

水田周縁部における水稻について

第4報 根圏域を制限した場合の作物体の生理作用

木 暮 秩, 井 口 厚 信

STUDIES ON THE BORDER EFFECT IN THE RICE PADDY FIELD

IV Physiological Status of Plant on the Restricted Rhizosphere

Kiyoshi KOGURE and Atunobu INOKUJI

The peculiarity of the border plant grown under the severely (S) and mildly (D) restricted rhizosphere was studied by analytical methods for some physiological characteristics.

1. The activity of photosynthesis and respiration were pursued by CO₂ gas-exchange determination of whole plant. Although the border effect directly exposing of sunlight for the photosynthetic rate appeared relatively late and appreciably extent, such a effect was not recognized for the respiratory rate. The photosynthetic capacity of border plant, which was superior to that of inner row plant during the early growing period, was reversed in later days, and it was in contrast to a tendency with respiratory one.

2. The root activity which measured by means of the α -naphthylamine oxidation was high during the early growing period, then declined, especially on the border plant of mildly restricted rhizosphere (D) with some considerable extent.

3. The nitrogen content of border plant was lower than that of inner one, especially on severely restricted rhizosphere (S). A high carbohydrate content of leaf-sheath and culm of border plant during the early growing period declined accompanying with ripening grain and this tendency was markedly recognized on mildly restricted rhizosphere (D).

Judging from the results, it may be pointed out that the peculiarity of border effect is also recognized on the plant grown under top and root have influence on the surface-soil condition in the early growth and thenceforth subsoil condition.

水田周縁部と内側部に埋設した標準型 (S) と深型 (D) ポットで育成した水稻の生育に伴う生理作用を前報の試料について追求した。

光合成・呼吸作用は同化箱を用いた CO₂ 濃度測定法によった。光合成速度は光合成有効日射強度を反映して日変化した。周縁部作物体の直接的な曝光効果は生育の早い時期ほど日出と日没時にみられたが、根圏域の制限に伴う莖葉発達の遅れによりその程度は小さくなった。また夜間の呼吸速度は各列は近似するが、根圏域の制限により変動幅が大となった。株当たり光合成、呼吸量は幼穂形成期から出穂・開花期に最大で以降に減少したが、光合成量は呼吸量とは逆に周縁部が生育の前半に優り、後半には劣った。

根の活力は α -ナフチルアミン酸化量測定法によった。生育の前半に大でその後は低下し、その変動はD区が早くから始まり、幅も大きく、また周縁部が生育の後半に変動が大で作物体の生理状態を反映した。

体内窒素含有率は幼穂形成期以後に低下し、周縁部が内側部に比して低くてその差はS区で大であった。炭水化物含有率は葉身が生育後半にS区の周縁部で大となる傾向がみられた。葉鞘では当初周縁部で著しく高くなった後登熟に伴い低下したが、D区ではこの低下が早くから顕著にみられた。

以上の諸点から周縁部の水稻は根圏域を制限しても諸生理作用が活発で、子実収量成立に対して蓄積成分依存型の特性を発現するが、子実収量への貢献度は生育の前半は表土層が、後半では表土+心土層すなわち根圏容積が関連するものと推察された。

緒言

水田における周縁部と内側部の水稻は生育や収量に差異があり、従来、その原因を主として地上部の生育解析を環境要因と関連させて追求してきたが^(1,2,5,7,11,12)、地下部のそれとの関連をみた例は少ない⁽¹⁶⁾。既報^(3,9)において著者らは周縁部の水稻が内側部のそれに比して、とくに出穂期までの諸生理作用が活発で栄養器官の発達と諸成分の一時的蓄積量を高め、その後はこれら成分の穂への移行を盛んにして子実収量、就中、登熟歩合を高めるのに貢献したことを認めた。またこれらの過程は作物体の諸生理作用、とくに活動葉と根のあり方とに深く関連することを示唆した。

そこで本報では水稻の根圏域を周縁部と内側部とを均一にするとともに、その地下部の占有容積を変えた場合の作物体における生育や収量に係る諸生理作用の様相を検討しようとした。すなわち、生育に伴う光合成・呼吸作用、根の活力並びに体内窒素および炭水化物成分の変動について追究して、水稻における周縁効果が地下部と如何に関連するかを検討したものである。

材料および方法

供試材料は前報⁽⁴⁾に述べた水田の周縁部と内側部に埋設した標準型(S型)と深型(D型)ポットで育成したものを、それぞれS区およびD区とした。したがってS区はD区に比して根圏域の制限上からみると、より厳しいものであり、また土壌のあり方からみるとS区は表土、D区は表土+下層心土より成っている。

光合成・呼吸作用はアクリル樹脂製の同化箱(45×45×130cm)を用い、作物体をポットとともに覆って、既報⁽⁹⁾に記したと同様の方法で測定した。また根の活力については水田より掘り出したポットから洗い出した全根を対象として既報⁽⁹⁾で記した方法により α -ナフチルアミン酸化量を測定した。

一方、葉身と葉鞘・稈内成分の測定は既報⁽⁹⁾の場合とは若干変えて行なった。すなわち、各期に採取した乾燥粉碎試料は真空乾燥器で一昼夜再乾燥させた後、窒素成分は硫酸分解(ケルダール法)してアンモニア・イオン電極法により全窒素(N)を、炭水化物は硫酸加水分解した後、糖比色法により全有効態炭水化物(TAC)をそれぞれ定量した。

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。始めに両作用の日変化についてみると第1図に示したとおりであった。実験に供した水田の周縁部は真北より16度東に振れた北面した位置にある。ところでこの水田は北緯34度16分にあるため、水稻の生育期間のかなりの部分は朝夕、とくに日出時には太陽光が周縁部作物体の北側面に直達していた^(3,9)。したがってとくに最高分げつ期と幼穂形成期には周縁部の作物体は日出後の3時間と日没前の1時間は内側部に比して光条件は優っていたことになる。しかしながら前報⁽⁴⁾で述べたとおり、本実験における作物体の発達状態は根圏域を制限されたためか、かなり劣っていた。すなわち、生育の初期には水稻根の発達が表土層に広がる^(6,8,19,20)。これは本実験がポットによるために根が、関連して地上部の発達、とくに葉面積の展開が抑制されたものと思われる。事実、葉面積は根圏域を制限しないものに対してS区では約 $\frac{1}{2}$ ~ $\frac{2}{3}$ 、D区では約 $\frac{1}{3}$ ~ $\frac{1}{4}$ となっていた。このため内側列におけるとくに下位葉の被陰程度やこれに伴う短波長側における到達エネルギーの低下程度⁽⁹⁾は小さく

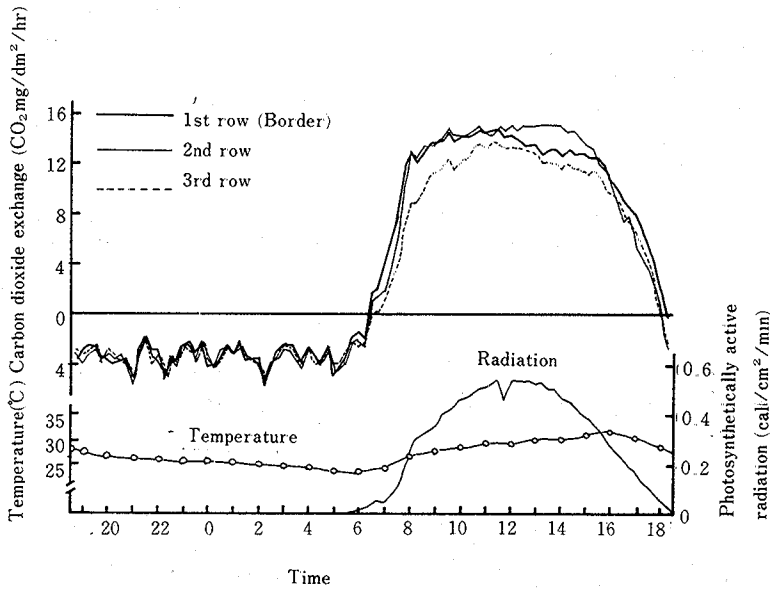


Fig.1-1 Diurnal changes in carbon dioxide exchange of whole plant grown under S pot and environmental factors on ear formation stage.

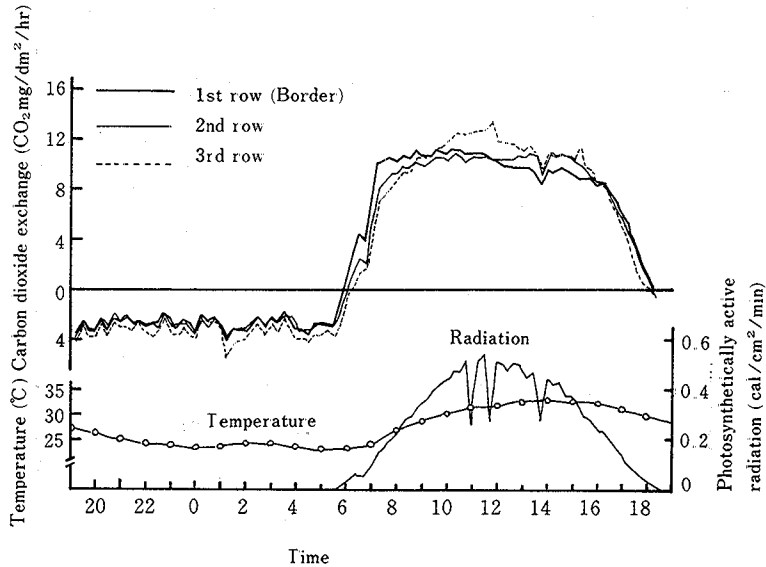


Fig.1-2 Diurnal changes in carbon dioxide exchange of whole plant grown under D pot and environmental factors on ear formation stage.

なっていたものと解される。したがってこれらの条件の総合された結果として日中における光合成速度は生育の前半では後半になって遅れて発達した場合に比し、周縁部の作物体が内側列に対比して日出時に若干優る程度になったものと推察される。

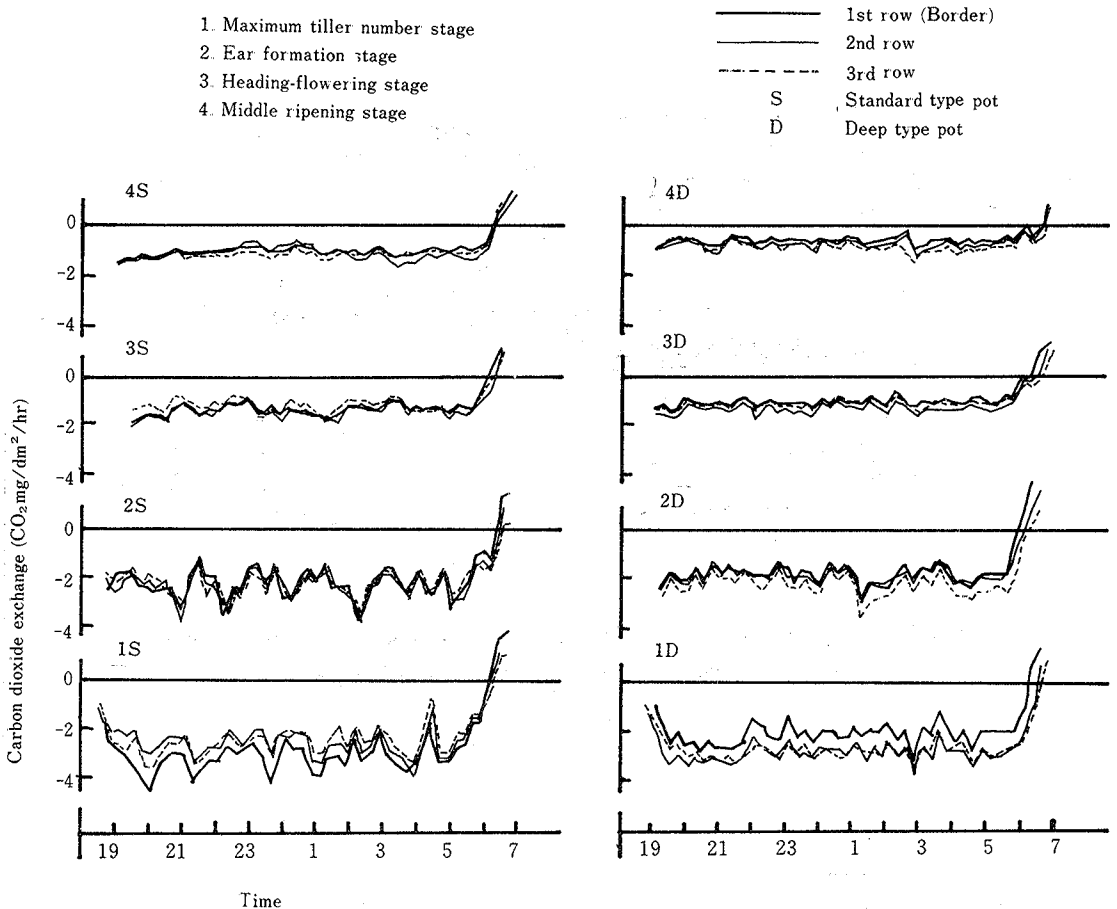


Fig.2 Carbon dioxide exchange of whole plant in the night.

一方、早朝の短時間を経過した後は太陽高度の上昇に伴って光合成速度はS、D両区は、また周縁部と内側列はともに近似して一日の最高値に達するが、これと同時にいわゆる日中低下現象が認められた^(9,13)。日没後は直ちに呼吸作用がみられたが、夜間における呼吸速度の変動幅は既報⁽⁹⁾の根圏域の広い場合に対比して大きかった(第2図参照)。この点は根圏域の狭いS区が広いD区より変動幅が、とくに生育前半の栄養器官が発達する時期に大であったことと併せて興味深い。なお、以上述べた日変化を通して周縁部と内側列の作物体間では特徴的な差異はみられなかった。

第3図は生育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。光合成速度は両区とも幼穂形成期頃まで高く、その後は低下したが、生育の後半における低下の程度が根圏域の広いD区において大であった。これを列間で対比すると、生育前半では周縁部が高く、その後は周縁部における低下が著しかった。しかしこれらの変化を根圏域を制限しなかった既報⁽⁹⁾の結果と対比すると、生育が進むほど列間の差が大きくなることが認められたが、これは作物体が遅れて発達したことも関連するものと思われる。

夜間における呼吸速度は日中の光合成速度を反映しながらも両区が周縁部と内側列は近似して最高分げつ期に最も大でその後低下したが、この低下の程度はD区において大きかった。

一方、個体あたり1日の光合成・呼吸量の推移は第4図に示すとおり根圏域を制限しない場合⁽⁹⁾とは勿論、根

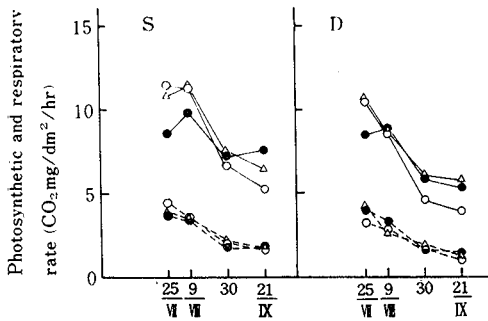


Fig.3 Variations of photosynthetic (—) and respiratory (---) rate of plant grown in the border 1st (○), inner 2nd (△), and 3rd (●) row.

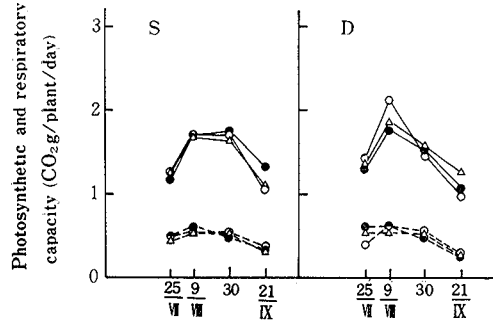


Fig.4 Variations of photosynthetic (—) and respiratory (---) Capacity. Symbols are the same as those in Fig. 3.

園域を制限したS区とD区との間でも若干異なっていた。すなわち、光合成量はS区では幼穂形成期から出穂・開花期を通して高い値が認められたが、D区では幼穂形成期に最も高くその後の減少が著しかった。これらの推移は茎葉とくに葉面積と光合成速度の生育各期における変動と関連が大きいものと思われる。しかしこれを周縁部と内側列とで対比すると出穂期を界にして前半では周縁第1列が大きくてその後劣る傾向にあり、これらは既報⁽⁹⁾の根園域を制限しなかった場合とも類似していた。これに対して呼吸量は両区は幼穂形成期に大となった後は漸減していたが、列間の差をみると光合成量とは逆に周縁第1列は内側列に比し前半では小さく、後半で大なる値で推移した。

以上のとおり、周縁部と内側列とでは根園域の制限の如何に関係なく、光合成・呼吸作用の様相は本質的には変わらないことが認められた。しかし生育状況でみたとおり生育初期には表土の上層に根が横への広がり(6,8,19,20)がみられたが、ポットにより根の広がる面積が制限され、さらに地上部の生育が抑制されて、周縁部と内側列の作物体の草勢が近似し、列間では光合成作用の差として小さくなったものと思われる。ついでその後は作物体の生長に伴う根の下層心土への伸長および養分吸収領域が拡大された(6,8,15,19,20)ことによって生理状態に周縁部と内側列で差が表れたものと解される。したがって、このような地下部のあり方が遅れるはするが栄養器官の発達および乾物の生産や成分の蓄積などに深く関係することになったものと推察される。

既報⁽⁹⁾において本実験のS区と同様な標準ポット(S型)を土中に埋設して蒸散量をみたところ、明らかに周縁部のものほど大であることを認めた。また石原ら⁽⁵⁾は気孔開度の日変化における地下部のあり方の重要なことを報告している。そこで両区の作物体を支える根の活力として α -ナフチルアミン酸化力の推移を分けつつ中期、最高分げつ期、幼穂形成期、出穂・開花期および登熟中期の5回測定した(第5図参照)。その結果は両区は生育前半、とくに最高分げつ期に最も高くなった後は急速に酸化力が低下していた。ついで登熟期に至ってS区ではその状態が維持されていたのに対し、D区では再び高くなる傾向がみられた。このような生育後半期における変動は根園域のより大きい場合⁽⁹⁾にもみられたが、さらに本実験の両区を比較すると、D区はS区に比し早く始まって変動幅も大きかった。しかし周縁部と内側列間の相違は概してD区で、また後期に至って大きくなること、および周縁部で顕著となる傾向が認められた。

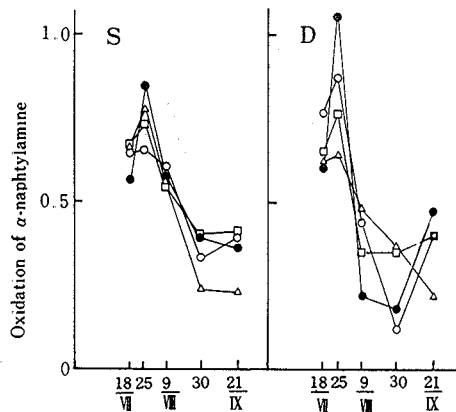


Fig.5 Variations of root activity of plant grown in the border 1st (○), inner 2nd (△), 3rd (●), and 4th (□) row.

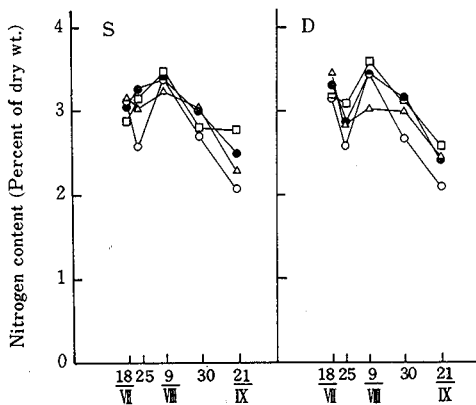


Fig.6 Variations of nitrogen content in the leaf-blade.
Symbols are the same as those in Fig. 5.

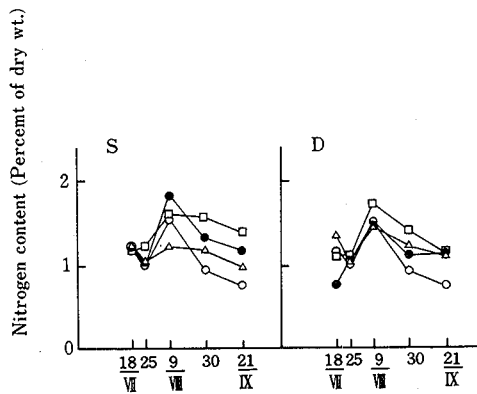


Fig.7 Variations of nitrogen content in the leaf-sheath and culm.
Symbols are the same as those in Fig. 5.

YAMADA et al (23) は水稻根における α -ナフチルアミン酸化力の大小は根の呼吸と平行するとし、したがって養分吸収力と関係深いことを報告している。また太田ら (14), 延ら (24) は生育後期における根の活力と葉の活力が関連深いこと、津野ら (22) は根の呼吸能と葉の光合成能が平行的であることなどを認めている。一方、GOMEZ et al (1) は地下部への養分供給問題が周縁効果の制限因子となることを示し、佐藤ら (16) も周縁効果を発揮させるためには周縁部への追肥が必要であることを実証している。これらの結果は根における Peroxidase 活性と呼吸および養分吸収、さらには活動葉のあり方が密接に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既報(9)の根圏域を制限しない場合と併せ考えると、生育後期における根の活力の重要性を認めるとともに、周縁部と内側列の作物体が根と地上部器官の発達と機能の面から異なった生態形質(9)をもつに至る過程をも示しているといえよう。

最後に作物の体内成分の推移を生育に伴う5回についてみると第6~9図に示すとおりであった。まず窒素

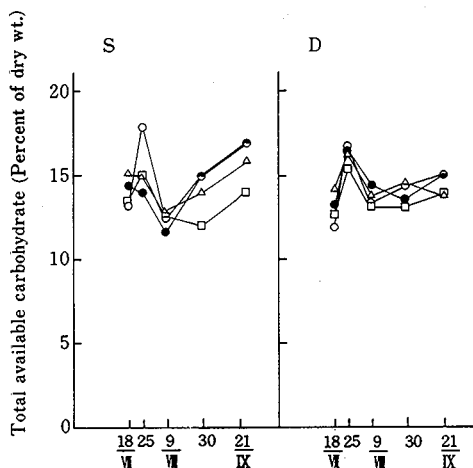


Fig.8 Variations of carbohydrate content in the leaf-blade.
Symbols are the same as those in Fig. 5.

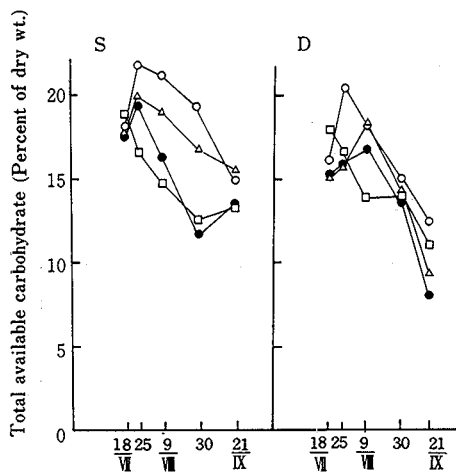


Fig.9 Variations of carbohydrate content in the leaf-sheath and culm.
Symbols are the same as those in Fig. 5.

含有率では葉身と葉鞘・稈ともにS区とD区が類似して幼穂形成期に最も大で、その後は低下していた。しかしして列間差をみると幼穂形成期以降に概して周縁部が内側列より低い値で、また葉鞘・稈が葉身より、S区がD区より大きな差をもって推移していた。なお両区の各列をこみにした葉身素素含有率と光合成速度との間にはS区が $r = 0.8221$, D区が $r = 0.8107$ といずれも有意な関連(9,21)が認められた。

一方、炭水化物含有率をまず葉身についてみると、S区とD区はともに最高分げつ期に高い値を、とくに周縁部で示した後幼穂形成期に一旦低下した。しかしその後の出穂・開花期以降の動向は両区で異なり、S区では登熟に伴って急速に、D区では緩漫に上昇し、また内側列が低い値となる傾向がみられた。これに対して葉鞘・稈では生育の当初、最高分げつ期から幼穂形成期にかけて高い値が周縁部でみられた。内側列になるほどこのような一時的蓄積の傾向はなかったが、S区で顕著であった。ついで出穂・開花に続く登熟に伴い両区は炭水化物含有率は低下したが、D区ではこの低下が早くから顕著にみられたため、登熟中期に残留する程度はS区で大となり、根圏域が狭い場合に栄養器官から子実への成分移行が劣ることを示している。

既報(9)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子実への移行が、とくに周縁部の作物にみられることを明らかにした。さらに体内窒素濃度が炭水化物代謝を拡大再生産に導く鍵を握っていること(10)、体内に蓄積した炭水化物の継続的な子実への移行が必要であること(17,18)とも関連することを周縁部と内側列の作物体で併せ検討した。したがって周縁部の水稻はこれらの生態形質が後形的に強く附与されるものと推察した。しかしして本実験における根圏域を制限したS区とD区についてみると、作物体内成分の動向はいずれも上述した蓄積成分依存型の体勢になっていたことが認められ、これがD区にあって一層強調されたものと解されよう。

近年、水稻の機械植の普及に伴って周縁部と畦畔との間が広がりつつある(16)。一方、水稻の周縁効果の解析については古くから検討されて、地上部の環境要因との関係についてはかなり明かにされた。地下部との関連では稈の内部導管と水分バランスを川田ら(7)が、稈の強度と根の強度をMIYASAKA(12)が、根重およびT/R比を石原ら(5)が、さらに最近、佐藤ら(16)は地下栄養から、著者ら(9)は地上部と地下部の生理作用から検討した。そこで本実験では土地占有面積は同一にして占有容積(根圏域)を変えて追究したところ、本質的な生理作用や子実収量の成立機作では変わらないことが認められた。すなわち、周縁部は内側列に比して、とくに物質生産面からみた地上部環境に恵まれて、当初は栄養器官の発達と体内成分の一時的蓄積性を高めて出穂期以降の子実への成分移行を良好にする。しかししてこの特性は根圏域を制限しても根の伸長発達の時間経過の相異に伴う地上部栄養器官の対応的な発達によって周縁効果の発現が遅れ、また小さく留まることを明かに出来たと思われる。

したがって本研究の結果は周縁部と畦畔との間が広い場合には根の栄養状態を良くして周縁効果を大きく發揮させる追肥技術を、逆に周縁部と畦畔との間を狭く利用する場合には内側部における土壌のあり方の改善を介し、いずれも周縁部と内側部の収量比率を制御する技術の開発に資するものと考えている。

引用文献

- (1) GOMEZ, K. A. and DE DATTA, S. K. : Border effects in rice experimental plots I. Unplanted borders, *Expl. Agric.*, **7**(1), 87-92 (1971).
- (2) GOMEZ, K. A. : Border effects in rice experimental plots II. Varietal competition, *Expl. Agric.*, **8**(4), 295-298 (1972).
- (3) 井口厚信, 木暮 秩, 中西康彰: 水田周縁部における水稻について 第1報 生育と収量, 香川大農学報, **36**(1), 69-75 (1984).
- (4) 井口厚信, 木暮 秩: 水田周縁部における水稻について 第3報 根圏域を制限した場合の生育と収量, 香川大農学報, **37**(1).
- (5) 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).
- (6) 岩槻信治: 水稻の根に関する研究, 農及園, **7**(1), 64-70 (1932).
- (7) 川田信一郎, 鎌田悦男, 山崎耕字: 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一千葉市大草町において採集した水稻を中心に一, 日作紀, **31**(2), 195-200 (1962).
- (8) 川田信一郎, 山崎耕字, 石原 邦, 芝山秀次郎,

- 頼 光隆：水稲における根群の形態形成について、とくにその生育段階に着目した場合の一例，*日作紀*，**32** (2), 163-180 (1963).
- (9) 木暮 秩，井口厚信，中西康彰：水田周縁部における水稲について 第2報 作物体の生理作用，*香川大農学報*，**36** (1), 77-83 (1984).
- (10) 玖村敦彦：水稲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).
- (11) 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.
- (12) MIYASAKA, A. : Studies on the strength of rice root II. On the relationship between root strength and lodging, *Proceed. Grop Sci. Soc. Japan*, **39** (1), 7-14 (1970).
- (13) 村田吉男：水稲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).
- (14) 太田保夫，季 鐘薫：水稲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).
- (15) 三枝正彦，庄子貞雄，酒井 博：黒ボク土下層の酸性がムギ類の施肥窒素吸収と生育収量におよぼす影響，*土肥誌*，**54** (6), 460-466 (1983).
- (16) 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).
- (17) 曾我義雄，野崎倫夫：水稲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).
- (18) 田中孝幸，松島省三：水稲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 早期発育停止収の発生経過とその予察法，*日作紀*，**32** (1), 35-38 (1963).
- (19) 丁 圭一：水稲の根に関する研究〔第1報〕，*農及園*，**8** (1), 109-118 (1933).
- (20) 丁 圭一：水稲の根に関する研究〔第2報〕，*農及園*，**12** (3), 830-838 (1937).
- (21) 津野幸人，稲葉伸由，清水 強：主要作物の収量予測に関する研究 V 水稲群落の乾物生産と体内窒素並びに日射量との関係，*日作紀*，**28** (2), 188-190 (1959).
- (22) 津野幸人，鳥生誠二：水稲根の機能と光合成能力との関連性について，*日作紀*，**43** (別1), 75-76 (1974).
- (23) 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).
- (24) 延 圭復，太田保夫：水稲葉の老化と根の活力との関係について，*日作紀*，**42** (1), 13-17 (1973).

(1985年5月31日 受理)