

水稻個葉の光合成速度における新旧品種間差異

第3報 窒素含量および窒素—光合成関係からみた個葉光合成の 品種間差異の生理学的基礎*

黒 田 栄 喜**・玖 村 敦 彦

(東京大学農学部)

平成元年 10 月 25 日受理

要 旨：登録年度を異にする水稻品種多数を用いて、稔実期に新品種が旧品種に比べて高い個葉光合成速度 (CER) を示す現象の生理学的基礎を検討した。この検討は葉における窒素含量および窒素—CER 関係に着目して行った。

新品種では、稔実期において、葉の窒素含量が旧品種に比べ高かった。さらに、葉の全窒素含量と CER との間にかかなり密接な正の相関が存在することがみいだされた。このことから、新品種において CER が高い現象の基礎のひとつは、葉身の窒素含量が高いことであると結論された。

しかし、新品種の CER は、同じ葉身窒素レベルの下で比較しても旧品種のそれに比べ高く、このことが新品種の CER の高さのもうひとつの基礎となっていると考えられた。新品種のもつこの種の優位性は、同じ葉の窒素レベルの下で比較しても旧品種に比べ大きな g_s をもつことに帰せられることがわかった。

キーワード：気孔伝導度、個葉光合成、水稻、窒素含量、品種間差異。

Difference in Single Leaf Photosynthesis between Old and New Rice Varieties III. Physiological bases of varietal difference in single-leaf photosynthesis between varieties viewed from nitrogen content and the nitrogen-photosynthesis relationship*: Eiki KURODA** and Atsuhiko KUMURA (*Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113 Japan*)

Abstract: Using many rice varieties differing in the year of registration, the bases of the higher single-leaf photosynthesis (CER) in new varieties than that in old ones at the ripening stage were investigated in terms of nitrogen content and the nitrogen-CER relationship in leaves.

In new varieties, the total nitrogen content of leaves was higher than that in old varieties at the ripening stage. Further, it was found that there was a fairly close positive correlation between total nitrogen content of leaves and CER.

From this, it was concluded that one of the bases of the higher CER in new varieties was the higher leaf nitrogen.

However, CER of new varieties was higher than that of old varieties even if they were compared under the same level of leaf nitrogen content and this was thought to be another basis for higher CER in new varieties. This kind of superiority of new varieties was found to be attributable to their g_s which was larger than that of old varieties even under the same level of leaf nitrogen.

Key words: Nitrogen content, Rice plants, Single-leaf photosynthesis, Stomatal conductance, Varietal difference.

新品種では、旧品種に比べて、稔実期の個葉光合成速度 (以下、CER) が大きいことを第1報⁵⁾において報告した。

過去の多くの研究において、葉身の窒素含量と CER との間にかかなり高い正の相関が存在することが指摘されている^{2,3,7,8,9,11,13,14)}。このことから考えると、水稻の稔実期における CER の品種間差にも葉身の窒素含量の差異が関係している可能性がある。

そこで、本研究においては、葉身における全窒素含量と窒素—光合成関係に着目し、この面から CER の新旧品種間差異の生理学的基礎を検討した。

材料と方法

本研究の検討に用いられたデータは、第1報⁵⁾と同じ材料からえられたものである。すなわち、供試品種は明治以降関東地方において基幹品種となった諸品種で、前報と同様、1945年以前に登録されたものを旧品種、1950年以降に登録されたものを新品種とよぶこととする。これらは1981年に東京大学農学部附属農場 (東京都田無市) 内の水田に、通常の栽培条件の下で栽培した。栽培法の詳細は第1報に記した通りである。

* 大要は第173回講演会 (昭和57年4月) において発表。

** 現在：岩手大学農学部。

Present address: Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka 020, Japan.

CER および気孔伝導度（以下、 g_s ）の測定法も第1報⁵⁾に記した通りである。すなわち、各測定日には、午前9～10時頃から午後4時頃まで、約2時間間隔で1日に計4回の測定を行った。測定は圃場条件下で行われ、本研究の検討に用いられたデータはすべて飽和光下でえられたものである。測定対象としたのは、測定実施時の最上位完全展開葉である。したがって、出穂期以降の値はすべて止葉についてのものである。全窒素含量は CER, g_s の測定に供した葉を用いて柳本社製 CN コーダーで定量し、単位葉面積当りの全窒素重量 ($mgN\ dm^{-2}$) と

して表示した。

試験結果

1. 葉身全窒素含量の推移

葉身全窒素含量の推移を第1図に示した。この図は、出穂期の異なる全品種をこみにしたうえ、各品種の出穂日を基準として、その前後の日数により整理して表したものである。

品種によるばらつきはかなり大きい。稔実期において、新品種群が旧品種群に比べて高い葉身全窒素含量をもつという傾向は明かであった。

2. 葉身全窒素含量と CER との関係

第1表上段第1行に、全品種をこみにした場合の葉身全窒素含量と CER との単相関係数を掲げた。両者の間にはつねに正の相関関係がみられ、黄熟期を除けば相関係数の値はかなり高かった。

次にこの関係を新・旧品種別にみるために、両品種群を区別した符号でプロットした相関図が第2図である。

この図のように、はじめの二つの生育段階においては葉身全窒素含量と CER との関係において、新旧品種間に本質的な差があるとはみえなかった。しかし、乳熟期と黄熟期においては、新旧品種でこの関係は明らかに異なり同じ葉身全窒素含量の下で比較しても、新品種は旧品種に比べて高い CER 値を示した。

3. 葉身全窒素含量と g_s との関係

全品種をこみにして葉身全窒素含量と g_s との相関関係を調べた結果が第1表上段2行目である。両者の間にはつねに正の相関が認められた。

この関係を新・旧品種別にみるために、両グループを区別して表した相関図が第3図である。ここで顕著なことは、乳熟期において、同じ葉身全窒素含

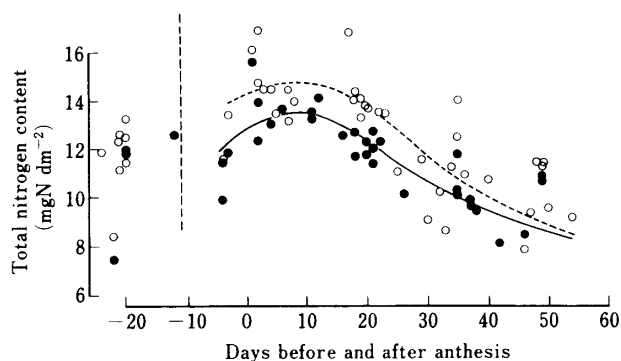


Fig. 1. Changes with time in total nitrogen content in leaves of old and new varieties.

- 1) Experimental year, 1981.
- 2) Each point denote one variety. Closed and open circles denote old and new varieties, respectively.
- 3) Circles on the left of the vertical broken line, fully expanded leaves at the lower positions than the flag leaf. Circles on the right of the vertical broken line, flag leaves.
- 4) Data on all the varieties are combined and the results of individual varieties are plotted against the days before (–) or after (+) the average date of anthesis of the varieties concerned.

Table 1. Correlation coefficients among total nitrogen content of leaves, CER and g_s .

Growth stage		Panicle formation and development (–37～–12)	Heading (–4～+10)	Milk ripe (+11～+26)	Yellow ripe (+27～+41)
	n	19	19	24	15
Simple correlation	r_{N-CER}	0.826**	0.768**	0.704**	0.346
	r_{N-gs}	0.650**	0.687**	0.503*	0.480
Partial correlation	$r_{CER-N,gs}$	0.711**	0.506*	0.583*	–0.108

- 1) Experimental year, 1981.
- 2) n denotes the number of varieties.
- 3) Numerals in parentheses indicate the times of measurement expressed in days before (–) and after (+) anthesis of varieties used.

量の下での g_s の値が、新品種では旧品種に比べて明瞭に高いことである。乳熟期ほどではないが黄熟期においてもある程度この傾向はうかがわれた。

4. g_s の効果を除いた場合の葉身全窒素含量と CER との関係

g_s の効果を除外した場合の葉身全窒素含量と CER との相関関係、すなわち偏相関係数 r_{CER-N, g_s} を第1表下段に掲げた。この値は葉身全窒素含量と CER との間の単相関係数 (r_{N-CER}) に比べれば全般的に小さいが、黄熟期を除けば1%あるいは5%レベルで有意な水準に達していた。

考 察

稔実期において、新品種の全窒素含量は旧品種の

それに比べて高かった (第1図)。いっぽう、多くの既往の研究結果^{2,3,7,8,9,11,13,14}) と同様、本研究でも葉身の全窒素含量が高いほど CER が高いという傾向が認められた (第1表, r_{N-CER})。これらのことから、稔実期に新品種の CER が高い理由のひとつは、この品種群で葉身の窒素含量が高いことと結論できよう。

しかし、本試験の結果からみると、それが唯一の要因ではない。第2図にみたように、乳熟期には、同じ葉身全窒素含量の下で比較しても新品種は旧品種に比べて高い CER を示したのである。

武田ら¹²⁾ は、わが国暖地の水稻の新旧品種の葉身の全窒素含量を比較し、出穂期においては両グループ間に差がみられないが、出穂30日後には明ら

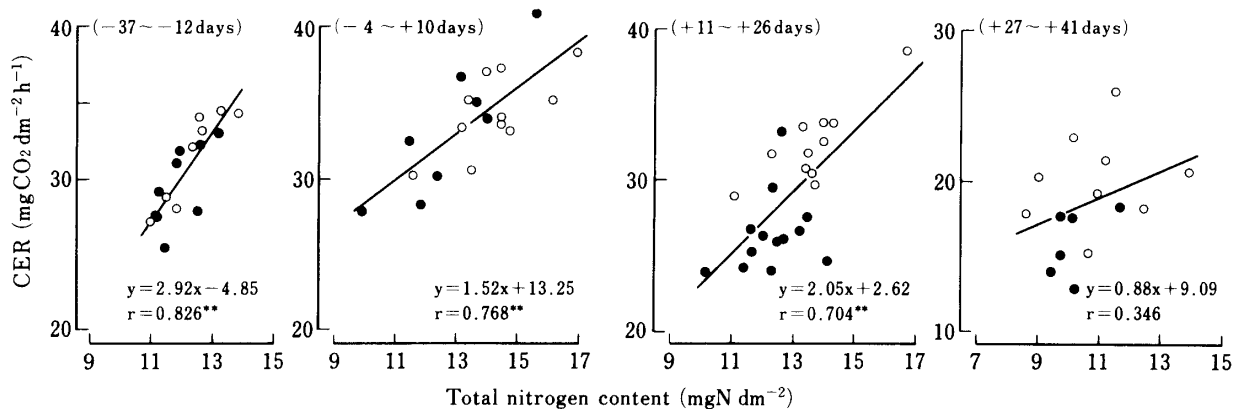


Fig. 2. Correlation between the total nitrogen content of leaf and single leaf photosynthesis (CER) at different growth stages.

- 1) Experimental year, 1981.
- 2) Numerals in parentheses indicate the time of measurement expressed in days before (-) and after (+) anthesis of varieties used.
- 3) As for closed and open circles, see the note 2) for Fig. 1.

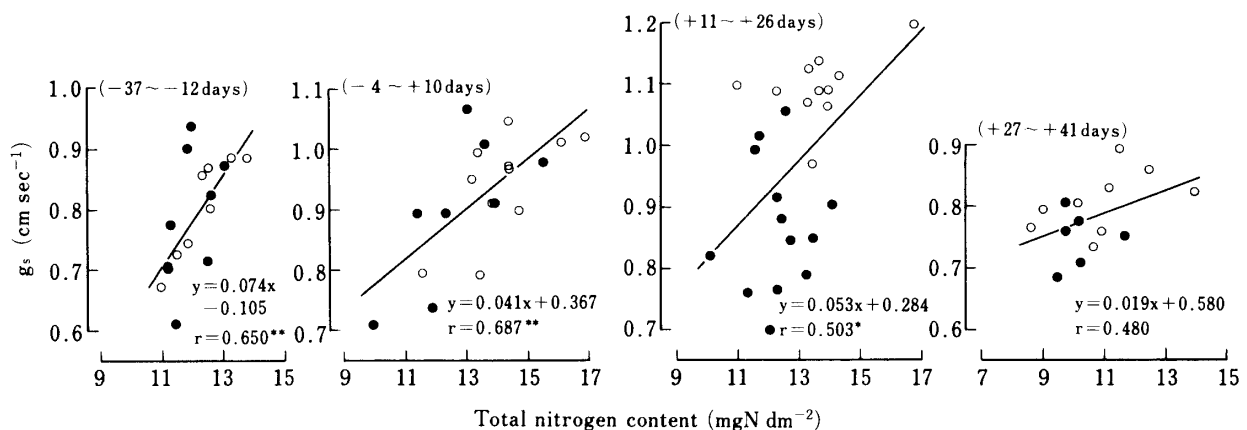


Fig. 3. Correlation between total nitrogen content of leaf and stomatal conductance (g_s) at different growth stages.

- 1) Experimental year, 1981.
- 2) As for numerals in parentheses, see the note 2) for Fig. 2.
- 3) As for closed and open circles, see the note 2) for Fig. 1.

かに新品種において高いことを見いだした。そして、このことを、稔実期にはいると CER に新旧品種間差が生じる基礎と考えている。これに対し、速水¹⁾は盛岡において東北地方の水稻の新旧品種の比較を行い、次のような結果をえている。すなわち、CER の新旧品種間差は稔実期において最もいちじるしいが、葉身の全窒素含量には両グループ間に系統的な差異を認めがたい。むしろ、速水自身が指摘しているように、単位窒素量あたりの、あるいは単位たんばく量あたりの光合成効率が高いことが、新品種における CER の高さの基礎となっている。

本実験の結果によると、乳熟期においては、同じ葉身全窒素含量の下で比較しても、新品種が旧品種に比べて高い CER を示した。このことは、換言すれば、単位窒素量あたりの光合成効率が、新品種において高いということにほかならない。したがって、本研究で新品種の CER が高かった理由を窒素との関連からみると、(1) 葉の窒素レベルが高いこと、(2) 単位窒素量あたりの光合成効率が高いこと、の両者ということになる。すなわち、著者らが関東でみいだした傾向は、九州¹²⁾と東北¹⁾でみられた傾向を兼ね備えているといえよう。

つぎに、このような窒素と CER との関係を、CER を規定する2つの葉内要因、すなわち g_s と、葉肉の光合成活性の面から考えてみたい。

葉身の全窒素含量は、第1表の r_{N-gs} の値にみられるように、 g_s とかなり密接な正の相関を示した。このような関係は、水稻において、石原ら^{2,3)}が、追肥の有無、量などにより葉身の窒素含量を変えた実験において認めている。つまり、石原らが同一品種内の葉身窒素含量の変動のさいに認めた傾向が、品種による葉身窒素含量の変動にさいしても認められたといえよう。

このような、(1) 葉身窒素含量が高いほど g_s が大きいという傾向と、(2) 稔実期においては葉身全窒素含量が新品種において高いという傾向（第1図）とが結びついて、第1報³⁾で指摘した“稔実期においては g_s は新品種において高い”という傾向を生む一因となったとみられる。

しかし、新品種における g_s の高さはこのことだけに基づくのではない。乳熟期と黄熟期、とくに前者においては、同じ葉身全窒素含量の下で比較しても、新品種のほうが高い g_s 値を示した。つまり、この時期において新品種の g_s を高くしている原因には、葉身の窒素含量の高さに基づくものと、それ

とは無関係なものがある。そして後者が、同じ葉身全窒素含量の下で比較しても新品種の CER が高いこと、換言すれば新品種で単位窒素量あたりの光合成効率が高いことのひとつの基礎をなしていると考えられる。

乳熟期は 穎花への物質蓄積がもっとも活発に行われる時期である。したがって、この時期における CER は収量生産上特に重要な意味をもつ。それゆえ、この時期において、何故に新品種で単位窒素量あたりの光合成効率が高いかは重要な問題である。この効率の高さの基礎のひとつは、前述のように、同じ葉身窒素含量の下で比較しても新品種の g_s が高いことである。

では何故新品種では同じ葉身窒素含量の下で比較しても旧品種に比べて g_s が高いのだろうか。推察されることのひとつは、第2報⁶⁾で述べたように、新品種では植物体内の通気系の発達がよく、地上部から根への酸素の供給が円滑に行われるために根の生理的活性が稔実期において高く保たれ、これが地上部への水の能動的供給力を高めていることである。新品種で根の生理的活性が稔実期において高く保たれていることは、第2報⁶⁾で出液速度の面から推察した。根はサイトカイニンを合成し、これを地上部に送るから^{10,15)}、新品種で根の活力が高いことは、このグループで稔実期に葉身の全窒素含量が高いことの基礎ともなっているかも知れない。

葉身において窒素含量と葉肉の光合成活性との間に密接な関係があることはよく知られている^{2,3,7,8,9,11,13,14)}。 $r_{N-CER,gs}$ は、窒素の CER に対する効果のうち g_s を通じて発現される部分を除いたものをあらわす。これは換言すれば、葉肉の光合成活性を通じての CER に対する窒素の効果を示すものにほかならない。この値は第1表のように、黄熟期を除き有意の正の値となっている。新品種では稔実期において葉身の全窒素含量が高いという前述の傾向は、窒素が葉肉の光合成活性を高めるというこの傾向と結びついて、新品種の葉肉の光合成活性を高めている筈である。なお、葉肉の光合成活性を同じ葉身窒素レベルの下で比較した場合にも新品種の優越性がみられるとすれば、過去において葉肉細胞内の光合成メカニズムの育種による効率化が進められてきたことを意味する。このような事態が起こっているかどうかは興味深いことであるが、本研究の結果からはこの点についての考察は無理である。

以上述べてきた葉身の窒素含量と CER の新旧品

種間差との関係は次のように要約される。

新品種では旧品種に比べ稔実期の葉身全窒素含量が高い。葉身全窒素含量と CER との間には一般に(すなわち新旧品種を通じて)正の相関がある。これら二つのことから新品種は旧品種に比べ高い CER を示す。

品種間変異における葉身全窒素含量と CER との間の正の相関関係は、次の二つのすじみちを通じて発現する。第一に、葉身の全窒素含量と g_s との間には正の相関が成立する。つまり、葉身の全窒素含量が高い品種では g_s が大きいという傾向がある。第二に、葉身の全窒素含量と葉肉の光合成活性との間には正の相関が存在する。換言すれば、葉身の全窒素含量が高い品種は葉肉の光合成活性が高い傾向がある。つまり、窒素は、CER を規定する葉内要因である g_s と葉肉の光合成活性に対しても促進的に働く。これらの結果、品種間変異において、葉身の全窒素含量と CER との間に正の相関が成立するのである。

本研究の結果明らかになった興味深い事実の一つは、新品種では、乳熟期において、このような一般的な葉身全窒素含量—CER 関係から見積られるよりも高い CER がみられることである。この現象の基礎は、一少なくとも基礎の一つは一同じ窒素含量の下で比較しても新品種の g_s が旧品種のそれに比べて高いことである。

謝 辞：本研究を行うにあたり、角田公正教授(現名誉教授)はじめ東京大学田無農場の方々に大変お世話いただいた。ここに記して厚くお礼を申し上げる。

引用文献

1. 速水和彦 1982. 水稻多肥多収性品種の生理生態的特性の解明. 第1報 多肥多収性品種の光合成特性に対する窒素施肥の影響. 東北農試研報 67: 43—75.
2. 石原 邦・飯田 修・平沢・正・小倉忠治 1979. 水稻葉身の窒素濃度と光合成速度との関係—気孔開度・気孔伝導度に着目して—. 日作紀 48: 543—550.
3. ———・黒田栄喜・石井龍一・小倉忠治 1979. 水稻葉身の窒素含量と光合成速度との関係—同化箱法と酸素電極法を用いての比較—. 日作紀 48: 551—556.
4. 黒田栄喜・玖村敦彦 1989. 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析. 第2報 光合成速度の個葉間変異とその基礎. 日作紀 58: 347—356.
5. ———・——— 1990. 水稻個葉の光合成速度における新旧品種間差異. 第1報 個葉光合成速度と気孔伝導度. 日作紀 59: 283—292.
6. ———・——— 1990. ————. 第2報 気孔伝導度における品種間差異の生理学的基礎. 日作紀 59: 293—297.
7. Makino, A., T. Mae and K. Ohira 1983. Photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves. Changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development through senescence. Plant Physiol. 73: 1002—1007.
8. Morita, K. 1978. A physiological study on the dynamic status of leaf nitrogen in rice plants. Bull. Hokuriku Natl. Agric. Exp. Stn. 21: 1—61.
9. 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. 農技研報告 D 9: 1—169.
10. 折谷隆志・葭田隆治 1969. 作物の窒素代謝に関する研究. 第4報 水稻葉片の葉緑素レベルに及ぼす化学物質並びに水稻根により抽出されたサイトカニン様物質の影響について. 日作紀 38: 459—465.
11. 武田友四郎・玖村敦彦 1957. 水稻に於ける収量成立過程の解析. (I) 窒素条件が葉面積, 同化能率及び呼吸能率に及ぼす影響. (II) 受光態勢並に物質生産経過に及ぼす窒素条件の影響について. 日作紀 26: 165—175.
12. ———・岡 三徳・梶 和一 1983. 暖地における水稻品種の物質生産に関する研究. 第1報 明治期以降の新旧品種の乾物生産特性. 日作紀 52: 299—306.
13. 内田直次・伊藤亮一・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1報 イネ葉の発達過程における変化. 日作紀 49: 127—134.
14. ———・和田義春・村田吉男 1982. ————. 第2報 イネ葉の老化過程に及ぼす窒素欠乏の影響. 日作紀 51: 577—583.
15. Yoshida, R. and T. Oritani 1974. Studies on nitrogen metabolism in crop plants. XIII. Effects of nitrogen top-dressing on cytokinin content in the root exudate of rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 43: 47—51.