

水田周縁部における水稻について

第2報 作物体の生理作用

木暮 秩, 井口 厚信, 中西 康彰

STUDIES ON THE BORDER EFFECT IN THE RICE PADDY FIELD

II. Physiological Status

Kiyoshi KOGURE, Atunobu INOKUTI and Yasuaki NAKANISHI

The peculiarity of the border plant mentioned previous paper was studied by analytical methods for several physiological characteristics.

1. The activity of photosynthesis and respiration were pursued by CO_2 gas-exchange determination of whole plant. Diurnal changes in CO_2 exchange were different among rows; photosynthetic rate of plant grown in the border row was superior to that of inner row within 2.5 to 3 hrs from sunrise, especially at the maximum tiller number stage and the ear formation stage, then declined similarly among rows, including the respiratory rate in the night.

2. As for the status of photosynthetic and respiratory capacity of border plant, the former was high till the heading-flowering stage, but the latter was continuously high compared to the inner plant.

3. The transpiration rate, which determined by measurement of the amount of water loss using pot trial, was remarkably high with the plant grown in the border row and became lower according to the order towards center of field throughout the whole season of growth.

4. The root activity which measured by means of the α -naphthylamine oxidation was high on the border plant during the early growing period and then lowered similarly among rows.

5. With regard to the chemical contents on the border plant compared to the inner plant, the nitrogen of leaf-blade slightly declined and the non-structural carbohydrate of leaf-sheath and culm remarkably increased at the heading-flowering stage, thenceforth occurred the drastically decreasing.

Judging from the results, it may be pointed out that the considerably high physiological activity seems to be obtained an adaptable ecological characteristics and this posterior peculiarity take part in the high-yielding ability of the border plant.

水田周縁部と内側部における水稻の生育に伴う生理作用を前報の試料について追究した。

光合成・呼吸作用は同化箱を用いた CO_2 濃度測定法によった。光合成速度は周縁部が日出約3時間は内側に優るなど直接的な曝光の効果が大きかったが、この頃には各列とも近似の最高値に達し、その後は日中低下現象がみられた。しかし日没後の呼吸速度の経時的変化には大差がなかった。これらの平均速度は光合成では幼穂形成期まではとくに周縁部に高くその後低下し、また列間の差も小さくなり、呼吸では概して周縁部で高く推移した。このため個体当たり光合成量は出穂開花期を境に周縁部では前半に、呼吸量は終始高く推移した。

土中に埋設したポットの減水量測定法による蒸散量の推移をみると周縁部が全生育期間を通じて大であった。 α -ナフチルアミン酸化量測定法による根の活力は周縁部が概して生育の前半に優りその後は近似したが、これが CO_2 交換・水分経済と関連深いことが推察された。

葉身内窒素濃度は周縁部が低く、生育に伴ってその傾向は大となったが、なお高い値で推移していた。一方、体内とくに葉鞘・稈内炭水化物濃度は周縁部が他に著しく優った後登熟に伴い内側のものと同様急速に低下した。

以上の諸点から周縁部の水稻はとくに収穫期までの諸生理作用が活発で栄養器官の発育と諸成分の一時的蓄積量を

大とし、さらにこれが子実へ移行して収量の成立に寄与する生態形質を獲得するものと解された。

緒 言

従来、栽培地における周縁部の作物が受ける影響として、中山⁽¹²⁾は通路等に接する面には周縁影響 (Boder Effect) が存在するが、生育の似た品種や似た耕種法で栽培した隣接地間では畦間競合 (Row Competition) がないことを示し、Austin⁽¹⁾は最近、前者を Edge Effect、後者を Neighbour Effect とも称している。ところで水田における周縁部と内側の水稻で生育・収量に差異^(2,3,8)のある原因として各種の生理作用が関与していることが若干報告^(4,5,10,14)されているが、その対策と関連した検討は必ずしも充分とはいえない⁽¹⁴⁾。

本実験の供用水田は隣接したそれとは段差があったので、極めて明確な周縁影響⁽¹²⁾をもったものであった。そこで前報の作物体につき諸生理作用、すなわち生育に伴う光合成・呼吸および蒸散作用と根の活力並びに体内炭水化物・窒素濃度の変動について追究して周縁効果を解析するとともにこれらの効果を内側列に発現させる技術の開発に供する基礎資料を得ようとしたものである。

材料および方法

供試材料は前報に述べたものを用いた。まず光合成・呼吸作用はアクリル樹脂製 (45×45×130 cm) の同化箱を周縁部 (第1列) および内側の2列につき、作物体の各2個体を覆い下の開放部分は土中に埋め込んだ。空気はコンプレッサーを使用して同化箱に送り込んだが、直接の温度調整は出来なかった。そこで測定日の天候および作物体の大きさと活動状況に合わせて流量を 1000~1800 l/時 (1時間4~7回の大気交換) に適宜変えることにより同化箱内温度の調整および CO₂ 濃度の恒常化に心がけた。同化箱の出入口の空気は日立一堀場製赤外線分析計 (ASSA-2型) に導いて CO₂ 濃度を測定し、同時に箱内の温度は横河電機製の熱電対記録計 (ER-6, ERB 12-30-23) を用い、さらに光合成有効日射量はイシカワ可視光線日射計 (S-140) を用いて測定した。なお光合成作用と関連して出穂前の8月24日には畦畔と畦間の水面上42および21 cm の位置における光合成有効域の波長別エネルギーを飯尾電機製スペクトロラジオメーター (SRW-465) を用いて測定した。

蒸散作用は作物体を植えた 1/5000a ワグナーポットを水田各列に、同型ポットを畦間部に同じ深さに埋設し、水田内のポットから直接的な水分蒸発を防ぐためビニール膜で覆った。しかしてこの両ポットの下部排水口は土中を走らせたシリコンチューブで接続した。畦畔部のポットにおける水位の減少量は8月上旬より1週間毎に測定し、その都度水を補給した。

一方、根の活力については採取・洗滌した根を直ちに常法⁽²⁰⁾によって α -ナフチルアミン液に浸し、0, 1, 3時間の酸化量を測定した。最後に体内成分の測定法について述べると、葉身における全窒素濃度は乾燥粉碎試料を真空乾燥器で一昼夜乾燥させた後、約3~4mgをとり柳本製元素分析計 (CHN coder) を用いた。葉と葉鞘・稈における炭水化物濃度は同試料 100mg を供試して、ワインマン変法により TNC (全非構造性炭水化物) を抽出し、硫酸加水分解後糖比色定量法により行なった。

結果および考察

光合成・呼吸作用は最高分げつ期、幼穂形成期、出穂開花期および登熟中期の4回行なった。第1図には幼穂形成期と出穂開花期における両作用速度の見かけの日変化を示した。前報で示したとおり本実験の水田周縁部は真北より16度東に振れた北面した位置にある。このため生育期間を通して朝の日当りは早く、また良かった。すなわち、日出時の太陽方位角は9月中までは常に真南より90度以上のため4回の測定日には日出時の陽光は周縁部の作物体に直達していた。日出後2.5~3時間経過する間に太陽高度は次第に大となり30度近くになって始めて作物体は周縁部と内側列いずれも同様に受光するようになった。このため光合成速度の日変化をみると、栄養器官が発達中の最高分げつ期と幼穂形成期においては日出後の3時間は周縁部 (第1列) の作物体における光合成速度が内側の第2, 第3列に比して3~2 CO₂ mg/dm²/hr 優り、その後の出穂開花期においても1mg, 登熟中期では0.4mg 周縁部が大であった。しかしながらこの3時間位で光合成速度は1日の殆んど最高値に達して、その後は日射量の日変化と関連しながらも、

いわゆる日中低下現象がいずれの測定時においても認められた⁽¹¹⁾。一方、日没時についてみると前述した水田周縁部の北面への振れによるためか、各列とも一斉に低下して日没と同時に呼吸作用が認められた。しかして夜間におけるその変動は小さく、また各列間における差も概して小さかった。

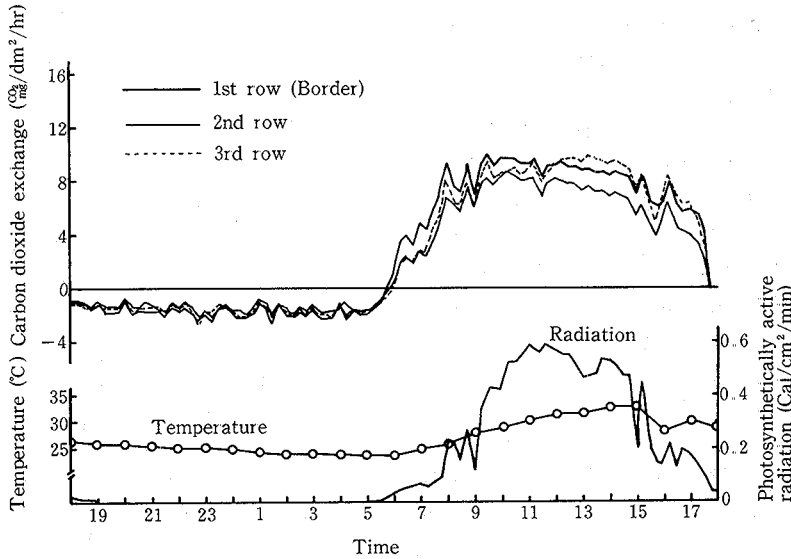


Fig. 1-1. Diurnal changes in carbon dioxide exchange of whole plant and environmental factors, ear formation stage.

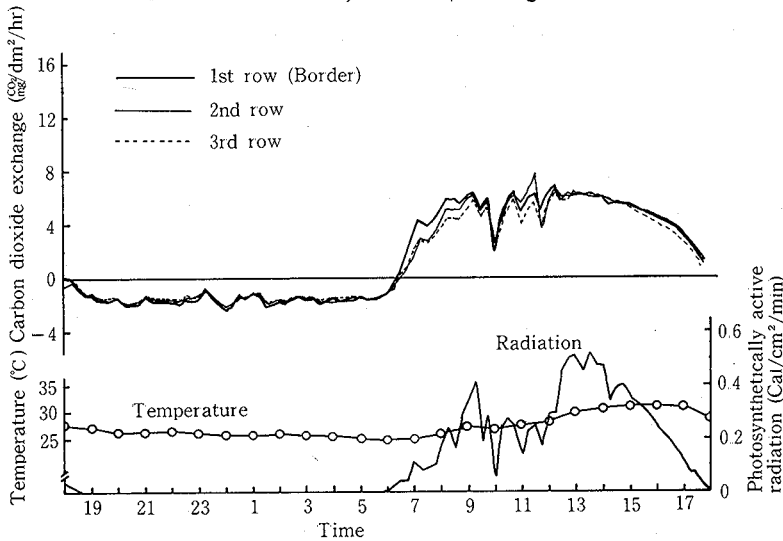


Fig. 1-2. Diurnal changes in carbon dioxide exchange of whole plant and environmental factors, heading-flowering stage.

本実験は東西畦で実施したため、畦間への陽光の直達入射光は太陽高度の上昇に伴って容易となったが、生育に伴う茎葉の繁茂によりその量は変動し、また下層への光の透入は困難になった。そこで各畦間への入射エネルギーを波長別に測定したが、出穂前8月24日(草丈 100cm, LAI 5~6)の南中時(太陽高度 65度)の状況を示すと第2図のとおりであった。光合成に有効な全エネルギー量としては明らかに裸地に比して畦間で著しく少なかった。しかして周縁部(第1列)の個体にとっては開放面(北側)と第2列との間(南側)に位置する葉では同一個体でありながら受光量は、とくに下位葉で顕著に異なっていた。ついでさらに内側の畦間ではいずれも近似していた。したがって、

周縁部 (第1列) の作物は内側の列と著しい差をもつとともに同一個体内での差も著しいことが明らかとなったが、それにも拘らず周縁部の個体が一樣に内側の個体と生育の様相が異なることは興味深い。なお、このようなエネルギーの低下の様相を波長別にみると短波長側におけるエネルギーの低下が著しく、葉層による利用・透過の状況に差異のあることを示している。

第3図には各期における光合成有効日射量 $0.03 \text{ Cal/cm}^2/\text{min}$ を界として分けた日中と夜間の平均光合成・呼吸速度を示した。まず日中の光合成速度は最高分けつ期と幼穂形成期には高くその後は低くなったが、列間の差は概して出穂前を界にして前期では周縁部が大で、後期に至るとその差は小さくなった。夜間の呼吸速度は日中の光合成速度を反映しながらも、とくに最高分けつ期に大でその後は低下し、その差は小さかったが、後期に至るまで周縁部が他列に優っていた。

一方、個体当たり1日の光合成・呼吸量を第4図でみると光合成量としては各列とも幼穂形成期にとくに周縁部 (第1列) で最も大で、その前後において、また周縁部 (第1列) に減少が著しかった。これに対して呼吸量は最高分けつ期に大でその後漸減したが、その程度は小さく、しかも周縁部 (第1列) では常に内側より大であった。したがって呼吸量/光合成量比を登熟中期についてみると周縁部 (第1列)、第2、3列はそれぞれ43、39、および36%となっていた。

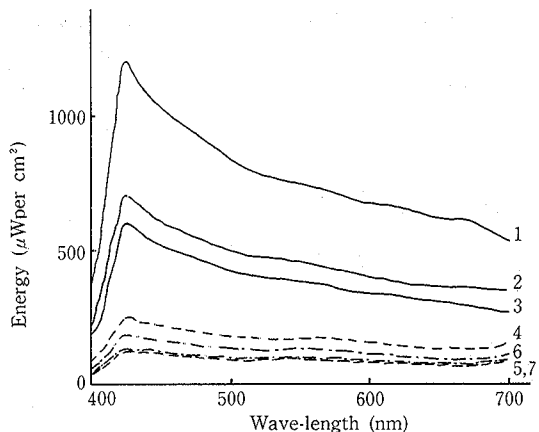


Fig. 2. Solar energy of every 10 nm within the range of photosynthetically active radiation at culmination on Aug. 24th.

- (—) Open space (1), border (1st) row near by unplanted alley at 42 cm (2), 21 cm (3) height.
- (---) Alley between 1st and 2nd row at 42 cm (4), 21 cm (5), height.
- (- · - · -) Alley between 2nd and 3rd row at 42 cm (6), 21 cm (7) height.

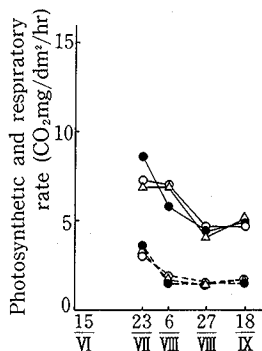


Fig. 3. Variations of photosynthetic (—) and respiratory (---) rate of plant grown in the border 1st (○), inner 2nd (△), and 3rd (●) row.

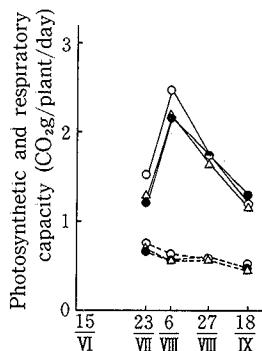


Fig. 4. Variations of photosynthetic (—) and respiratory (---) Capacity. Symbols are the same as those in Fig. 3.

以上の諸結果と関連して松島ら⁽⁷⁾の報告をみると、朝夕の日射量は水稻の光合成に直接関係をもち、影響が大きいことを認めている。宮坂ら⁽⁹⁾は同じく水稻の南中時から等距離2点間の放射エネルギーには差があり、水田面から発散する水蒸気の影響もあって午前が午後に優ることを報じている。したがって本実験の周縁部では日出直後3時間における光合成面の結果が、とくに生育の早い時期に有利に働いたものと思される。一方、宇田川ら^(17,18)は水稻の上半分の葉群が個体群光合成へ寄与する程度は太陽高度が低い時は80~90%で、南中時には60~70%になること、

しかし水平葉の多くなる糊熟期では上層葉のこのような寄与は太陽高度に関係しなくなることを報じている。この点を本実験の結果と対応させると、生育の後期、とくに登熟期には日出時の方位角の変化とも相まって各列が近似し易くなったものと推察される。

第5図は分けつ終期以降の蒸散量を示している。ポット当たり、すなわち個体当たりの推移をみると、前報に示した気象要因とくに風との関連も考えられるが、分けつ終期から幼穂形成期に大で、その後は急減し、また列間では周縁部(第1列)が高かった。そこで第6図に単位葉面積当たり蒸散量として計算すると、出穂開花期を界として前期では第1列と第2列が稍近似して大で第3列と第4列に優っていた。これに対し後期に至ると周縁部から内側に進むに伴って漸減していた。石原ら⁽⁴⁾は水稻の葉の気孔開度の日変化を調べ、蒸散の盛んな晴天の午前には周辺部より内部区において気孔開度が大きく、午後になって気孔の閉じる程度が小さいが環境条件が変ると対応し難くなり、これは地下部のあり方と関連深いこと、宮坂ら⁽¹⁰⁾も同様周縁部の根が強いことを認めている点との関連が考えられる。

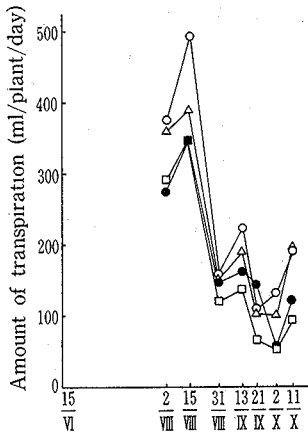


Fig. 5. Variations of amount of transpiration of plant grown in the border 1st (○), inner 2nd (△), 3rd (●), and 4th (□) row.

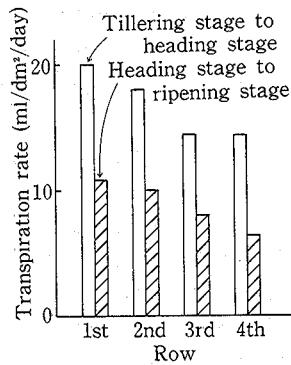


Fig. 6. Variations of transpiration rate.

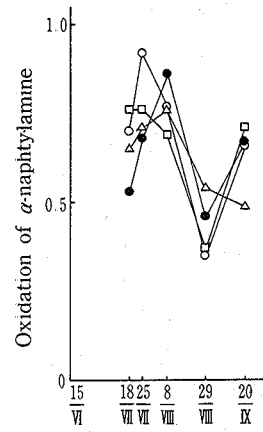


Fig. 7. Variations of root activity. Symbols are the same as those in Fig. 5.

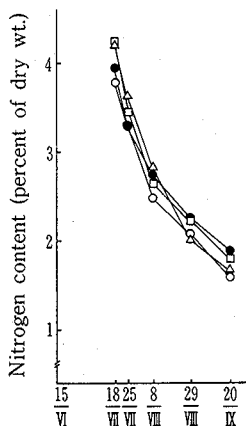


Fig. 8. Variations of nitrogen content in the leaf-blade. Symbols are the same as those in Fig. 5.

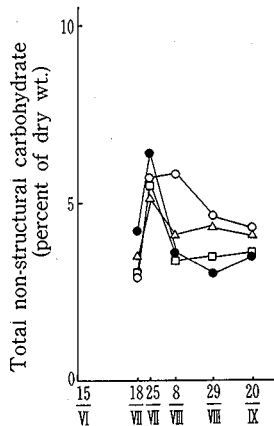


Fig. 9. Variations of carbohydrate content in leaf-blade. Symbols are the same as those in Fig. 5.

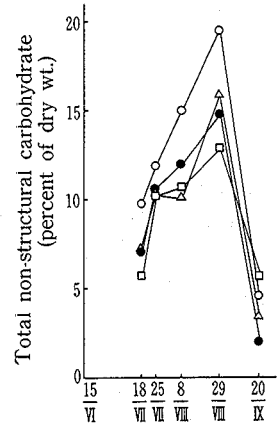


Fig. 10. Variations of carbohydrate content in leaf-sheath plus culm. Symbols are the same as those in Fig. 5.

そこで本実験における根についてその発達は周縁部が明らかに内側の各列に優ることを認めたので、これらが上述した作物体の諸生理作用を支える根の活力について調べた。第7図のとおり幼穂形成期頃には高かったがその後は低下し、登熟期に再び大となっていた。これを列間の差でみると、周縁部(第1列)は内側に比して当初は高いがその後は概して近似していたといえる。水稻根における α -ナフチルアミン酸化力については山田ら⁽¹⁹⁾がその大小が呼吸と平行することから根の診断法として提案され、呼吸を阻害することによって窒素、りん酸等の吸収が低下することを認めた。また太田ら⁽¹³⁾は登熟期の上位根の活力と葉の枯れ上りとが関連深いことを報じている。これらの結果は根における peroxidase 活性と呼吸および塩類吸収との関連から根組織の老化と対応していることを示している。したがって本実験の結果は登熟期においても周縁部と内側が根の活力としては近似していた反面、蒸散量は第5、6図のとおり周縁部が大であることからみると、相対的に吸水量が減少し易い傾向にあると思われる。しかしこの点と関連して川田ら⁽⁵⁾は周縁部と内部の水稻下位節間の導管側壁に水分生理に主導的役割を果たすと思われる異なる形態を認めているので更に検討が必要であろう。

最後に作物体内の体内成分についてみると第8~10図のとおりであった。まず葉身内窒素濃度では生育に伴って急速に低下し、また概して周縁部が低く推移して登熟期ではその差が稍大となったが、なお1.5%を保持していた。なお全体をこみにした葉身窒素濃度と光合成速度との相関は $r=0.8725$ と有意であった。一方、非構造性炭水化物を葉身についてみると、幼穂形成期以降に周縁部(第1列)が他の内側に比し顕著に高く推移した後低下して他と近似した。これを葉鞘・稈についてみると、出穂開花期まで急速に蓄積がみられたが周縁部では著しく、その後登熟に伴っていずれも顕著に低下した。

水稻の生育に伴う体内成分の消長については数多くの報告がみられるが、玖村ら⁽⁶⁾は体内窒素は炭水化物代謝を拡大再生産に導く鍵を握っていて、幼穂形成期以降に栄養器官への澱粉集積には窒素供給の制限が必要であることを認めている。また曾我ら⁽¹⁵⁾、田中ら⁽¹⁶⁾は体内へ蓄積した炭水化物の消長は登熟と密な関係があって、これらが粒へ継続して移行する必要があるので、登熟期に不良環境となった場合に緩衝的役割を果たしていることを報じている。一方、水田の周縁部は内部に比してこの炭水化物の蓄積量が優り⁽¹⁴⁾、同時に稈の挫折抵抗も大きくなり、根の強度とも関連する⁽¹⁰⁾とされている。したがって本実験において出穂開花期に炭水化物の顕著な蓄積と、その後の移行がとくに周縁部にみられて子実生産と深く関連したことが明らかとなった。

以上の諸点から、周縁部は内側に比して概して CO_2 同化に関連する環境条件に恵まれるが、本実験についてみると北面しているとはいえ、午前陽光を直接受け、また散乱光にも常に恵まれていた。このため生育当初は栄養器官の健全な発育と物質生産に大きく寄与して、これが体内炭水化物を主とする成分の一時的な蓄積性を高めた。一方、出穂後は周縁部が光合成では若干低下し、蒸散についても活動葉と根のあり方との平衡関係も崩れる様相がみられた。しかし作物体の呼吸作用が大となることと相まって一時蓄積されていた成分の穂への移行を活発にして、子実収量とくに登熟歩合を高めるのに寄与したと解される。したがって、周縁部は蓄積成分依存型の生態形質を後形的に獲得するものと考えられたので、今後はこの特異な機構を内側の作物体に発現させる技術の開発を追究したく考えている。

引用文献

- (1) AUSTIN, R. B. and BLACKWELL, R. D.: Edge and neighbour effects in cereal yield trials, *J. agric. Sci.*, **94** (3), 731-734 (1980).
- (2) GOMEZ, K. A. and DE DATTA, S. K.: Border effects in rice experimental plots I. Unplanted borders, *Expl. Agric.*, **7** (1), 87-92 (1971).
- (3) GOMEZ, K. A.: Border effects in rice experimental plots II. Varietal competition, *Expl. Agric.*, **8** (4), 295-298 (1972).
- (4) 石原 邦, 佐合隆一, 小倉忠治: 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係 第6報 水田の最周辺と内部に生育した水稻の気孔開度の日変化の比較, *日作紀*, **47** (4), 515-528 (1978).
- (5) 川田信一郎, 鎌田悦男, 山崎耕宇: 水田の最周辺ならびにそれ以外の部分に生育した水稻の茎葉部における後生導管部について—千葉市大草町において採集した水稻を中心に—, *日作紀*, **31** (2), 195-200 (1962).
- (6) 玖村敦彦: 水稻に於ける炭水化物の生産及び行動に関する研究 第4報 日長効果を利用した発育の解析, *日作紀*, **25** (2), 122-123 (1956).
- (7) 松島省三, 山口俊二, 岡部 俊: 水稻収量予察の作物学的研究(予報) XII, XIII, XV 戸外の全植物体を対象とした水稻の炭素同化作用, *日作紀*, **23** (3), 192-197 (1955).
- (8) van der MEULEN, J. G. J.: Over den Invloed van Randplanten op de Ophrengst van Sawahpadi in kleine Proefvakken, *Landbouw*.

- VII, 1931/32. pp. 85-106. (農及園, 7 (3), 510-511 (1932) より引用).
- (9) 宮坂 昭, 棟方 研, 秋田重誠, 村田吉男: 連続測定による水稻個体群の光合成・呼吸に関する研究 第3報 水稻個体群の光合成の日変化に関する研究, 日作紀, 38 (別2), 41-42 (1969).
- (10) MIYASAKA, A.: Studies on the strength of rice root II. On the relationship between root strength and lodging, *Proceed. Crop Sci. Soc. Japan*, 39 (1), 7-14 (1970).
- (11) 村田吉男: 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究, 農技報, D (9), 1-169 (1961).
- (12) 中山林三郎: 圃場試験の周縁影響及び畦間競合, 農及園, 28 (4), 479-482 (1953).
- (13) 太田保夫, 李 鐘薫: 水稻の地上部の形質におよぼす根の役割に関する研究 第1報 草型の異なる品種の地上部諸形質と根の形質との関係, 日作紀, 39 (4), 487-495 (1970).
- (14) 佐藤 庚, 高橋 清: 水田における周縁効果の一解析, 日作紀, 52 (2), 168-176 (1983).
- (15) 曾我義雄, 野崎倫夫: 水稻における蓄積炭水化物の消長と登熟との関係, 日作紀, 26 (2), 105-108 (1957).
- (16) 田中孝幸, 松島省三: 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究 第64報 登熟機構に関する研究11 早期発育停止型の発生経過とその予察法, 日作紀, 32 (1), 35-38 (1963).
- (17) 宇田川武俊, 伊藤綾子, 内嶋善兵衛: 作物群落の計量植物学的研究 第3報 水稻群落内の光環境, 日作紀, 43 (2), 180-195 (1974).
- (18) 宇田川武俊, 伊藤綾子, 内嶋善兵衛: 作物群落の計量植物学的研究 第4報 水稻群落の光合成の構成について, 日作紀, 43 (3), 196-206 (1974).
- (19) YAMADA, N. and OTA, Y.: Study on the respiration of crop plants (8) Effect of hydrogen-sulfide and lower fatty acids on the respiration of root in rice plant, *Proceed. Crop Sci. Soc. Japan*, 27 (2), 155-160 (1958).
- (20) 吉田武彦: 根の活力測定法, 土肥誌, 37 (特集), 63-68 (1966).

(1984年5月31日 受理)