生育させる処理(山あげ)をおこない、それぞれ対照区と比較して形態とガス交換機能の両面から調節能力を明らかにしてきた。得られた緒結果を総合して乾物生産能力に関連づけてみると第7図の如くにまとめることができる。本項ではこの図の流れに従っ

第7図 分けつ期より登熟初期における水稻の弱光条件への調節機構。

注) +, -を付した数字は相関係数, □内の数字は重相関係数。——プラスに作用,マイナスに作用, I, II, IIIは第1表の処理(時期)に対応。

て、弱光条件に対する乾物生産能力の調節機能の獲得過程を明らかにしてみたい。

上述した2種の処理の稲体に及ぼす影響で、共通して認められるのは体内N濃度の上昇である(第4表)。これは弱光条件が乾物生産を強く抑制するのに対して、N吸収の抑制は軽度あるいは促進する(第1表)からであって、この体内N濃度上昇を基軸として形態的あるいは機能的調節が発動する。分けつ期における遮光(S-I)は茎数の減少を招き(第1表)、個体葉面積の著しい減少をもたらすが、比葉面積の増加によって幾分なりともその減少を補償する(第2表)。ところが、穂数への影響の少ない処理S-II, III, Y-IIでは、SLAの増大と葉身が長くなることにより個体葉面積は対照区よりもかえって大となる(第2表)。そして、葉身N%の高まりは光合成速度を高め(第2図)、個体葉面積の増大とあいまって個体光合成能力を向上させた(第6表)。

一方、体内N濃度の上昇は根部N%を引き上げる。それと葉面積増による茎重/葉面積比(C/F)の低下との2要因は根の呼吸速度を対照区よりも高

く維持する (5 式および第 4 表)。この根部呼吸速度の促進は、第 5 図に示したとおり $\Delta N/\Delta W$ 比を高めることにより、N 吸収量 (ΔN) の増加を促して、体内 N 濃度を高く保持することができた。

弱光下で生長した葉は厚さが薄くなり、光補償点が低下^{1,2,7)}することが一般にいられているが、本実験では SLA の増大による補償点の低下は明らかではなく、むしろ光合成速度の上昇によって光補償点が低下することを認めた (第 1 図, 第 4 図)。

ここで注目しなければならぬのは、遮光処理によって体内 N 濃度が上昇し、かつ葉面積が増加しても、多くの区において個体暗呼吸速度が対照区よりも増大しない点である (第 6 表)。この原因としてあげることのできるものは (3) 式の内容である。つまり、体内 N 濃度上昇の反映として葉身 N% が上昇するが、これは暗呼吸を増加させる方向に作用する ($r=0.568^{**}$)。しかし、葉面積の増加は C/F 値を低下させ、これが暗呼吸速度を低下させる方向に作用するのである。ちなみに (3) 式を標準化したとき葉身 N% (NL) の標準偏回帰係数は 1.399 であるのに対し、C/F の係数は 1.023 であって、葉身 N% の増加によりもたらされる呼吸増をかなり強く打ち消すのである。

穂数がほぼ決定された段階で、かつ葉面積の拡大が可能な場合における弱光条件のもとでは、水稻はその個体光合成能力を P_g と F の 2 要因でもって高める方向に調節能力が作用して、環境に順応することがわかった。しかも、それは暗呼吸量の増大をもたらさないので乾物生産能力を効率よく高める。この高められた能力は、弱光条件後に晴天に恵まれた場合に有効に発揮されるにちがいない。ただし、本実験の場合は 50% の遮光条件下で、個体光合成能力を対象として得られた結果である。同様の処理で遮光率が 50% 以上となると個葉光合成速度の低下と、下葉の枯れ上がりのために弱光への調節機構が発動しないことが認められている¹²⁾ので、常に遮光程度を念頭におくべきではあるが、水稻は軽度の弱光条件におかれたとき個体光合成能力を強化するという方向に調節機能を発揮すると結論できる。

最後に品種特性に触れておきたい。遮光処理 (S-II, III) で N 吸収が促進される日本晴は、群落条件では過繁茂となる懸念がある。また、分けつ期間の山あげ処理 (Y-I) により著しく N 吸収の低下をみる日本晴は、中山間部では穂数の確保が困難であって、この品種が平坦部むきとして扱われている

所以の一つであろう。当地で中山間部むき品種とされているアキヒカリは遮光あるいは山あげによって N 吸収量の低下が他品種よりも著しい (第 1 表)。この特性が、アキヒカリをして中山間部で安定した作柄を示す品種として位置づけていると考えられる。コシヒカリは、N 吸収の面からみるとアキヒカリに似た傾向を持つ。しかし、幼穂形成期から登熟初期における遮光処理 (S-II) により N 吸収が促進されている。これは、節間伸長を促して倒伏に至る危険性を示唆するものである。

引用文献

1. Björkman, O. and P. Holmgren 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant.* 16: 889—914.
2. ——— and ——— 1966. Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. *Physiol. Plant.* 19: 854—889.
3. Burnside, C.A. and R.H. Böhring 1957. The effect of prolonged shading on the light saturation curves of apparent photosynthesis in sun plants. *Plant Physiol.* 32: 61—63.
4. 長南信雄 1967. 禾穀類の葉における同化組織に関する研究. 第 4 報 遮光処理における水稻の葉肉の構造変化. *日作紀* 36: 297—301.
5. Iwaki, H. 1958. The influence of density on the dry matter production of *Fagopyrum esculentum*. *Jap. J. Bot.* 16: 210—226.
6. 川田信一郎・鄭 元一 1978. 水稻根の根毛形成などに対する剪葉, 遮光および養分の葉面散布の影響. *日作紀* 47: 312—317.
7. ルンデゴルド, H. 1925. 植物実験生態学 門司正三・山根銀五郎・宝明欣二共訳, 1964. 岩波書店, 東京. 40, 79—80.
8. 村田吉男 1961. 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究. *農技研報* D9: 1—169.
9. 大島正男・村山 登 1960. 水稻の窒素栄養に関する研究. [1] 窒素栄養を異にする水稻の生育各期における遮光の影響. *農技研報* B10: 1—36.
10. 太田保夫・山田 登・加美佐郷・田島克己・舟山兼三郎 1958. 水稻の登熟に関する研究. 第 2 報 登熟に対する遮光の影響. *日作紀* 27: 196—200.
11. 佐藤 庚 1970. 水稻葉の光合成におよぼす環境の影響. *日作紀* 39: 370—375.
12. 清水 強・津野幸人 1958. 主要作物の収量予測に関する研究. IV. 水稻の乾物生産と日射量との関係並びに弱光に対する適応機構について. *日作紀* 27: 168—170.
13. 菅原友太 1942. 水稻の生育並に含有成分に対する日射及水素イオン濃度の影響. *日作紀* 14: 171—181.
14. Tatsumi, J. and Y. Kono 1980. Effects of shading

- on respiration and ammonium uptake of rice roots. — comparison of activity in roots from different nodes—. Japan. Jour. Crop Sci. 49: 66—74.
15. ——— and ——— 1980. Nitrogen uptake and transport by the intact root system of rice plants. —comparison of the activity in roots from different nodes—. Japan. Jour. Crop Sci. 49: 349—358.
16. 巽 二郎・河野恭広 1983. 地上部の遮光が水稻根系の α -ナフチルアミン酸化力に及ぼす影響. 日作紀 52: 104—105.
17. 津野幸人・鳥生誠二 1987. 水稻根の呼吸阻害が光合成作用に及ぼす影響. 日作紀 56: 512—520.
18. ———・山口武視 1987. 水稻光合成の高温低下現象と根の呼吸速度との関係ならびに根の呼吸速度に関与する要因の解析. 日作紀 56: 536—546.
19. 内田直次・和田義春・村田吉男 1980. 作物の葉における光合成機能の発達と衰退に関する研究. 第3報 イネ葉の衰退過程に及ぼす光・温度の影響. 日作紀 49(別1): 127—128.
-