水稻の葉半における葉色と窒素濃度の葉位間変動の規則性

第2報 内・外葉半への窒素の転流の偏り*

三本 弘 乗・今井 清 之**・原田 京 子***

大門 弘 幸・大江 真 道

(大阪府立大学農学部)

1995年5月11日受理

要 旨: 水稻の各葉位の葉半の葉色(葉緑素計値)は、外葉半が内葉半よりも一般的に濃いことが明らかにされている。その要因として、第一に外葉半は葉幅が狭く、葉の容量が小さいことがあげられるが、葉幅と葉の厚さに差異のない品種においても外葉半の葉緑素計値が高いので、単なる葉の容量の差異だけに基づくものではないことを先に報告した。そこで第二の要因として吸収機能の差異が考えられるので、内・外葉半側に節根の量を調査し、外葉半側が内葉半側より節根が多く吸収能が優ることを明らかにした。さらに第三の要因として吸収した窒素(N)の転流・再転流にかかわる機構の差異が考えられるので、 ^{15}N を特定の節根に供与し、分けつ間ならびに葉半間における転流の差異について検討した。その結果、特定分けつの節根が吸収した ^{15}N は、その節根をもつ分けつにのみ集中的に転流することが判った。さらに、外葉半側の特定の節根に供与した ^{15}N は外葉半にのみ転流し、個々の節根は地上部の特定の部位と密接な関わりを持ち、転流における節根の役割分担はきわめて限定的であることを明らかにした。また、内または外の葉半の中央部の葉面に ^{15}N を供与し、供与した ^{15}N の葉半間における転流を調査した結果、同一葉半内での先端部や基部への転流は認めしたが、中肋を乗り越えて葉半間を転流することは極めて少ないことを確認した。以上のように外葉半側ではNの吸収能が優り、しかも吸収したNの葉半間における転流が少ないことから外葉半では葉緑素計値が高く保たれると推測した。

キーワード: 重窒素, 節根, 窒素含有率, 転流, 分配, 葉半, 葉緑素計値。

Regularity in Variation of Leaf Color and Nitrogen Distribution in Half-Leaf Blades by Leaf Position on the Stems of Rice Plants II. Uneven translocation of nitrogen between outside and inside half-leaves: Hironori MIMOTO, Kiyoyuki IMAI, Kyoko HARADA, Hiroyuki DAIMON and Masamichi OHE (*The College of Agriculture, University of Osaka Prefecture, Sakai 593, Japan*)

Abstract: We have reported in a previous paper that the outside half-leaf had a smaller volume and deeper leaf color than the inside half-leaf. The half-leaf color was not dependent only on the difference in leaf volume but also on the ability of nitrogen absorption. The difference in nitrogen absorption was considered as another factor involved. We, therefore, measured the volumes of nodal roots on both sides of a half-leaf and found that the nodal roots of an outside half-leaf had a larger volume and higher ability of absorption. Considering that the difference in translocation and retranslocation of absorbed nitrogen might be involved as a third factor, we investigated the difference in the distribution of ^{15}N fed to the roots on fixed tillers. It was found that absorbed ^{15}N was translocated only to the side of ^{15}N feeding tillers, and that each nodal root, being related to specific parts of tillers only, played an extremely limited role in distributing nitrogen. We further investigated the translocation of ^{15}N applied to the surface of an outside or inside half-leaf to find how ^{15}N was translocated through the midrib to an opposite half-leaf. It was found that ^{15}N transferred to the top and base of a half-leaf and did not transfer across the midrib. Consequently, it was assumed that an outside half-leaf maintains its deeper leaf color.

Key words: Chlorophyll meter value, Distribution, Half-leaf blade, Leaf blade width, ^{15}N , Nitrogen content, Nodal root, Translocation.

水稻の各葉身の葉緑素計値は内・外葉半で異なり、外葉半が一般的に高く、各葉位の葉半について葉を表面からみると葉緑素計値の高い葉半(または低い葉半)は、葉位に対応して左右交互に規則的に着生

していることを前報¹³⁾で明らかにした。葉緑素計値はN濃度と高い正の相関がある^{11,16,17)}ことから、内・外葉半の葉緑素計値の違いは葉半のN含有率の差異に基づくと考えられるが、内・外葉半のN含有率の差異がどのような機構によってもたらされているかについては明らかにされていない。

内・外葉半におけるN含有率に差異が生ずる要因として、第一にはシンクである葉半の容量(長さ×

* 一部は、第191回(1991年4月)、第196回(1993年10月)講演会において発表。

** 現在: 滋賀県湖東地域農業改良普及センター。

*** 現在: 木徳株式会社。

幅×厚さ)が、第二にはソースとして関わる節根のN吸収機能が、第三には吸収されたNの転流・再転流に関わる機構の差異が考えられる。第一の要因の葉半の容量について、著者ら^{12,13)}は、葉緑素計値の高い外葉半と低い内葉半で、葉の長さとは必ずしも有意な差は無いが、一般に外葉半は葉幅が狭く容量が小さいことを明らかにし、このことが葉緑素計値に差異をもたらす一要因になっている可能性を推測した。しかし、葉半の幅が同じで容量に差異が無いにもかかわらず、内・外葉半間で葉緑素計値に有意な差が認められる品種も存在し、内・外葉半における葉緑素計値の差異は、単なる葉の容量の差異に基づくものではないことも明らかにした¹³⁾。そこで、本研究では、第二の要因としてNの吸収に関与すると考えられる内・外葉半側の根量の差異および第三の要因として吸収されたNの内・外葉半への転流の差異に関わる機構について、¹⁵Nを特定節根または葉半の特定部位に供与して検討した。供試品種は、わが国の主要品種であり、内・外葉半の葉色と葉幅において一般的特徴を備えている日本晴を主に用いたが、特定分げつの節根への施肥実験(実験2の1)では、分げつ数が比較的少なく、分げつ次位の特長が容易な、熟期が日本晴に近い黄金錦を用いた。

材料と方法

実験1. 内・外葉半側における根量の差異

水稻品種日本晴を用いて、1993年4月24日に22.5(L)×6(H)×15(W)cmの多孔のプラスチック製容器に砂利を詰め、表面に砂を敷き、播種間隔を7.5×4.5cmとして1粒ずつ播種した。32°Cの育苗器で2日間催芽させて出芽を揃えた後、天井面をビニルで被覆した網室内プールで水耕栽培した。水耕液は木村氏B液²⁾を用い、2日ごとにpHを4.5~5.5に調整して7日に1回液を更新した。密植状態で栽培して分げつの発生を抑制したが、発生する分げつは適宜切除した。葉齢6.4と8.2の時点で節根を傷めないように水中で砂利と砂を取り除いて個体ごとに抜き取り、中肋を結ぶ面で主茎の節根を内葉半側と外葉半側(第1図)に分け、それらを識別できるように着色糸で区別して結び、調査時点ごとに10個体の内・外葉半側別の節根の数と長さを調査した。調査は無反復とした。

実験2. 吸収Nの内・外葉半への転流

(1) 特定分げつの節根に供与した¹⁵Nの転流

水稻品種黄金錦を用いて1990年5月9日に実験1と同一方法で播種して水耕栽培し、葉齢6.5の時点で節根を傷めないように水中で砂利と砂を取り除いて均一な苗を選んだ。厚さ2mmのプラスチック板を用いて中央で二分するように仕切った1/5000aのワグネルポットに水田土壌を詰め、1ポット当たり1株1個体とし2株移植した。移植の際に、仕切った一方の側に2株の偶数分げつ側の分げつとその節根が、他方の側に奇数分げつ側の分げつとその節根がそれぞれ分かれて発生して伸長するように植えた。仕切り用の板はあらかじめ2株の移植部分を幅7mm、深さ56mmの切り込みをつけており、その部位で補助板を添えて主茎を保持した。仕切り板は偶数分げつと奇数分げつの節根の混入が無いように接着剤でポットに取り付けた。この方法によって分げつの節根は一次分げつの奇数分げつと側と偶数分げつ側に区分されて発根し伸長した。その際、ごく一部の節根で主茎を保持した幅7mmの間隙から仕切り板を越えて他の側に移ったものを認めたが、実験目的上の大きな支障とはならなかった。基肥としてポット当たりNを0.1g、P₂O₅とK₂Oを0.6g与え、追肥として幼穂形成期にポット当たりNで0.4gを、¹⁵N標識硫安(10.3atom%)の溶液を用いて奇数分げつ側の8cmの深さ(土壌の中層)のそれぞれの株元に2等分して注射器で注入した。注入後48時間目に株を抜き取り、3号分げつ(T3と略称)と4号分げつ(T4と略称)を採取して流水で洗い、それぞれの分げつのn葉(最上位展開葉)、n-1葉、n-2葉を採取し、中肋を除去して内葉半と外葉半に分けた。70°Cで48時間の通風乾燥後、各葉半の葉鞘と葉身を基部、中央、先端に3等分し、¹⁵Nアナライザー(JASCO-150)による発光分光分析法で¹⁵Nの含有率を分析した。実験は無反復で行い、分析値はそれぞれ3個体の平均で示した。得られた¹⁵Nの含有率は100atom% excessの¹⁵Nを供与したと見なし、換算して表した(以下総て同様に換算)。

(2) 特定葉半側の節根に供与した¹⁵Nの転流

水稻品種日本晴を用いて実験1と同じ条件で栽培し、播種後65日目の11葉の完全展開時に節根を傷めないように水中で砂利と砂を除いて個体ごとに抜き取り、8葉以上の葉を残して7葉以下の葉ならびに発生中の分げつをすべて切除した。8葉節の内葉半側から出ている節根(内側節根とし、同様に外葉半側の節根を外側節根と略称)のうち、葉縁と中肋

との中央近辺から発根して内側節根であることが明確な、根長の揃った節根を3本選んで着色糸で基部を縛り、内側節根の残りの根（その他節根と略称）は切除し、さらに外側節根の総てを別の着色糸で束ねた個体を準備した。それに対応させて同様のやり方で、外側節根を3本選んで縛り残りの外側節根（その他節根）を切除し、さらに内側節根のすべてを束ねた個体も準備した。

無N液で1日間培養後、 ^{14}N と ^{15}N (30.4 atom% 硫酸) の2種類の硫酸を用いた木村氏B液に準ずる水耕液(硝酸態Nは使用しなかったが、主要な成分の量は同一にした)の標準濃度液(N:23 ppm)に移して水耕栽培した。水耕栽培には59(L)×18(H)×18(W) cmのプラスチック製の容器を二つ並列してセットとして用いた。セットの片方に ^{14}N 液を他方に ^{15}N 液を入れ、内側節根を ^{15}N 液に、外側節根を ^{14}N 液に入れた区と、その逆にした区と、さらに内側節根と外側節根の両者を合わせた全根（この区は内・外節根とも無切除）を ^{15}N 液に入れた3処理区を設けた。その際、束ねた節根の毛細管現象による ^{15}N 液の ^{14}N 液への移行を避けるため、 ^{14}N 側の液面を ^{15}N 側の液面より約1 cm高くし、さらに節根の基部にワセリンを塗布した。節根の基部が液面より出ているため、その乾燥を防ぐように根部は密閉状態とした。水耕液は通気して酸素を与え、毎日pHを4.5~5.5に調整したが、調査の7日間において水耕液の更新は実施しなかった。2日ごとに抜き取り、流水で洗い、主茎の8~11葉(最上位展開葉)について葉の中肋を切除して内葉半と外葉半に分け、70°Cで48時間の通風乾燥後、実験2の(1)の方法で各区3個体について個体ごとに ^{15}N 含有率を分析した。実験は無反復で行った。

(3) 葉半の特定部位に供与した ^{15}N の転流

水稻品種日本晴を用いて実験1の方法で育苗し、葉齢6.5の時点の1993年5月27日に、1/5000 aワグネルポットに水田土壌を詰めて、1株1個体として1ポット当たり2株移植した。基肥として1ポット当たりN, P_2O_5 , K_2O をそれぞれ0.6 g施肥して栽培した。幼穂形成期に生育の揃った分げつを1株より3茎選び、その分げつの最上位完全展開葉より2枚下の葉について、外葉半または内葉半の先端より1/2の部位に ^{15}N (10.5 atom%標識尿素の1%溶液)を葉面に供与した。供与の方法は、絆創膏(カットパンの小、ガーゼ面:8×15 mm)を葉縁部で葉身の表裏を包むように折り曲げて貼り、ガーゼ部に

尿素液を50 μl 注入する方法によった。供与後1, 3, 5, 7, 14日目に供与した葉身を採取し、絆創膏を除去して流水で洗い、中肋を切除して外葉半、内葉半に分離した。さらにそれぞれを先端部、中央部(^{15}N 液処理部)ならびに基部の6種類に分け70°Cの通風乾燥器で乾燥した後、実験2の(1)の方法で各区3茎について茎ごとに ^{15}N 含有率を分析した。実験は無反復で行った。

結 果

1. 内・外葉半側における根量

水稻の主茎ならびに分げつの各葉身は、中肋を境に葉幅の狭い外葉半と葉幅の広い内葉半に区別することができる。各葉はそれぞれ1/2の開度で出葉しているの、葉を表面からみれば外葉半または内葉半は葉位ごとに左右交互に着生し、各葉の中肋を結ぶ面で左右に分けると、一方の側が総て外葉半または内葉半となる¹³⁾。同様に各節根についても外側節根と内側節根に分けることができる(第1図)。

密植によって分げつの発生を抑制し、さらに、出てきた分げつを切除した条件下における主茎の外側節根と内側節根を調査した。その結果、第1表に示すとおり外葉半側では、葉齢6.4において節根数と

Fig. 1. A schematic expression of the depth of half-leaf color and the rooting on outside and inside parts¹²⁾ of node.

Table 1. Number of roots, average root length and total root length per plant on inside and outside nodes.

Half-leaf	Plant age in leaf number					
	6.4			8.2		
	Root number	Av. root length (cm)	Total root length (cm)	Root number	Av. root length (cm)	Total root length (cm)
Outside	22.2	10.7	235.3	23.3	14.0	329.0
Inside	16.5**	11.2 ^{ns}	184.2*	20.9 ^{ns}	13.3 ^{ns}	278.7 ^{ns}

1) ^{ns}, *, **: Not significant, significant at 5% and 1% levels by Student's t-test, respectively.

2) Roots on inside and outside nodes are shown in Fig. 1.

総節根長が内葉半側より有意に優った。葉齢 8.2 の時点においても、統計的に有意ではないが外葉半側が節根数と総節根長が優る傾向が認められた。外葉半の葉緑素計値は一般的に高く、内葉半は低い¹³⁾、内・外葉半における葉緑素計値の差異は、根量の違いに基づく N の吸収機能の差異に大きく影響されていると推測した。

2. 吸収 N の内・外葉半への転流

(1) 特定分げつの節根に供与した ¹⁵N の転流

一次分げつの奇数分げつ側と偶数分げつ側のそれぞれの節根を区分して栽培し、奇数分げつ側の土壌の中層に ¹⁵N を供与して 1 個体内の分げつ間における ¹⁵N の転流の差異について調査した。第 2 図に示すとおり供与した ¹⁵N は供与後 48 時間目において、供与側の T3 に集中的に分配されて高い値を示し、T4 ではいずれの葉位においても著しく低い値となった。つまり、それぞれの分げつの節根が吸収した ¹⁵N は、吸収直後の一次分配過程では、まず ¹⁵N が供与された節根をもつ分げつに直接転流し、他の分げつへの直接的な転流は極めて少ないことが確認された。葉位間の比較では必ずしも一定の傾向は認められなかった。葉鞘と葉身の比較では葉鞘の方が高い傾向となった。葉半間における差異をみると、最上位展開葉の n 葉, n-1 葉ならびに n-2 葉の葉身、葉鞘において、それぞれ葉色の濃い外葉半の各部位で ¹⁵N の含有率が高い傾向が認められ、同一葉内の内・外葉半においても転流に偏りのあることが明らかになった。

(2) 特定葉半側の節根に供与した ¹⁵N の転流

主茎内における内・外葉半側別の節根と、主茎の葉位別の内・外葉半への N の転流との関係を知るために、あらかじめ分げつを除去した主茎について各葉身の中肋を結ぶ面で節根を左右に分け (第 1 図)、外側節根、内側節根または両側の節根に ¹⁵N を供与して ¹⁵N の転流経過を調査した。その結果、第 3 図

に示すとおり供与した側の各葉位の内葉半または外葉半で、¹⁵N の含有率が集中的に高くなり、供与しない側の各葉半では著しく低い値となった。両側の節根に同時に供与した場合には内・外の両葉半で ¹⁵N の高い含有率が認められたが、内・外葉半間で比較すると外葉半が高い傾向となった。このことにより、それぞれの節根は節根の発生位置によって、一茎内における内または外葉半への N の転流にかかわる役割が決まっていることが推測された。葉位別にみると供与後 7 日目の供与側において、¹⁵N 含有率は供与根の節に着生する 8 葉よりも、それより 2 葉上位の 10 葉でやや高い傾向が認められたが、9 葉と 11 葉においてもほぼ同程度に転流していることが判った (第 3 図)。

(3) 葉半の特定部位に供与した ¹⁵N の転流

葉には節根と連絡する大小の縦走維管束とともにそれらの各維管束を連絡する横走維管束がある。縦走維管束によって特定の葉半に転流した N は横走維管束によって中肋を乗り越えて他の葉半に再転流するかどうかについて明らかにするため、葉身の外葉半または内葉半の先端と基部との中央部位の葉面に ¹⁵N を供与して、葉身内における転流経過を検討した。第 4 図に示すとおり、内葉半側供与区、外葉半側供与区ともに葉面に供与後 7 日目までは供与部位である葉半の中央>先端>基部の順に ¹⁵N 含有率が高かった。7 日目以降は最も含有率の高かった供与部位の中央で含有率の低下する傾向がみられ、14 日目には著しく低下したが、これは供与部位から他の部位への転流によるものと考えられる。しかし、供与した葉半側から中肋を乗り越えて他の葉半側に直接的に転流する傾向は認められなかった。

考 察

1. 内・外葉半側における根量

節根における N の吸収能は、エイジが同じ節根に

Fig. 2. Differences of ^{15}N abundance in inside half-leaf and outside half-leaf by ^{15}N feeding to the roots of primary odd-number node tiller (T3) side at 48 hr after the treatment.

□: Inside half-leaf, ■: Outside half-leaf. T3: Primary 3rd node tiller, T4: Primary 4th node tiller. (n) th leaf was defined as uppermost fully expanded leaf at the treatment. Leaf parts: 1; Base, 2; Center, 3; Top (in leaf sheath), 4; Base, 5; Center, 6; Top (in leaf blade). Vertical lines indicate standard error and are shown in one direction only for clarity. All data gained by using ^{15}N tracer technique of this experiment were translated into the numbers assuming that 100 atom% excess ^{15}N was administered.

については総根長によって決まるとみられる。主茎において、葉色の濃い外葉半側から発生している外側節根の根数と総根長は、葉色の淡い内葉半側から発生している内側節根の根数と総根長よりも明らかに優る傾向がみられた。栄養生長期に節間伸長の認められないわが国の品種では、節位ごとに発生した根量の把握は困難であるが、浮き稲品種を用いた節位別の根量を調査した結果、各節の外葉半側で発根が早く、発生根数が多く、総根長も長い傾向であることを著者ら¹²⁾は確認している。

これまで各節根の生育量が内葉半側と外葉半側で差異があるとする報告はない。著者らは根箱等による根系の調査において、主茎を軸とした左右で節根の生育が非対称的であることをしばしば確認しているが、この左右非対称的な節根の生育量は、内・外葉半側における根量の差異が要因であったのかも知れない。

各茎の内・外葉半側の根量に差異があれば、Nの吸収量に差異をもたらすと推測される。仮に、特定

根から吸収されたNは特定の分けつの葉半に偏って転流すると仮定すると、各葉半の根量差に基づいて内・外葉半におけるN濃度に差異が生じ、根量の多い外葉半でN濃度が高くなる可能性が考えられる。さらに、葉半間におけるNの濃度差の維持には葉半間におけるNの転流の有無が影響することも考えられる。そこで、次に ^{15}N を用いて吸収したNの転流機構について検討した。

2. 吸収Nの内・外葉半への転流

稲体におけるN含有率は、一般にその個体の根圏における施肥Nに大きく影響を受け、施肥むらがあると株間や株内の分けつ間においても葉色差がみられる。著者らは施肥側の分けつの葉色が一時的に濃くなることをしばしば確認している。供与したNの吸収や分配・再分配の機構については、 ^{15}N を用いた多くの報告^{9,10,15,18,19,21,22)}があり、吸収した ^{15}N は一次分配としては抽出中の葉と分けつおよび節根にまず分配されるが、時間が経過すると他の器官に再分配されて利用されることが明らかにされている。

る^{18,19,22)}。特定の分げつの節根に ^{15}N を供与した場合には、供与された節根をもつ分げつ、とくにその分げつから発生中の若い分げつに最も多く分配され、時間が経過した後主茎や他の分げつに再分配されることも明らかにされている¹⁰⁾。しかし、これまでに葉半間における転流については明らかにされておらず、葉色の差異に着目した検討はなされていない。

分げつ間における N 濃度および葉色の偏りについて明らかにするため、一次分げつの奇数の分げつ

側がもつ節根と偶数の分げつ側がもつ節根をそれぞれ区分して生育させ、奇数の分げつ側の節根に ^{15}N を供与して検討した。供与後 48 時間目には奇数側の T3 の葉鞘・葉身で供与した ^{15}N 含有率が著しく高く、供与しない偶数分げつ側の T4 の ^{15}N は低かった。従って、特定の分げつの節根に ^{15}N を供与すると、その節根によって吸収された ^{15}N は、供与直後の一次分配ではその節根を持つ特定の分げつに集中的に転流し、しかも、その分げつにおいては、各葉位とも葉緑素計値の高い外葉半側が内葉半側よ

Fig. 3. Changes in ^{15}N abundance in half-leaf blades by the differences of ^{15}N feeding parts of outside and inside nodal roots.

●: Outside half-leaf, ○: Inside half-leaf (see Fig. 1).

A: ^{15}N was fed to only outside nodal three roots on the 8th leaf node.

B: ^{15}N was fed to only inside nodal three roots on the 8th leaf node.

C: ^{15}N was fed to all nodal roots.

L8, L9, L10, L11: Leaf positions on the main stem.

ns, *, **: Not significant, significant at 5% and 1% levels by Student's t-test, respectively.

Fig. 4. Changes in ^{15}N abundance in inside and outside half-leaf by ^{15}N feeding on one side of half-leaf.

A: ^{15}N labelled urea was fed to the center of outside half-leaf blade of (n-1)th leaf.

B: ^{15}N labelled urea was fed to the center of inside half-leaf blade of (n-1)th leaf.

(n)th leaf was defined as uppermost fully expanded leaf at the treatment.

▲: Top, ●: Center, ■: Base (in outside half-leaf blade).

△: Top, ○: Center, □: Base (in inside half-leaf blade).

り、供与した ^{15}N が偏って多く転流していることが明らかにされた。なお、葉身に取り込まれた ^{15}N の再転流開始時期は 96~120 時間後であるとする報告¹⁾がある。本実験において認められた供与していない偶数分げつ側の T4 における供与後 48 時間目の ^{15}N は、T3 に転流した後の再転流によるものか、あるいは、T4 分げつ側の一部の節根が、分割した仕切り板を乗り越えて供与側に入った（一部の個体で確認）ためによるものかについては明らかでない。

稲体内における吸収養分の転流経路や各器官への分配については ^{15}N の他に、 ^{32}P ⁵⁾、 ^{65}Zn ¹⁴⁾ 等を用いたトレーサー法による追跡的な調査がある。また Ba ⁸⁾ や色素^{4,7,12,20)} を用いた通導実験による追跡調査や、解剖学的な調査^{3,4,5,6,8,20)} による維管束の連絡系の解明もなされている。藤井⁴⁾、猪野坂⁵⁾ は葉鞘の縦走維管束と個々の節根とは直接的なつながりはないが、各節根は節の辺周部維管束環から分岐したそれぞれの維管束と直接つながっており、辺周部維管束環は横に走る節網維管束によって連絡し、さらに葉鞘の縦走維管束は 2 節下の節で辺周部維管束環に

合流しているので、間接的には各々の節根は葉鞘維管束と連絡していることになると報告している。また、藤井⁴⁾ は各節の根数は、辺周部維管束数に対応してその維管束から一本出ており、葉鞘の維管束数と原則的に同数であり、密接な関係をもつことを指摘している。しかし、特定の節根から吸収された N の一葉内の各葉半への転流、ならびに葉半間における転流についての検討はこれまでになされていない。そこで、特定の節根を選定してその根に ^{15}N を供与し、その節根によって吸収された ^{15}N がどの葉位のどの葉半側に多く転流し、保持され、あるいは再転流されるかについて検討した。

その結果、内・外葉半のいずれの側の節根に ^{15}N を供与しても、各葉位とも ^{15}N を供与した節根の側の葉半に集中的に ^{15}N の存在が認められ、供与しない側では著しく低く、N の転流は、吸収根によって葉半が特定されていることが確認された。

維管束の連絡経路に基づくと、n 葉の大維管束は上位の n+2 葉、n+1 葉および下位の n-1 葉、n-2 葉と通導連絡が強く、とくに n+2 葉と n-2 葉と

の連絡が緊密で^{5,6)}, n 葉節の節根から吸収された養分は, その節根と連絡の密接な縦走維管束によりそれより 2 葉上位の $n+2$ 葉へ転流し, さらに $n+4$ 葉へと転流しやすい⁵⁾とされている。本実験においては第 3 図に示すとおり, n 葉 (8 葉) 節根に供与した ^{15}N は, 供与後 7 日目において $n+2$ 葉 (10 葉) で他の葉位よりもやや高い傾向が認められた。しかし n 葉, $n+1$ 葉, $n+3$ 葉においても $n+2$ 葉と同等程度の転流が認められ, とくに $n+2$ 葉に集中的に転流している傾向は認められなかった。また, 節根の節位の判別が容易な浮き稲を用いて, 伸長節間の節の外あるいは内葉半側の節根を一本選び, サフラニン色素の溶液に浸して吸収後の葉における転流傾向をみた実験¹²⁾において, サフラニン色素の染色程度は, $n+2$ 葉が他の葉よりやや濃く染まり, 色素の転流量がやや多い傾向が認められたが, $n+1$ 葉および $n+3$ 葉も比較的良好に染色され, n 葉の染色程度はやや劣る傾向を確認している。養分の転流における節根と葉位との連絡系については, 節位別の節根が明らかな浮き稲を用いてトレーサー法等でさらに検討する必要がある。

山崎²⁰⁾は, 葉身における縦走維管束間の連絡が, 横走維管束によってつながれて色素の移行することを認めており, 組織学的な研究でもそのことが証明されている^{3,20)}。これらのことから, 特定の葉半に転流した N は, 葉身の横走維管束によって中肋を乗り越えて葉半間で直接授受 (再転流) されるものと考えられる。そこで, 葉身の片側の葉面に ^{15}N を供与して外葉半から内葉半へ, あるいはその逆の再転流の可能性を検討した。その結果, 15 日内外の期間において横走維管束により中肋を乗り越えて ^{15}N が葉半間を転流することは極めて少ないことが明らかになった。サフラニン色素の吸収実験¹²⁾において, 吸収色素はおよそ 4 時間後にはその節根側の葉半に多く取り込まれ, 特定の縦走維管束が強く染色され, 次いで横走維管束が染色されることを確認したが, 24 時間以内では中肋を乗り越えて他方の葉半側に移る傾向は確認されなかった。以上の結果から, 特定の節根から吸収された養分は, 吸収初期の段階では横走維管束による内・外葉半間の転流は極めて少ないと推定した。

内・外葉半における葉色の差異は比較的大きく, 品種によってはミノルタ葉緑素計 SPAD502 の葉緑素計値で 1.3~5.4 (N 含有率で 0.1~0.5% に相当) と, 無視できない大きな値であることを確認し, し

かもその差異は葉位により規則性をもつことを前報¹³⁾で報告した。内・外葉半における葉色の差異の要因として葉半の容量と, N の吸収に関わる根量, および吸収した N の転流・再転流の差異にもとづくものとして検討した結果, 外葉半は一般に葉幅が狭く葉の容量が小さく, しかも外葉半側の根量は内葉半側の根量よりも多く, このことが内・外葉半における葉色の差異に大きく関連しているものと推測した。さらに吸収された N は吸収根と間接的に連絡する葉鞘・葉身の縦走維管束を通じて特定の葉半側に転流するが, 転流後横走維管束を通じて中肋を乗り越えて内・外葉半間で再転流されることはほとんど無いことを明らかにした。これらの要因によって内・外葉半間に N 含有率の差異が生じ, その結果, 葉緑素計値に違いがもたらされるものと推定した。

本実験は, わが国の一般的な品種を用いて, 内・外葉半における葉色の差異が, N 含有率の偏りによってもたらされたものと考え, その偏りの要因を検討し, 基本的には葉半の容量と根量の差異に基づいているものと推測した。しかし前報¹³⁾で, 内・外葉半の容量に差異の無い品種 (New Bonnet) であっても, 差異のある品種と同等以上の葉緑素計値の違いを認めたので, N 含有率に対する葉半の容量と根量の関与の程度は, 品種によって異なることも考えられる。したがって, New Bonnet も含めた各種の品種を用いて, 内・外葉半の N 含有率に対する葉半の容量と根量の関与について改めて明確にするとともに, 外葉半の葉色が高く保たれることの他の要因の有無についても, さらに検討する必要がある。

引用文献

1. 荒井邦夫・河野恭広 1980. 水稻の穂の発育に関する研究. 第 3 報 稔実初期に与えた重窒素 (^{15}N) 標識のアンモニア態窒素の転流と分布. 日作紀 49:175-183.
2. 馬場 起・高橋保夫 1957. 水耕法及び砂耕法. 戸刈義次ら編, 作物試験法. 農業技術協会, 東京. 157-185.
3. 長南信雄・川原治之助・松田智明 1974. イネ科作物の葉の維管束に関する組織形態学的研究. 第 1 報 水稻の葉身, 葉鞘および伸長節間における維管束の走向と組織. 日作紀 43:425-432.
4. 藤井義典 1964. 稲麦における根の生育の規則性に関する研究. 佐賀大農彙 12:1-117.
5. 猪ノ坂正之 1962. 稲の維管束の分化発達及び維管束による各器官の相互連絡と成育との関係についての研究. 宮大農研時報 7:15-89.
6. 川原治之助・太田敏郎・長南信雄 1968. 稲の形態形成に関する研究. 第 2 報 水稻地上部における維管束

- の分化と器官・組織の形成との関連について. 茨大農
学術報告 16: 7—41.
7. ———・長南信雄 1968. ———. 第5報
稈における維管束の成熟過程. 日作紀 37: 399—410.
 8. ———・———・松田智明 1974. ———
———. 第7報 伸長茎の節における維管束の走向と組
織. 日作紀 43: 389—401.
 9. Mae, T. and K. Ohira 1981. The remobilization of
nitrogen related to leaf growth and senescence in
rice plants (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Physiol.
22: 1067—1071.
 10. Mimoto, H., M. Hattori and H. Chujo 1990.
Translocation of nitrogen absorbed by the roots
of specific tiller in rice plant. Jpn. J. Crop Sci. 59:
369—376.
 11. 三本弘乗 1990. 水稻の葉色推移と窒素濃度. 近畿作
育研 35: 12—16.
 12. ———・田村 晶・大江真道 1995. 浮稲における
葉半の葉色と節根. 日作紀 64(別1): 158—159.
 13. ———・今井清之・大門弘幸・大江真道 1995. 水
稻の葉半における葉色と窒素濃度の葉位間変動の規
則性. 第1報 葉色の変動と葉の形態形成機構. 日作
紀 64: 726—733.
 14. 小畑 仁・北岸確三 1980. 水稻節における亜鉛の輸
送経路のオートラジオグラフィによる検討. 土肥誌
51: 297—301.
 15. 折谷隆志・葭田隆治 1984. 作物の窒素代謝に関する
研究. 第18報 水稻の葉面生長, 蛋白合成及び sink
形成における追肥窒素の利用に関する研究. 日作紀
53: 204—212.
 16. Peng, S., F.V. Garcia, R.C. Laza and K.C. Cass-
man 1993. Adjustment for specific leaf weight
improves chlorophyll meter's estimate of rice leaf
nitrogen concentration. Agron. J. 85: 987—990.
 17. Takebe, M. and T. Yoneyama 1989. Measure-
ment of leaf color scores and its implication to
nitrogen nutrition of rice plants. JARQ 23: 86—
93.
 18. Tatsumi, J. and Y. Kono 1980. Nitrogen uptake
and transport by the intact root system of rice
plants —Comparison of the activity in roots from
different nodes—. Jpn. J. Crop Sci. 49: 349—358.
 19. ——— and ——— 1981. Translocaton of
foliar-applied nitrogen to rice roots Jpn. J. Crop
Sci. 50: 302—310.
 20. 山崎耕宇 1961. 水稻の葉における維管束連絡につい
て. 日作紀 29: 400—403.
 21. Yoneyama, T. 1977. Nitrogen nutrition and
growth of the rice plant. I. Nitrogen circulation
and protein turnover in rice seedlings. Soil Sci.
Plant Nutr. 23: 237—245.
 22. ——— and C. Sano 1978. ———.
II. Considerations concerning the dynamics of
nitrogen in rice seedlings. Soil Sci. Plant Nutr.
24: 191—198.