

## イネの対肥料反応性に関する研究

江原 宏  
三重大学生物資源学部

### Fundamental Growth Response to Fertilizer in Rice Plants

Hiroshi EHARA  
Faculty of Bioresources, Mie University

#### Abstract

The principal subject to establish systematized techniques in low input rice cultivation is to improve the efficiency of dry matter production to the amount of applied fertilizer. To clarify the primary essentials so as to improve the production efficiency and the characteristics for which rice plant must have a higher production efficiency to the amount of fertilizer applied, the fundamental response to fertilizer regarding the process of individual growth and morphogenesis of the leaf blades of rice plants was investigated in this study.

#### I. Various Differences in the Growth Rate at the Seedling Stage

The various differences in growth rate and its related characteristics at the seedling stage were examined using 35 rice varieties of different ecotypes and growth types. They were grown until the 8.5-leaf stage under 7 levels of nutrient concentrations of the Kimura B culture solution. Distinctive differences were found particularly in the dry matter increase ( $\Delta W$ ), relative growth rate (RGR) and net assimilation rate (NAR). Several varieties always showed a higher value of  $\Delta W$  for all nutrient levels. Also highly positive correlations were found between  $\Delta W$  and RGR, RGR and NAR, and NAR and the nitrogen content per leaf area (NCLA), while being highly significantly negative between NAR and SLA, and NCLA and SLA for all nutrient levels. However, NAR did not correlate with the nitrogen content per leaf dry weight (NCLW). Based on these results, NCLA was specified as a very important factor related to various differences in the growth rate. Consequently, it was concluded that the high ability to increase NCLA is one of the most important characteristics for high growth rate at lower nutrient levels, as well as at higher levels where SLA has a tendency to increase. However, neither ecotypes nor the growth type corresponded with these characteristics.

#### II. Types of the Fundamental Growth Response During the Seedling Stage

Fundamental growth response to fertilizer and low- and high-fertilizer-response characteristics in rice plants were examined using 35 rice varieties of different ecotypes and growth types, which were grown until the 8.5-leaf stage under seven levels of nutrient concentrations of the Kimura B culture solution. Though various differences in the response of RGR to fertilizers were not observed clearly before the 6.5-leaf stage, four types of responses

were observed during the following grown stage. They were based on the changes in the specific leaf area (SLA) and nitrogen content per leaf area (NCLA), which showed four typical patterns to the nutrient levels. The critical concentration of the nutrients and response intensity with the increase in nutrient concentration in the types of RGR response to fertilization indicated the concentration of culture solution which SLA increase depressed and the degree of NCLA increase, respectively. Moreover, it was clarified that change in SLA and NCLA affected the photosynthetic rate of a single leaf with a change in CO<sub>2</sub> diffusion resistance through the stomata and in the mesophyll. On the other hand, three patterns to nutrient level were observed in nitrogen content per leaf dry weight (NCLW). These results show that both high NCLW and NCLA under a low nutrient level, being found to a small extent in indica rice, are important characteristics for low-fertilizer-response varieties, while higher stable RGR with a small increase of SLA under a high nutrient level, being seen in most of japonica rice, is for high-fertilizer-response ones. As a result of simulation in case SLA did not change in three various groups which SLA was easy to increase and NCLA was hard to increase, it was presumed that the production efficiency increased by 30–40%. Then, utility of heightening NCLA without SLA increase was pointed out.

### III. Various Differences in Morphological Change in Leaf Blade by Different Nutrient Concentrations of the Culture Solution in Rice Seedlings

To clarify the internal leaf morphology concerned with various differences in specific leaf area (SLA) response to concentrations of a culture solution during the seedling stage, various differences in leaf morphological change with the advance of leaf position and in the response of leaf morphogenesis to nutrient concentrations were investigated. Vascular bundle number (VBN) in the transverse section of leaf blade and leaf width increased as the position advanced, but VBN did not increase with leaf width. Increase in leaf length with the advance in position was greatest in NNN-type wherein the nitrogen content per leaf area (NCLA) increased but SLA did not increase as the nutrient concentration increased. The increase in VBN and leaf width in NNN-type were less than the others. However, Dular was an exception, which was a variety in SSN-type wherein SLA increased with the nutrient concentration, the VBN did not increase with the nutrient concentration and was much more than others for all concentrations. In the relationship between leaf width and length, leaf area expansion of NNN-type depended on leaf length, but others depended on the leaf width increase. From these results, it became clear that SLA increased when fertilization was heavily applied in the varieties having many VBN by nature, and showing a remarkable increase of VBN in response to the increase in fertilizer. Then, presumably, to improve efficiently rice productive ability in connection with fertilization, it is important that varieties have certain characteristics, i.e. VBN and leaf width do not increase, leaf area expansion depending on the increase in leaf length, and moreover, leaves remain erect even under heavy fertilization.

### IV. Effect of the High Nitrogen Treatment Prior to Transplanting on the Growth and Yield in Rice

The effect of temporally high N application was investigated to develop a fertilization method that increases the N content per leaf area (NCLA) without increasing of specific leaf area. The change in N content of the seedlings treated with high N concentration (230, 1150, 2300, 4600, 11500 and 23000ppm) for 12–48 hrs, the effect of this treatment prior to transplanting on the growth and yield were analyzed. The result showed that the treatment with 2300ppmN for 12 hrs did not affect leaf thickness, but increased NCLA by 40%. Seedlings

pretreated and planted to a lower level of the basal dressing showed remarkable enhancement of net assimilation rate, relative growth rate (RGR) and relative leaf growth rate. As a result of the measurement of the photosynthetic and respiration rates in plants, an increase in the photosynthetic rate with this treatment was confirmed. From the result of field trial under a lower level of soil fertility, various differences were detected in this treatment, such as a dry matter increased of 5–90%, tiller number increased of 10–90% during the early stage of growth. However, this treatment had no effect on plant length for any of varieties. It was considered that this treatment influenced growth directly for 3 weeks, due to the change in RGR. Moreover, increased tillers were lower order ones which were to be productive tillers, clearly, the increasing of tiller number caused a yield increase through an increase in the spikelet number per hill.

**Key words:** Dry matter productivity · Fertilizer response · Leaf blade morphology · Nitrogen content · Rice.

## 目 次

	および移植後の生育に及ぼす影響	35
	材料と方法	35
	結果と考察	36
第1章 緒 論		3
第2章 幼苗期における生長速度の品種間差異		5
第1節 生長速度の品種間差異に係わる要因の解析		7
材料と方法		7
結果と考察		7
第2節 各生長パラメーターにおける品種間変異		12
材料と方法		12
結果と考察		12
摘 要		13
第3章 幼苗の対肥料反応型について		13
第1節 対肥料反応の品種間差異とその関連形質		14
材料と方法		14
結果と考察		14
第2節 少肥向き、多肥向き品種の特性		20
材料と方法		20
結果と考察		20
第3節 個葉の光合成機能からみた対肥料反応		21
材料と方法		21
結果と考察		23
第4節 対肥料反応成立のメカニズム		25
材料と方法		25
結果と考察		25
摘 要		26
第4章 幼苗期における葉身形態形成の品種間差異		27
第1節 葉位の進行に伴う葉身形態変化の品種間差異		27
材料と方法		28
結果と考察		28
第2節 培養液濃度に対する葉身形態形成の品種間差異		30
材料と方法		30
結果と考察		30
摘 要		32
第5章 移植直前の高窒素濃度処理が移植後の生育		
および収量に及ぼす影響		32
第1節 短期間の高窒素濃度処理による葉身の		
形態と窒素濃度の変化		33
材料と方法		33
結果と考察		33
第2節 一時的な高窒素濃度処理が光合成、呼吸		
	第3節 農業形質への影響と生育促進効果の	
	持続期間について	38
	材料と方法	38
	結果と考察	39
	第4節 収量形質に及ぼす影響	40
	材料と方法	41
	結果と考察	41
	摘 要	43
	第6章 総合考察	43
	引用文献	46
	第1章 緒 論	
	低コスト稲作においては、必要最小限の資本投入でいかに多くの収量を得るかが要点となる。その方策として、施肥管理技術の改善や少肥多収栽培技術の開発を指向する上では、イネ品種の施肥量に対する反応特性を明確にし、有用形質の利用を図ることが重要な課題の一つと考えられる。	
	品種の施肥量に対する反応性については、従来「耐肥性」あるいは「肥料反応性」という用語が用いられ、一般には、多肥条件下で耐病性や耐倒伏性等を含めて成立する収量性を、すなわち、窒素施肥量を増した場合の籾収量の多少を、また、狭義には多肥条件に対する品種の形態的、生理的反応特性を示す用語として使用されてきた <sup>3,83)</sup> 。そして、イネ品種の肥料反応に関するこれまでの研究では、収量性を目安に耐肥性の強弱を仕分けた数品種の生育特性を比較した報告 <sup>3,62,63,73,78)</sup> や、インド型、日本型など生態型 <sup>6,7,32,43,49,54,69,80,81)</sup> 、あるいは草型などその他の形質 <sup>8,15,27,28,30,42,45,48,59,77,88,96,105)</sup> が典型的	

に異なる数品種について、増肥窒素の効果の違いを検討した報告が極めて数多い。しかしながら、多収の追求から多肥条件下における収量性の向上を前提とした研究がほとんどで、特に倒伏性に焦点を当てた研究が多く、少肥条件を含めて施肥量を変えた場合でも比較的少数の品種を用いて、あるいは比較的少ない施肥段階を設けて実施された研究が多く、施肥量に対する生育の変化が反応パターンとして理解できるほど細かく施肥段階を設けた上で、幅広くイネ品種の肥料反応を扱った研究は見当たらない。一方、低コスト栽培あるいは少肥栽培を考える上で大いに注目され、少肥向き、多肥向きという用語で表現されている品種生態に関しても、一般に少肥条件下でも収量が比較的低下しない品種が少肥向き、多肥条件下での収量が高い品種が多肥向き品種<sup>82,84)</sup>とされているのみで、それぞれの条件下において、多収に向けて稲体が具備すべき特性については、必ずしも明確になっていない。

ところで、施肥量と収量の関係からは、施肥量当たりの生産収量、すなわち施肥生産効率が施肥量の増大につれて著しく低下すること、また、少肥向き、多肥向きの品種の間では、少肥条件下における少肥向き品種の施肥生産効率が高く、増肥にともなう低下がより著しいことが認められる(第1—1図)。同様の傾向は施肥量に対する乾物生産効率においても認められ<sup>10)</sup>(第1—2図)、低コスト稲作あるいは少肥多収栽培を指向する上では、少肥条件下において生産効率に品種間差異をもたらしている要因と、施肥にともなう生産効率が低下する原因の解明を通じた施肥生産効率の改善が、重要な課題であることを示しているものと理解される。

本研究では、このような観点から、「対肥料反応性」という用語を用い、多肥を前提とした従来の耐肥性あるいは肥料反応性とは区別し、施肥生産効率の向上を図る上での基本的要件と、高い施肥生産効率を有する上で稲体が具備すべき特性を明確にすることを目的として、個体の生長および葉身の形態形成過程におけるイネ品種の対肥料反応性を明確にするとともに、少肥移植栽培における施肥生産効率を高め得る施肥法の検討を行った。

第2章および第3章では、インド型、日本型品種からなる、耐肥性、草型、生育日数、耐乾性および耐塩性程度の異なるイネ35品種を、7段階の培養液濃度条件下で水耕栽培し、培養液濃度に対する幼苗期の生育反応の品

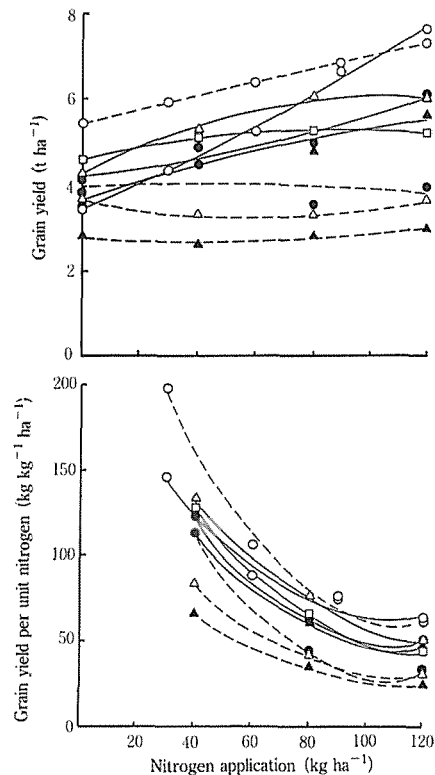


Fig. 1-1. Relationship between nitrogen application and grain yield, production efficiency (Drawn from Tanaka et al. 1964, 1968).

—○: Tainan No. 3, —●: Yukara, —△: Mimasari, —▲: Fukoku, —□: Eiko, .....○: Peta, .....●: Bozu No. 6, .....△: Tanshinwase, .....▲: Akage.

種間差とその原因について調査検討した。とくに、第2章では、生長速度の大小に焦点を当て、生長速度の品種間差とそれに係わる要因の解析を行い、第3章では、培養液濃度に対する各品種の生長パラメーターおよび光合成機能の変化に焦点を当て、幼苗期のイネの生育として、どのような対肥料反応を示す品種があるのか、その反応型の差異をもたらす形質は何であるのかを明らかにするとともに、少肥向き、多肥向き品種の具備すべき基本的な形質について、また、従来から概念的に用いられてきた窒素吸収力および窒素保持力の内容について論じた。さらに、それらの結果に基づいてイネの対肥料反応成立のメカニズムをまとめ、施肥生産効率の改善を指向する上での基本的要件について論じた。第4章では、多肥条

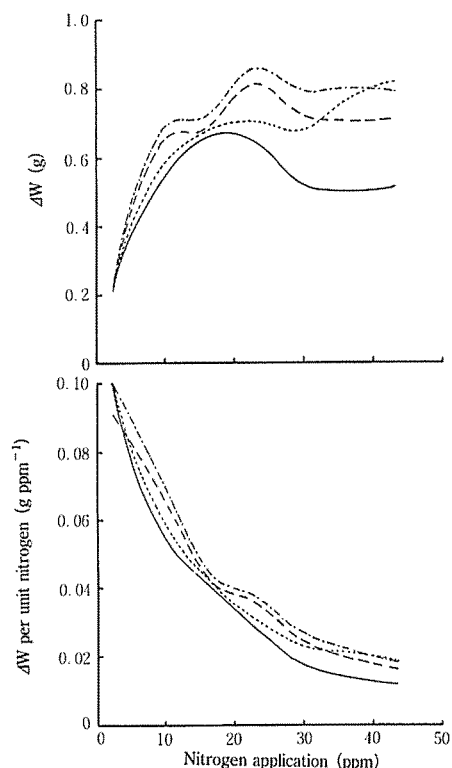


Fig. 1-2. Relationship between nitrogen application and  $\Delta W$ , growth efficiency in rice seedlings grown for 33 days from germination under solution culture (Drawn from Ehara et al. 1990). Kimura B solution (pH 5.5) was used. —: Group A, ----: Group B, - · - ·: Group C, ·····: Group D.

件下において葉構造が変化し易い品種の有する葉身形態形成上の特性を明らかにするために、葉位の進行にともなう葉身形態の変化の品種間差異、および培養液濃度の上昇に対する葉身形態変化の品種間差異を調査した。第5章では、葉身の形態的な変化を引き起こさないで光合成機能を向上させる肥培管理の方法の開発を指向し、一時的に高濃度の窒素肥料を施用した場合の効果について、短期間の高窒素濃度処理による苗の体内窒素濃度の変化を調査するとともに、移植直前の高窒素濃度処理が移植後の生育および収量に及ぼす影響について検討した。そして、第6章では、各章の結果をふまえ、少肥栽培法を開発する上での施肥生産効率改善の重要性と少肥向き、多肥向き品種の具備すべき特性、栄養生長期におけるイネの対肥料反応型の分類とその成立のメカニズムおよび

個葉の光合成機能の向上について論じ、さらには移植栽培において施肥生産効率を高め得る上での具体的な肥培管理の方法を提起した。

本研究を企画し、実施して取りまとめるにあたって、終始ご懇篤なるご指導を賜った、恩師、岡山大学名誉教授小合龍夫博士に衷心から感謝を捧げる次第である。また、本研究の企画、遂行、取りまとめにあたって、格別のご指導を賜った岡山大学助教授土屋幹夫博士に深甚なる感謝の意を表す。また、本研究の遂行にあたり、終始懇切なご助言を戴いた岡山大学教授熊野誠一博士、日本大学教授廣瀬昌平博士、京都大学教授高村奉樹博士に心から感謝申し上げる。さらに、分析等にあたっては、岡山大学教授黒田俊郎博士、同大学助教授久保田尚浩博士、同大学助教授沖陽子博士にご指導を戴いた。ここに記して厚くお礼申し上げる。また、終始協力の労を惜しまず、多大なご支援を戴いた岡山大学農学部作物機能学研究室の大学院生、学生諸氏に深く感謝の意を表す。最後に、圃場試験にあたりご協力戴いた日本植物調節剤研究協会研究所の関係各位、本稿の公表にあたりご支援を頂いた元三重大大学教授三石昭三博士、三重大学助教授森田脩博士並びに助教授後藤正和博士に謝意を表す。

## 第2章 幼苗期における生長速度の品種間差異

馬場<sup>3)</sup>は、耐肥性の小さい品種は、瘦地や肥料の少ない条件では耐肥性の大きい品種に比べて、その少量の窒素で体をつくる働きが大きく、茎葉が伸びて葉面積も大きくなり、稈も穂も伸びて収量があり、少肥向であるとしている。また、角田<sup>90,91,96)</sup>は、極少肥向品種は少肥条件、とくに土壤中の可給態窒素濃度が低い場合の窒素吸収力が極めて強いと述べている。これらの知見は、少肥向品種のもつ形質の有用性を示唆するとともに、将来、少肥条件下においても肥料を有効に利用できる品種の育成や、より高度な施肥技術の開発を成し得る可能性を示唆しているものとして注目される。

したがって、低コスト稲作技術の確立が急務とされている現在においては、従来の耐肥性あるいは肥料反応性とは異なる、より基礎的な意味でのイネ品種の肥料反応性の解明が重要な課題と考えられ、具体的には、多数の品種を対象として幅広く肥料反応の差異を調査し、その

Table 2-1 List of rice varieties and line used

Designation	Growth duration <sup>1)</sup> (d)	Seed weight (mg)	Plant type <sup>2)</sup>	Tillering habit	Fertilizer responsiveness <sup>3)</sup>	Remarks <sup>4)</sup>
Indica						
IR28	106	23.2	SN	Med.	High	Drought-SV, Salt-SV
IR58	106	23.8	N	High	High	Drought-TV
IR60	106	21.8	N	High	High	
IR50	108	20.3	N	High	High	Salt-SV
IR52	108	24.5	SN	High	Med.	Drought-TV, Salt-MV
IR38	119	23.7	IM	High	High	Salt-SV
IR46	119	17.1	SW	High	Low	Drought-MV
H4	121	24.8	W	Med.	Low	Salt-MV
BPI-76	122	21.5	W	Med.	Low	Drought-MV
Azucena	124	31.8	SW	Low	High	Salt-SV
Binato	126	24.8	W	Mid.	Low	Salt-SV
C22	130	21.2	W	Low	Low	
IR32	134	23.0	IM	Low	High	Salt-MV
IR42	137	19.0	SW	Med.	High	Salt-MV
Peta	137	22.3	W	Med.	Low	
IR4595-4-1-13		24.9	IM	High		Salt-TV
Dular	140	24.6	W	Low		Drought-TV
Kala-Rata 1-24		21.4	W	Med.		Salt-TV
CP231		17.1		Low		
BR4-10		19.9	SW	Med.		
Pokkali		29.1	W	Med.		Salt-TV
Nona Bokra		23.0	W	Med.		Salt-TV
Japonica						
Rikuto Norin 21	141	28.2	SN	Med.		Drought-MV
Horei	147	27.0	IM	Low		Drought-SV
Koganemasari	152	25.2	SW	Low		Drought-MV
Toyonishiki	154	26.8	IM	Low		Drought-SV
Yamabiko	159	29.0	IM	Med.		Dalt-MV
Norin 22	160	26.8	W	Med.	Med.	Drought-MV
Toyohatamochi	161	27.8	W	Low		Drought-TV
Esoshimamochi	161	31.3	N	High		Drought-SV
Tsukubahatamochi	161	29.7	N	Med.		Drought-MV
Akebono	162	29.5	IM	Low		
Asahi	162	26.0	IM	Med.		Drought-MV
Omachi	162	29.1	W	Med.	Low	Drought-MV
Rikuto Norin 12		28.2	W	Low		Drought-MV

<sup>1),2)</sup> Growth duration and plant type were according to the paper of Tsuchiya<sup>87),88)</sup>, the list of recommended rice varieties by the Ministry of Agriculture, Forestry and Fishery of Japan<sup>57)</sup>.

N: Panicle number type, SN: semi-panicle-number type, IM: intermediate type, SW: semi-panicle-weight type, W: panicle weight type.

<sup>3)</sup> Fertilizer responsiveness was evaluated according to IRRI annual report, the paper of Shi et al.<sup>72)</sup> and Baba<sup>3)</sup>.

<sup>4)</sup> Drought and salt tolerance were evaluated according to the paper of Ichwantoari et al.<sup>18)</sup>, IRRI annual report<sup>23,26)</sup>. TV: tolerant variety, MV: moderately tolerant variety, SV: sensitive variety.

差異の生じている原因を解明することを通じて、少肥多収性イネ品種の具備すべき形質を明確にする必要があるものと考えられる。

本章では、このような観点から、生長速度の大小に焦点を当て、イネ品種の中で生長速度に少なくともどの程度の差異があり、その差異が施肥量条件によってどのように変化するのか、そして、どのような性質をもつ品種の生長速度がどのような施肥量条件において高いのかを明確にすることを目的とした。そのため、耐肥性、草型、生育日数、耐乾性および耐塩性程度の異なるインド型、日本型品種から成るイネ35品種を、7段階の培養液濃度条件下で水耕栽培し、各培養液濃度下における幼苗期の生長速度の品種間差とそれに係わる要因について解析するとともに、従来の品種分類との対応関係について検討した。

### 第1節 生長速度の品種間差異に係わる要因の解析

本節ではイネの生長速度の品種間差異とその差異の生じている原因について検討した。

#### 材料と方法

実験は、岡山大学農学部研究圃場内の、両側面を開放としたビニールハウス内で実施し、日本型13品種、インド型改良16品種およびインド型在来6品種から成る生育日数、草型<sup>57,87,88)</sup>、耐肥性<sup>3,22,72)</sup>、耐乾性および耐塩性程度<sup>18,23,26)</sup>の異なるイネ35品種(水稲32品種、陸稲3品種)を供試した(第2—1表)。各品種の種子は消毒を行った後、発芽を揃えるために18°Cで20時間、20°Cで30時間、30°Cで12時間吸水させ、いわゆるハトムネ状態にまで発芽したものを実験に用いた。インド型在来品種については種子消毒に先立ち50°Cで4日間、休眠打破を行った。培養には、直径1 cmの穴を3×4 cmの間隔で開け、裏面にサラネットを貼った厚さ5 mmの塩ビ板(82×142 cm)を240 l入りプラスチックバットに取り付けた容器を用いた。1987年6月25日に、塩ビ板の各穴に1粒ずつ播種し、細粒の水田土壌を穴に充填し、覆土した。バットには塩ビ板と液面の間に5 mm程度の空間が残るように水道水を入れ、コンプレッサーで通気し、塩ビ板の下面より常時加湿するとともに、土壌表面からも霧吹きによって、適宜、灌水した。3日後の第2葉抽出時(6月28日)からは、水道水を培養液に交換

し、木村氏B液の基準濃度を100%とした、濃度の異なる7区(10, 40, 70, 100, 130, 160, 190 %区)を設けて水耕栽培した。その後、培養液の交換は7日毎に行い、培養液のpHは2日毎にpH 5.5に調整した。なお、実験期間中のビニールハウス内の温度および湿度の推移は、草高とはほぼ同じ高さに設置した自記温湿度計(竹田計器製)で測定し、日平均温度および湿度は、午前0時を起点とした3時間毎の測定値の平均値で表した。

発芽後23日(6.5葉期)および33日目(8.5葉期)に、濃度区別に各品種10個体をサンプリングし、分けつ数、葉面積、部位別乾物重を調査した。そして、これらのデータをもとに、発芽後23日間および発芽後23日から33日までの10日間について2回の生長解析<sup>107)</sup>を行った。また、実験終了時の試料の葉身については、葉面積当たりクロロフィル含有量、乾物重当りの全窒素および全炭素含有率を測定した。葉面積の測定は自動面積計(林電工AAM-7型)を用いて行い、クロロフィル含有量は、各区2個体の完全に展開した最上位の葉身の中央部からとった葉片を測定に供し、分光光度計(HITACHI Model 100-1U Spectrophotometer)を用いてMackinney法<sup>40)</sup>により測定した。また全窒素、全炭素含有率は、乾物重の測定を終わった10個体の葉身全部を粉碎混合し、CNコーダー(Yanaco MT-600型)により測定した。

#### 結果と考察

第2—1図に、実験を実施したビニールハウス内の温度、湿度の推移を示したが、幼苗期のイネの生育環境としては、概ね支障のない温度、湿度条件であったと考えられた。

実験期間中の乾物増加量( $\Delta W$ )には品種間差が認められ、40%以上の濃度区で、その差異が顕著であった(第2—2図)。とくに、Binato, Pokkali, BR 4-10、およびKala-Rata 1-24の4品種は、培養液濃度が異なっても、常に増加量大の品種群を、一方、アケボノ, IR32, IR42, CP231 およびトヨハタモチの5品種は常に増加量小の品種群を構成していた。各培養液濃度区における最大と最小の乾物増加量の比は、5~9倍に達し、この時期の生育量の品種間差が極めて大であることが明らかになった。

ところで、幼苗期の生育には、種子重あるいは胚および胚乳の大きさの差異が関与していることが知られてお

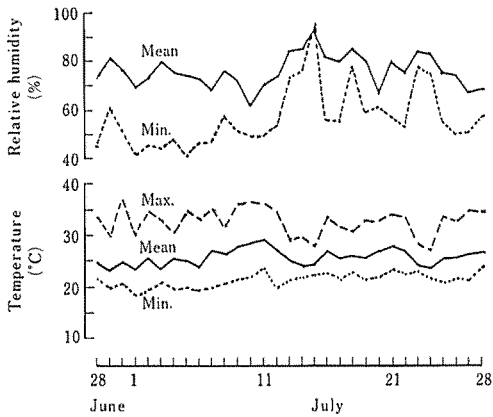


Fig. 2-1. Change of air temperature and relative humidity in vinyl house.

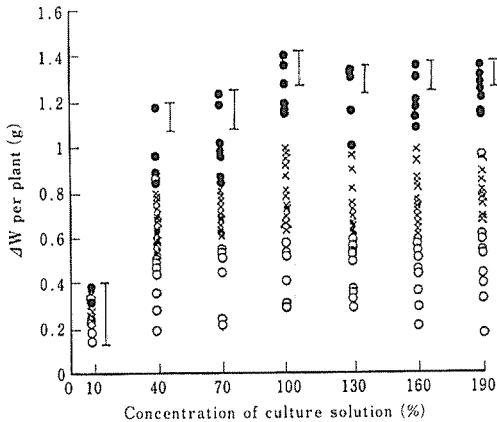


Fig. 2-2. Varietal difference of  $\Delta W$  in rice seedling grown for 33 days from germination under different nutrient concentration.

Varieties are grouped into three according to the value of  $\Delta W$ /plant at standard nutrient concentration: large- $\Delta W$  (●),  $1 \text{ g} \leq \Delta W$ ; medium- $\Delta W$  (×),  $0.6 \leq \Delta W < 1 \text{ g}$ ; and small- $\Delta W$  (○),  $\Delta W < 0.6 \text{ g}$ . Bars indicate L.S.D. ( $P=0.05$ ).

り<sup>1)</sup>, この時期の乾物増加の品種間差を検討するにあたっては、この点を明確にしておく必要がある。そこで、本実験の生育調査の中では、種子重の差異の影響が現れ易いと考えられる発芽後23日間について、 $\Delta W$ と1粒重および $\Delta W$ と相対生長率 (Relative growth rate: RGR; 乾物重の初期値を1粒重として算出した) との相関係数を求めた (第2—2表)。その結果は、どの濃度区にお

Table 2-2 Correlation coefficients between  $\Delta W$  for 23 days from germination and seed weight, RGR under different nutrient concentrations

Concentration (%)	Seed wt.	RGR
10	0.169 <sup>NS</sup>	0.673**
40	0.204 <sup>NS</sup>	0.873**
70	-0.068 <sup>NS</sup>	0.897**
100	0.070 <sup>NS</sup>	0.901**
130	-0.008 <sup>NS</sup>	0.863**
160	0.256 <sup>NS</sup>	0.839**
190	0.117 <sup>NS</sup>	0.877**

Data of RGR are from the 1st growth analysis for 23 days after germination.

\*\* : significant at 1% level,

NS : not significant.

いても、 $\Delta W$ の品種間差が1粒重ではなくRGRの差異に基づいていることを示し、第2—2図に示した発芽後33日間の $\Delta W$ の品種間差も、1粒重ではなくRGRの差異に基づいているものと考えられた。したがって次に、RGRに品種間差異の生じている理由を、発芽後23日間を対象にして、RGRを純同化率 (Net assimilation rate: NAR) と葉面積比 (Leaf area ratio: LAR) に分けて検討した (第2—3図)。この期間のNARを求めるにあたっては、葉面積の初期値が無いため、葉積をもとにNARを算出し、LARはRGRをNARで除すことによって算出した<sup>37)</sup>。その結果、品種および濃度区を含めた全体に、NARとLARの間に負の相関関係が認められる中で<sup>5)</sup>、 $\Delta W$ の大きい品種群では $\Delta W$ が小さい品種群に比べ、LARが大であっても、NARが比較的高く維持されていることが明らかになり、このことが $\Delta W$ の大きい品種群のRGRが大きくなる原因と考えられた。そして、LARが大であってもNARが高いこの特性は、葉重比 (Leaf weight ratio: LWR) が大でも、比葉面積 (Specific leaf area: SLA) が比較的小さい性質に基づいているものと考えられた (第2—4図)。

発芽後23日から33日までの10日間を対象とした第2回目の生長解析の結果においても、NARとLAR、LWRとSLAの関係に同様のことが認められたことから、実験終了時に測定した葉身の乾物重当り窒素含有量 (Nitrogen content per leaf weight: NCLW) とSLAの関



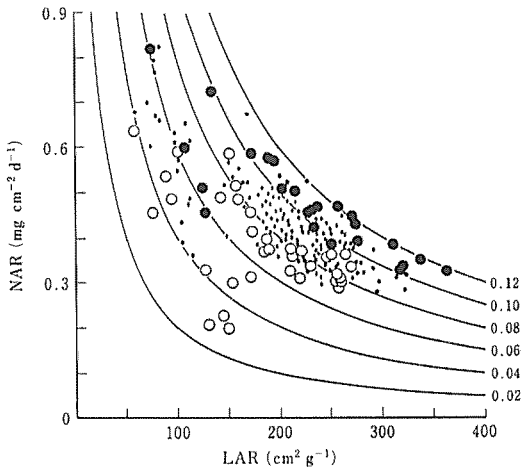


Fig. 2-3. Comparison of three varietal groups in the composition of RGR.

Data of RGR, NAR and LAR are from the 1st growth analysis for 23 days after germination. Curved lines indicate RGR ( $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ). Varieties are grouped into three: large- $\Delta W$  group ( $\bullet$ ); medium- $\Delta W$  group ( $\cdot$ ); and small- $\Delta W$  group ( $\circ$ ) as shown in Fig. 2-2.

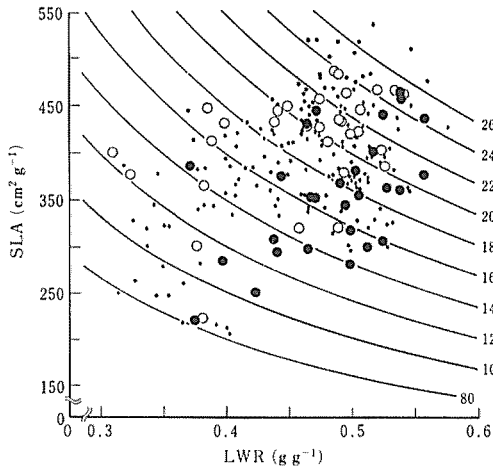


Fig. 2-4. Comparison of three varietal groups in the composition of LAR.

Data of LAR, LWR and SLA are from the 1st growth analysis. Curved lines indicate LAR ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ). Symbols are the same as those in Fig. 2-3.

係を検討した。その結果、 $\Delta W$  の大きい品種群では  $\Delta W$  の小さい品種群に比較して、NCLW が増大しても、

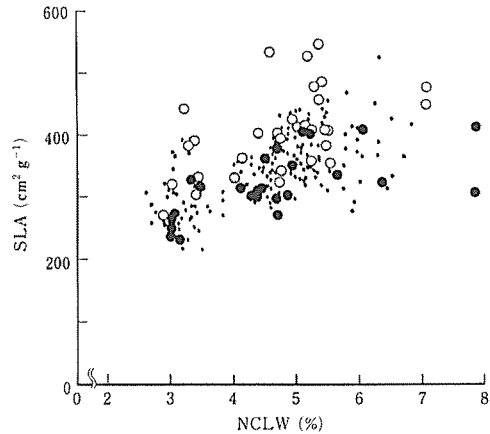


Fig. 2-5. Comparison of three varietal groups in the relationship between N content in leaf blade and SLA.

Symbols are the same as those in Fig. 2-3.

SLA が小さいことが明らかになり、NAR と葉面積当り窒素含有量 (Nitrogen content per leaf area: NCLA) との関連が窺われた (第 2—5 図)。

そこで、NCLW, NCLA, クロロフィル含有量および SLA と NAR の関係を調べた結果、どの培養液濃度区においても、NAR は NCLW ではなく、NCLA との高い正の相関関係を有していることが明確になるとともに、NCLA と NAR の関係における回帰直線の傾きは培養液濃度 10% および 40% で大きく、それ以上の濃度では同程度で小さいこと、すなわち、NCLA に対する NAR の増加率は低培養液濃度条件下で高いことが明らかになった (第 2—3 表, 第 2—6 図)。この差異の原因については、必ずしも明確ではないが、低培養液濃度では個体の非光合成器官/光合成器官の比 (C/F 比) が小さく、とくに根部の割合が大であったことから、シンクがソースに対して大であるために、換言すれば、いわゆるシンク効果によって単位 NCLA 当たりの NAR が高まったものと推察された (第 2—7 図)。従来、C/F 比と NAR の間には一定の関係がみられないとする報告<sup>19)</sup>があるが、この結果は、本実験でも NAR にほとんど変化が認められなかった C/F 比 0.8—1.1 の範囲において得られたものであり、両結果は矛盾しないものと考えられる。

何れにせよ、NCLA と NAR の間に有意に高い正の相関関係が認められたことは、NAR が高く維持される上では、葉面積拡大の際に、葉身乾物重当たりの窒素含有

Table 2-3 Correlation coefficients between NAR and the content of some leaf constituents under different nutrient concentrations

Concentration (%)	NCLW	Chlorophyll content <sup>1)</sup>	NCLA	SLA
10	0.199 <sup>NS</sup>	0.095 <sup>NS</sup>	0.589**	-0.466**
40	-0.305 <sup>NS</sup>	0.204 <sup>NS</sup>	0.705**	-0.508**
70	-0.286 <sup>NS</sup>	0.246 <sup>NS</sup>	0.485**	-0.568**
100	-0.405*	0.176 <sup>NS</sup>	0.601**	-0.682**
130	0.212 <sup>NS</sup>	0.333*	0.722**	-0.672**
160	-0.057 <sup>NS</sup>	0.138 <sup>NS</sup>	0.531**	-0.558**
190	-0.217 <sup>NS</sup>	0.006 <sup>NS</sup>	0.515**	-0.666**

<sup>1)</sup> Chlorophyll content per leaf area.

Data of NAR and SLA are from the 2nd growth analysis.

\*, \*\*: significant at 5%, 1%, level.

NS: not significant.

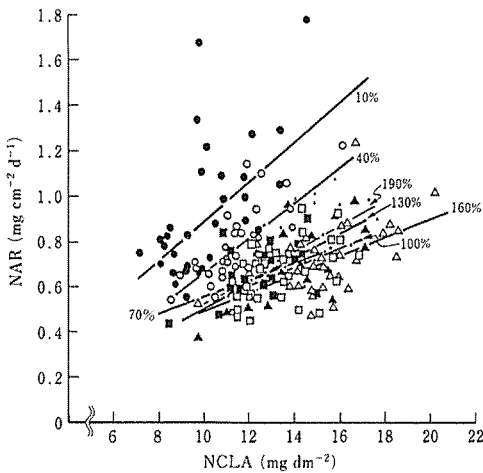


Fig. 2-6. Relationship between NCLA and NAR under different nutrient concentrations.

Slopes of the regression equations are 8.76 at 10% (●), 7.73 at 40% (○), 3.75 at 70% (■), 4.25 at 100% (□), 5.25 at 130% (▲), 4.12 at 160% (△) and 5.49 at 190% (·) levels of standard nutrient concentration, respectively.

量ではなく、葉面積当たりの窒素含有量が高く維持されていることが重要であることを示すものである。このことは、イネ葉身の窒素含有量が可溶性蛋白含有量、および RuBP carboxylase (RuBpc) 活性と高い正の相関関係

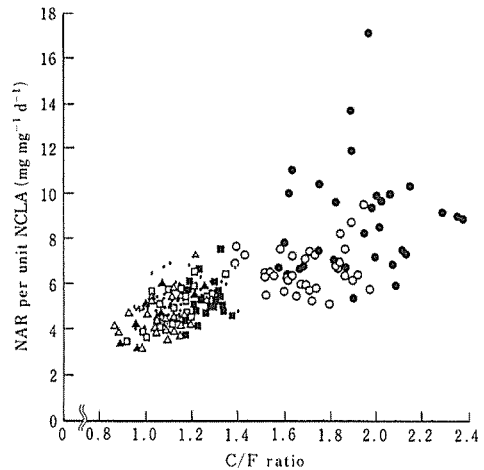


Fig. 2-7. Relationship between C/F ratio and NAR per unit NCLA under different nutrient concentrations.

Symbols are the same as those in Fig. 2-6.

にあること<sup>31,68)</sup>からすると、いわゆる従来から使用されてい「窒素保持力」という概念に対して実態を付与するものと考えられ、極めて注目される点である。一方、NCLA と同じ単位葉面積当たりであっても、クロロフィル含有量と NAR との間に密接な正の相関関係が認められなかったことは、品種が異なればクロロフィル含有量の多少によって栄養状態の診断が同じ含有量基準を用いてはできないことを示している。この点に関して、内田<sup>98)</sup>は、温度、培養液窒素濃度および光強度を変えて育成したイネの個葉光合成能力が、クロロフィル含有量よりも全窒素含有量や可溶性タンパク含有量、Fraction I 蛋白質含有量とより高い正の相関を示すことを、また坂<sup>68)</sup>は、光合成速度と高い正の相関を示す RuBpc 活性とクロロフィル含有量の間の相関関係は生育時期で異なり、栄養生長期では有意な相関が認められないことを明らかにしている。したがって、これらの結果を考え合わせると、葉面積当たり窒素含有量は、将来、品種の違いを含めて稲体の栄養診断を可能とする手法を確立する上での有望な指標の一つといえ、この意味においても注目すべき重要な形質といえよう。

以上の結果から、幼苗期の生長速度の大きい品種の特徴を取りまとめて表現すれば、葉面積の拡大を葉身の薄化に依存するのではなく、葉身への高い乾物分配率に依存し、葉面積当たり窒素含有量が高く、光合成関連酵素

活性の高い葉身を展開する特性を有しているものといえる。そして、少肥条件下においてもこの特性を有する品種の生長速度が大であったことから、この特性が少肥向き品種の具備すべき要件の一つであることが指摘された。

## 第2節 各生長パラメーターにおける品種間変異

前節において、幼苗期における生長速度には培養液濃度が異なっても変わらない品種間差異があることが明らかになったことから、本節では、生長速度に係わる各パラメーターの品種間の変異、およびそれらの変異と従来の品種分類との対応関係について検討した。

## 材料と方法

前節の調査によって得られた各培養液濃度区における発芽後33日の乾物増加量 ( $\Delta W$ )、発芽後22日から33日までの10日間の相対生長率 (RGR)、純同化率 (NAR)、葉面積比 (LAR)、比葉面積 (SLA)、葉重比 (LWR)、および発芽後33日目における第2回目のサンプリング試料の葉面積当たり窒素含有量 (NCLA)、葉身乾物重当たり窒素含有量 (NCLW)、葉面積当たり炭素含有量 (Carbon content per leaf area: CCLA)、葉身乾物重当たり炭素含有量 (Carbon content per leaf weight: CCLW) のデータについて、それぞれ最大であった品種と最小であった品種の値を比較するとともに、最大値と最小値の比を求めて、各生長パラメーターの品種間での生長パラメーターの変異幅を検討した。また、品種の生長速度の大小関係と極めて密接な関係を有する NCLA および SLA と、インド型、日本型の別、従来の耐肥性程度、穂数型、穂重型、生育日数の別との対応関係について検討した。

## 結果と考察

第2—4表には、品種間での各生長パラメーターの変異幅を検討するために、培養液濃度区別にその最大値、最小値および両者の比を示した。発芽後33日間の  $\Delta W$  では最大約9倍、RGR、NAR、LAR、SLAとNCLAでは2—3倍の品種間差異があることが明確になるとともに、LWR および NCLW における品種間変異は他のパラメーターに比較して小さいことが明らかになった。本実験で用いた35品種の中でも、RGR、NAR、LAR、SLA および NCLA に、この程度の大きな品種間差異があっ

Table 2-4 Range of varietal difference in growth parameters under different nutrient concentrations

Growth parameter	10%		40%		70%		100%		130%		160%		190%								
	Max. (a)	Min. (b)	Max. (a)	Min. (b)	Max. (a)	Min. (b)	Max. (a)	Min. (b)	Max. (a)	Min. (b)	Max. (a)	Min. (b)	Max. (a)	Min. (b)							
$\Delta W$	0.358	0.123	2.91	1.141	0.163	7.00	1.203	0.199	6.05	1.371	0.266	5.15	1.311	0.263	4.99	1.344	0.184	7.30	1.326	0.150	8.84
RGR	0.122	0.055	2.22	0.126	0.064	1.97	0.143	0.091	1.57	0.143	0.084	1.70	0.160	0.091	1.76	0.180	0.102	1.77	0.177	0.115	1.54
NAR	1.774	0.566	3.13	1.233	0.547	2.25	0.902	0.433	2.08	0.945	0.477	1.98	0.978	0.374	2.62	1.230	0.474	2.60	1.072	0.547	1.96
LAR	133.1	49.9	2.67	155.5	90.9	1.71	215.9	133.2	1.62	209.3	137.3	1.52	244.4	153.6	1.59	255.2	162.1	1.57	322.3	146.1	2.21
SLA	446.9	217.0	2.06	393.1	215.8	1.82	537.6	292.2	1.84	455.5	284.7	1.60	548.0	296.3	1.85	528.2	290.6	1.82	488.3	270.7	1.80
LWR	0.395	0.277	1.43	0.430	0.366	1.28	0.480	0.420	1.14	0.646	0.426	1.52	0.531	0.427	1.24	0.537	0.441	1.22	0.561	0.417	1.35
NCLA	14.5	7.2	2.01	16.1	8.6	1.87	15.0	8.5	1.77	16.9	11.4	1.48	17.1	9.8	1.75	20.2	9.8	2.06	17.6	11.1	1.59
NCLW	3.36	2.62	1.28	4.12	2.90	1.42	5.07	3.99	1.27	5.49	4.34	1.27	6.27	4.58	1.37	7.08	5.04	1.41	6.02	4.42	1.36
CCLA	199.0	102.8	1.94	199.6	117.1	1.71	159.7	88.3	1.81	160.8	102.7	1.57	157.1	80.9	1.94	150.3	87.1	1.73	168.7	94.3	1.79
CCLW	46.84	44.04	1.06	47.46	44.45	1.07	48.15	46.37	1.04	47.58	44.52	1.07	48.32	44.33	1.09	50.31	42.25	1.19	48.96	44.86	1.09

Data of  $\Delta W$  per plant (g) are for 33 days after germination, data of RGR ( $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ), NAR ( $\text{mg cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), LAR ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), SLA ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) and LWR ( $\text{g g}^{-1}$ ) are from the 2nd growth analysis, NCLA ( $\text{mg dm}^{-2}$ ), NCLW (%) and CCLW (%) are in leaf blade of rice seedlings grown for 33 days after germination.

たこと、とくに、その差異が低培養液濃度域において比較的大であったことは、少肥向品種の育成を図ろうとする上での可能性を示唆するものとして注目され、さらに、世界に7万種類以上のイネ (*Oryza sativa* L.) が現存していること<sup>25)</sup> を考え合わせると、その可能性は一層高まるものと推察される。他方、葉身の乾物重当たり炭素含有量 (CCLW) については、品種および培養液濃度の違いによっても変動しない極めて安定した形質であることが明らかになり、したがって、葉面積当たり炭素含有

量 (CCLA) は SLA によって、ほぼ同じ関係式において極めて単純に規定されることが明確になった (第2—5表)。このことは、炭素が葉身構造上の主要元素であることを考慮すると極めて当然な結果ともいえるが、窒素増肥等によって SLA が増大した場合には、それに応じて強度の小さい葉身が形成されることを示唆し、受光態勢に係わる葉身の形態を基本的に規定する要因として興味深い事実といえよう。

他方、第2—8図には、インド型、日本型の別、従来

Table 2-5 Varietal difference in CCLW, and relationship between SLA and CCLA under different nutrient concentrations

Concentration (%)	CCLW		SLA and CCLA	
	Mean	C.V.	Regression equation	Coefficient ( $r^2=$ )
10	45.59	1.60	$-1.000\chi^{455.2}$	-0.981**
40	46.00	1.31	$-0.999\chi^{455.0}$	-0.963**
70	47.03	0.90	$-0.990\chi^{443.8}$	-0.977**
100	46.06	1.33	$-1.017\chi^{509.8}$	-0.992**
130	45.84	1.92	$-1.029\chi^{544.4}$	-0.972**
160	46.21	3.07	$-0.961\chi^{365.7}$	-0.975**
190	46.11	1.86	$-0.958\chi^{360.8}$	-0.966**
All	46.12	2.02	$-0.979\chi^{406.8}$	-0.969**

Data of SLA are from 2nd growth analysis.

\*\* : Significant at 1% level.

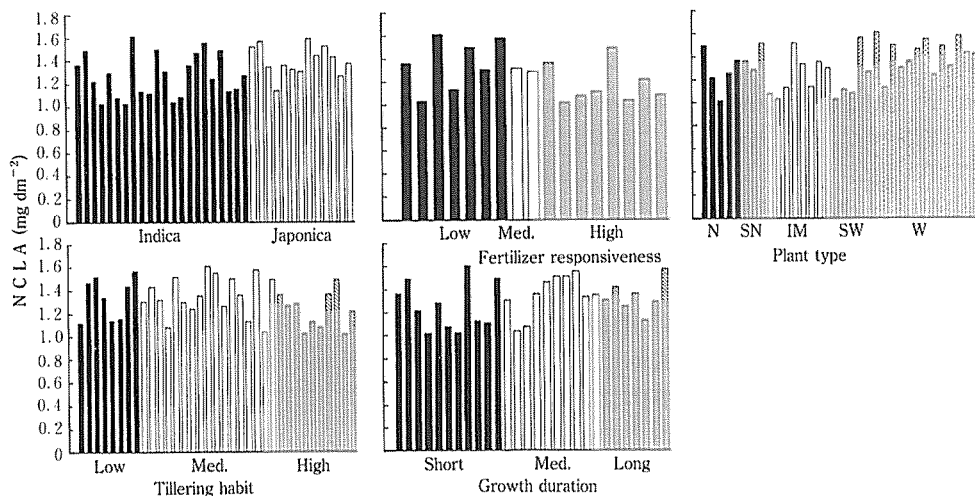


Fig. 2-8. Comparison of ecotypes and growth types in NCLA under standard nutrient concentration of culture solution.

の耐肥性程度、草型、分けつ性および生育日数の別と、100%濃度区における NCLA との関係を示したが、何れも明確な対応関係は認められなかった。同様の結果は他の濃度区においても、また SLA との関係においても認められ、対肥料反応性の解明においては、従来の品種分類にとらわれず、幅広くイネ品種を対象とした調査研究が必要なことを改めて提起しているものといえる。とくに、インド型と日本型の間にも明確な差異が認められなかったことは、従来の報告<sup>54,69,72)</sup>と一致しないが、この相違は、緒言でも指摘したように、従来の研究で両品種群の代表として取り扱われた品種が、その数および属性において極めて限られていたことによるものと考えられる。また、耐肥性との関連についても、前述のとおり、従来の耐肥性が、多肥条件下における収量の多少で判定されているものであることから、栄養生長の肥料反応を必ずしも反映していないことによると考えられ、本実験の各生長パラメーターとの間に一定の対応関係が認められなかったことは当然かも知れない。

以上の結果から、本章では、イネ幼苗期における生長速度には培養液濃度によって大小関係が変わらない極めて大きな品種間差異があることが明確になり、低培養液濃度条件においても葉面積当たり窒素含有量が高いことが、また、高培養液濃度条件によって葉面積の拡大が助長される場合にも、葉面積当たり窒素含有量が高く維持されることが、生長速度が大きい品種群のもつ重要な特性として指摘された。そして、この葉面積当たり窒素含有量が、従来、概念的に用いられていた「窒素保持力」の実体として、また将来における有望な栄養診断の指標として、極めて重要な形質であることが示唆されるとともに、その品種間差異には、これまでの品種分類と特定の対応関係にないことが明確になった。

### 摘 要

イネ幼苗期における生長速度の品種間差異と、それに係わる要因を明確にするため、インド型、日本型の別、耐肥性、草型および生育日数の異なるイネ35品種を、7段階の培養液濃度下で第2葉抽出時から8.5葉期まで(30日間)水耕栽培し、生長解析を行うとともに、実験終了時に、葉身の全窒素、全炭素含有率およびクロロフィル含有量を測定した。その結果、幼苗期における生長速度には培養液濃度が異なっても大小関係が変わらな

い品種間差異があり、その差異は、乾物増加量( $\Delta W$ )で9倍、相対生長率(RGR)、純同化率(NAR)、葉面積比(LAR)、比葉面積(SLA)および葉面積当たり窒素含有量(NCLA)で2~3倍であり、比較的低濃度域で大きいことが明確になった。また、葉身乾物重当たり炭素含有量は、品種および培養液濃度に拘らず一定であり、したがって、葉面積当たり炭素含有量はSLAによって一義的に規定されていることが明らかになった。他方、生長速度の品種間差異に係わる主要な要因としては、葉身乾物重当たりではなく葉面積当たり窒素含有量(NCLA)が指摘でき、低培養液濃度条件においても、また、高培養液濃度条件によってSLAが増大する状況においても、NCLAを高く維持できる性質がNARを高く維持することにつながり、このことが生長速度が大きい品種群のもつ重要な特性となっていることを明確にした。また、この特性とインド型、日本型の別、および耐肥性程度、草型等の間には一定の対応関係がないことを明らかにした。本章では、これらの結果に基づいて、生長パラメーターとしてのNCLAの重要性について論及した。

### 第3章 幼苗の対肥料反応型について

前章で、イネの幼苗期における生長速度の品種間差異について、培養液濃度が異なっても認められる品種間差異があり、相対生長率(RGR)、純同化率(NAR)、葉面積比(LAR)などで約2~3倍にも達する比較的大きな差異であることを明確にした。そして、この品種間差異には、葉身が薄くなり難く葉面積当たり窒素含有量(NCLA)を高く維持できる特性が、NARの大小を通じて密接に係わっていることを指摘した。しかしながら、この特性の成り立ち、あるいは、この特性が培養液濃度が異なっても品種固有の特性として評価し得る形質であるのかどうか等については検討を残していた。本章では、培養液濃度に対する各品種の生長パラメーターの変化に焦点を当て、幼苗期のイネの生育として、どのような対肥料反応を示す品種があるのか、また、その反応型の差異をもたらす形質は何であるのかを明らかにするとともに、少肥向き、多肥向き品種の具備すべき基本的な形質について、また、従来から概念的に用いられてきた窒素吸収力および窒素保持力の内容について論及した。

### 第1節 対肥料反応の品種間差異とその関連形質

本節では、幼苗期のイネの生育においてみられる対肥料反応およびその発現の基礎となる形質を明確にするため、培養液濃度に対する各品種の生長パラメーターの変化を検討した。そして、従来の概念的な窒素吸収力および窒素保持力の内容について考察した。

#### 材 料 と 方 法

本章で用いた材料と方法は前章と同一であるので重複を避け、その概要のみを記述する。

実験には、インド型および日本型の、耐肥性、草型および生育日数等の異なるイネ35品種を供試した。栽培は木村氏B液の基準濃度を100%として、その10~190%の範囲で7段階に設定した培養液濃度下で行い、処理期間は第2葉抽出時から8.5葉期までの30日間とした。解析のためのデータは処理開始後20日目(6.5葉期)および30日目(8.5葉期)に得たものである。これらのデータをもとに、相対生長率(RGR)、純同化率(NAR)、葉面積比(LAR)、葉重比(LWR)、比葉面積(SLA)、葉身乾物重当たり窒素含有量(NCLW)および葉面積当たり窒素含有量(NCLA)を算出し、これらパラメーターの培養液濃度に対する変化の品種間差を調査した。

#### 結 果 と 考 察

発芽後6.5葉期までの間では、培養液濃度に対するRGRの変化パターンに品種間差異が認められず、何れの品種でも、RGRは基準培養液濃度の10%区で著しく

小さく、40%区で急増し、それ以上の濃度域では変化がみられなかった。一方、6.5葉期から8.5葉期にかけてのRGRでは、本実験の全培養液濃度範囲において、変化パターンに明確な品種間差異が認められた。このことは、従来、イネの水耕栽培法において、移植期の濃度を基準濃度の25%程度とすることが目安とされている<sup>429,33,58)</sup>ことからして、約7葉期までの幼苗の生長にとっては、40%より濃い濃度の培養液は生育促進の効果を持たない過剰な濃度であったことを、あるいは、イネの対肥料反応において品種の特徴が現れるには、ある程度の生育段階に達している必要があることを示しているものと考えられる。

6.5葉期から8.5葉期の生育段階において認められた各品種の培養液濃度に対するRGRの変化パターンの類似性に基づいて、供試品種は4つの品種群に大別できた(第3—1図)。それぞれは、培養液濃度に対するRGRの変化は小さいが、低濃度域でもRGRが高く維持されている品種群A、培養液濃度の上昇につれてRGRが直線的に高まる品種群B、RGRが培養液濃度40~70%付近で急激に高まり、Aの品種群の値にまで達した後ほとんど変化しない品種群C、およびRGRが培養液濃度10~130%では中程度に維持され、130~160%付近で著しく上昇して、Aの品種群の値を越え、それ以上の濃度域では変化しない品種群D、として特徴づけられた。そして、AとDの品種群にはインド型品種が、Cの品種群には日本型品種の多くが含まれ、Bの品種群には両型の品種が混在した。また、IRRIの報告<sup>20,21,24)</sup>において

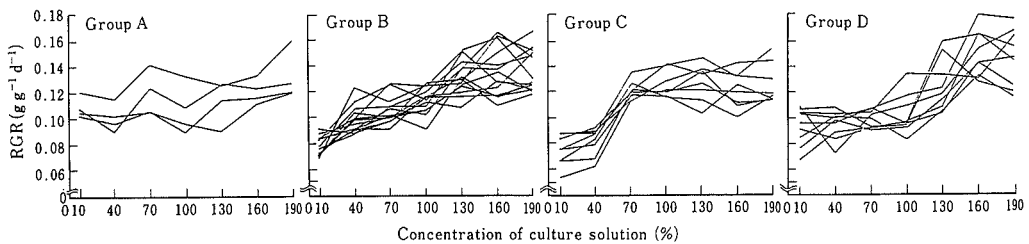


Fig. 3-1. Varietal difference of RGR response to nutrient concentration.

Group A: IR60, IR32, IR42, IR4595-4-1-13.

Group B: IR50, IR52, IR38, H4, BPI-76, C22, Pokkali, Kala-Rata 1-24, Koganemasari Toyonishiki, Rikuto Norin 12, CP231, Toyohatamochi, Esoshimamochi.

Group C: Horei, Yamabiko, Norin 22, Asahi, Omachi, Rikuto Norin 21, BR4-10, Tsukubahatamochi.

Group D: IR28, IR58, IR46, Azucena, Peta, Dular, Nona Bokra, Akebono.

少肥向き品種とされている IR 32, IR 42 および IR 60 は A の品種群に含まれた。しかしながら、この品種群の分類と第 2—1 表に示した耐肥性、草型、分けつ性および生育日数との間には、いずれも明確な対応関係が認められなかった。これらの結果は、肥料施用量に対する収量性を内容とする従来の耐肥性<sup>3)</sup>あるいは肥料反応性<sup>84)</sup>とは意味を異にする、より基本的な意味での肥料反応特性がイネで品種分化している可能性を示唆するものとして極めて注目される一方、本研究で、このような意味での肥料反応を対肥料反応性と称して従来の用語と区別した根拠を明示するものといえよう。

そこで、これら 4 品種群の RGR の変化パターンを「RGR の対肥料反応型」と称し、その基本型を示したのが第 3—2 図である。この図からは、イネの対肥料反応性を、増肥に対する反応が生じる肥料濃度（臨界濃度）と、増肥に対する反応の急激さ（反応強度）の 2 要因に分けて理解することができるように考えられる。すなわち、A 群は臨界濃度および増肥に対する反応強度がともに低い品種群、C および D 群は、品種群間で臨界濃度に差異はあるものの臨界濃度および増肥反応強度とも高い品種群、そして B 群は明瞭な臨界濃度を示さず、広い濃度域にわたって中程度の増肥反応強度を示す品種群と言い換えることができる。そして、このような視点からは、両要因を規定している形質の解明が、イネの対肥料反応性を理解する上での重要な課題として指摘される。

したがって、次に、各品種群の RGR の変化の差異を構成要素である LAR と NAR に分けて検討した（第 3—3 図）。その結果、各品種群を通じて、培養液濃度の上昇に対しては LAR が増大して NAR が低下する傾向が認められたが、その様相は品種群によって異なってい

た。品種群 A では、培養液濃度 130% まで LAR が増大して最大値に達する一方、NAR は低下して最小値を示し、それ以上の濃度域では再び NAR が増大したのに対し、品種群 B および D では、ほぼ 70% を境として概ね同様な変化が認められた。しかしながら、品種群 C では、LAR と NAR の間の負の関係が 40% までしか認められず、それ以上の濃度域では LAR が増大しても NAR がほとんど変化しないことが特徴的であった。そして、どの品種群においても RGR の増大は、LAR の増大が停止して NAR が上昇するか、あるいは NAR が維持されたままで LAR が増大する場合にほぼ限られていた。これらの結果から、培養液濃度に対する RGR の変化という側面においても、前章における品種間差異の場合と同様に、RGR の差異が LAR よりも NAR によってより強く規定されていることが明らかになった。また、各品種群の RGR の対肥料反応型については、品種群 A, B および D の間では、LAR の増大が停止して NAR の増大が始まる濃度の違いによって、また、品種群 C では他の品種群とは異なり、LAR が増大しても比較的濃度から NAR が低下していないことによって、それぞれ特異的な型が成立していることが明確になった。

したがって、LAR の構成要素である LWR と SLA の培養液濃度に対する変化を第 3—4 図に示した。LWR

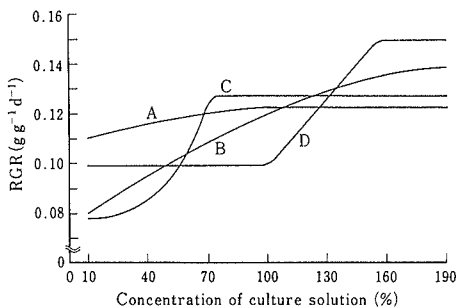


Fig. 3-2. Scheme of RGR response to nutrient concentration in rice seedlings.

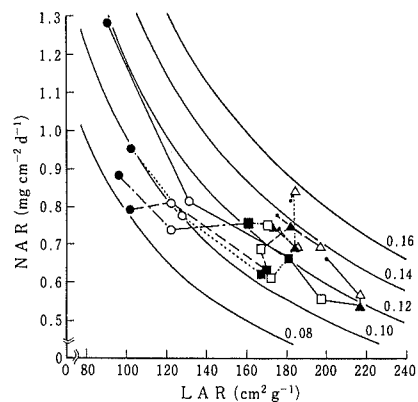


Fig. 3-3. Comparison of four varietal groups in LAR and NAR response. Curved lines indicate RGR ( $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ).  
 ●: 10%, ○: 40%, ■: 70%, □: 100%, ▲: 130%, △: 160%, ∙: 190%.  
 —: Group A, ----: Group B, - · - ·: Group C, ·····: Group D.

については、何れの品種群でも培養液濃度の上昇にしたがって100%付近まで同様に増大し、それ以上の濃度域での変化は小さく、LWRの変化に品種群間差はほとんど認められなかった。しかしながら、SLAについては40%以上の濃度域で明瞭な品種具間差が認められた。すなわち、品種群のCのSLAは40~160%の間で緩やかに増大したのに対し、他の品種群では40~70%の間で急激な増大が認められ、その濃度以上でも、品種群AではNARが最小値を示した130%まで比較的著しい増大が、また、品種群Bでも徐々にではあるが160%までの増大が認められた。しかしながら、品種群Dでは40~70%の間で認められた急激な増大以外は、SLAにどの濃度域でもほとんど変化は認められなかった。これらの結果は、培養液濃度に対する各品種群のLARの変化が、LWRではなくSLAの変化によって一義的に支配されていることを示し、第3—3図の結果と考え合わせると、RGRの対肥料反応型の差異は、培養液濃度に対するSLAの変化の差異を基礎として、NARを通じて引き起こされているものと考えられた。このことは、他の品種

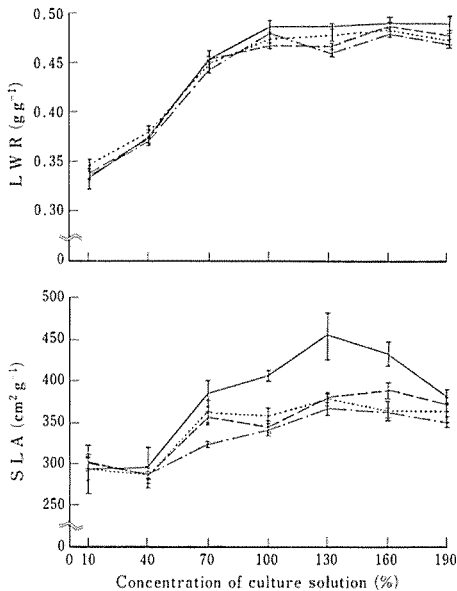


Fig. 3-4. Comparison of four varietal groups in LWR and SLA response to nutrient concentration. Vertical lines indicate confidence interval at 95% level.  
—: Group A, ----: Group B, - · - ·: Group C, ·····: Group D.

群とは異なり、40%以上の濃度域においてLARが増大してもNARが低下しなかった品種群Cを含めても、SLAの培養液濃度に対する増大がこの品種群で最も緩やかであったことからして、ほぼ妥当な推察といえる。

しかしながら、品種群Cにおいて、緩やかであってもSLAの増大に対してNARが変化しなかった点、あるいは他の品種群においても、SLAの増大が停止してLARの増大が停止した後にNARが増大する点については、前章の結果からNCLAの関与を検討する必要があるものと考えられる。そこで、培養液濃度に対するSLAとNCLAの変化を各品種について検討した結果、その類似性から、4つの変化型を抽出できた。第3—5図には、その典型的な品種について実際の変化を示すとともに、第3—6図には各変化型の模式図を示した。それぞれは、培養液濃度10%ではSLA、NCLAとも中程度で、培養液濃度の上昇にともないNCLAのみが顕著に増大するNNN型；培養液濃度10%でのSLAは大きいNCLAは低く、40%まではNCLAが増大するが、40~100%ではSLAのみが増大し、100~160%で再びNCLAが増大するNSN型；培養液濃度10%でのSLAは小さいNCLAが比較的高く、100~130%まではSLAのみが増大し、100~160%でNCLAが顕著に増大するSSN型；培養液濃度10%でのSLAは最も小さいNCLAが極めて高く、40%まではNCLAがさらに増大する一方、40~130%ではSLAが著しく増大してNCLAが減少し、130~160%で再びNCLAが増大するNSnN型として特徴づけられた。ここで、4つの変化型を3字ないし4字の英字で表記したが、1番目のキャピタルは低濃度域での、2番目、3番目のキャピタルはそれぞれ中濃度域、高濃度域での培養液濃度の上昇に対するSLAとNCLAの増大、すなわち、SはSLAの増大を、NはNCLAの増大を表しており、また、NSnN型のSnは中濃度域でのSLAの増大とNCLAの低下を表している。そして、どの変化型においても、SLAが変化しない場合あるいは変化が極めて小さい場合に、NCLAが増大することが認められたことから、上述の培養液濃度に対するNARの変化が、SLAの変化にともなうNCLAの変化を通じた動きであることが明らかになった。

他方、この変化型と先にRGRの変化に基づいた品種群分類の対応関係については、SLAとNCLAの変化程度の大きい濃度域が異なる品種をも、両者によって描か



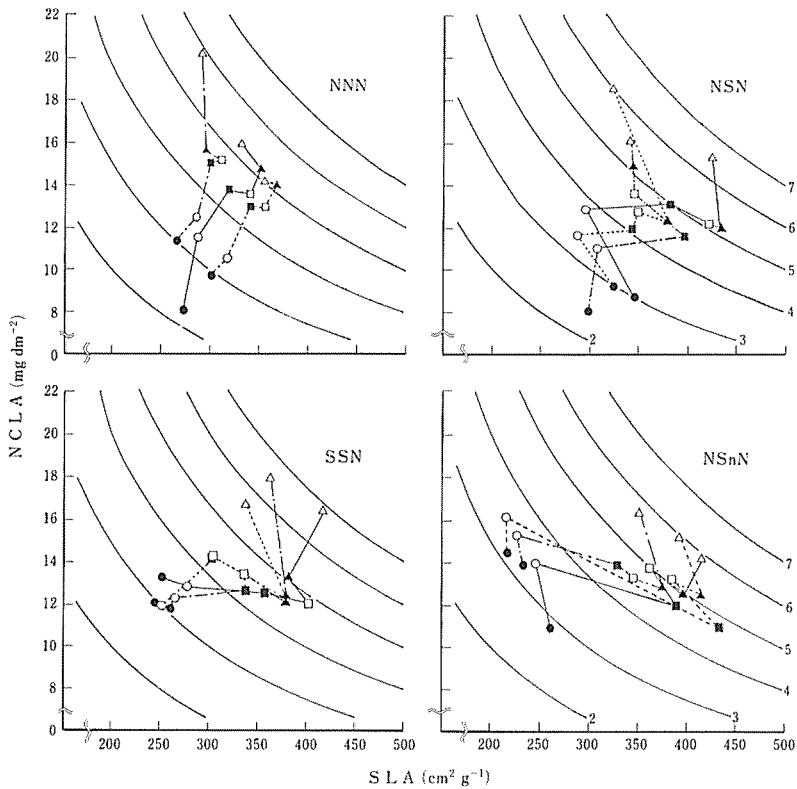


Fig. 3-5. Typical response of SLA and NCLA to nutrient concentration. Curved lines indicate NCLW (%). Symbols are the same as those in Fig. 3-3.

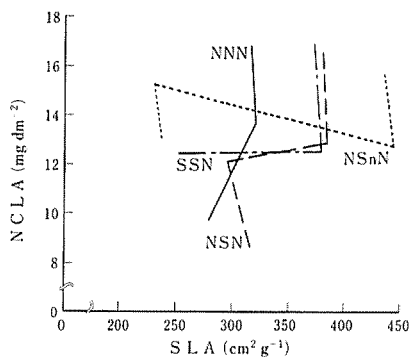


Fig. 3-6. Scheme of SLA-NCLA response type in rice seedlings.

れる線形に基づいて同一の変化型に含めたため、例えば、NNN型のほとんどの品種のNCLAは10~70%域で急激に増大したのに対し、Azucenaでは70~160%域での増大が大きく、RGRでは品種群Dに分類されるなど、一

部に例外が認められた。しかしながら、全体としては一定の対応関係が認められ、品種群AはNSnN型に、B群はNSN型に、C群はNNN型に、そしてD群はSSN型に対応していることが明確になった(第3-1表)。このことは、イネ幼苗の対肥料反応が培養液濃度の上昇に対するSLAとNCLAの2つの形質の変化によって基本的に規定されることを明示しており、実際には、両形質の変化する培養液濃度とそれらの変化程度の差異によって、具体的な4種類のRGRの対肥料反応型として現れているものと考えられた。そして、先に示したRGRの変化パターン(第3-1, 2図)における臨界濃度と反応強度は、それぞれ、培養液濃度の上昇に対するSLA増大の限界濃度とNCLAの増大程度を内容としているものと考えられた。しかしながら、何故SLA増大の限界濃度が品種によって異なるのか、あるいは何故最大SLA自体が異なるのかについては本章では明確にできなかったため、この点に関しては、葉身の形態形

**Table 3-1** Classification of rice varieties based on the type of response in NCLW, NCLA and SLA to nutrient concentration

Group	NCLW response	Response type in NCLA and SLA to nutrient concentration				Total
		NNN	NSN	SSN	NSnN	
A	HHH				IR32 IR42	2
	LLH				IR60 IR4595-4-1-13	2
	LHL					0
B	HHH		IR38		IR50	2
	LLH		BPI-76 C22 Kala-Rata 1-24 Pokkali		IR52	5
		LHL	H4	Koganemasari* Toyonishiki* Toyohatamochi* Esoshimamochi*	CP231 Rikuto Norin 12*	7
		HHH				0
		LLH				0
	C	LHL	Horei* Yamabiko* Norin 22* Asahi* Omachi*	Tsukubahatamochi*	Rikuto Norin 21* BR4-10	8
HHH			IR46		1	
LLH		Azucena		IR58 Binato Peta Dular Nona Bokra Akebono*	IR28	7
		LHL				1
		Total	7	11	10	7

\*: Japonica rice.

成上の特性に注目して次章で検討した。

ところで、折谷ら<sup>59)</sup>は、外国稲を含む11品種を用い、1枚の葉の面積が小さい品種では、Fraction I 蛋白のレベルが高く、1葉面積が大きい品種では、Fraction I 蛋白以外の窒素成分として蓄積することを明らかにし、葉面積/葉重比（生体重）に差異が認められなかったことから、葉の厚さは葉面積当たりの蛋白含有量を高める一般的な条件ではあるが、葉の大きさ自体が蛋白合成効率と密接に係わるものと推察している。本実験では1葉の面

積の測定は行っていないが、どの品種においても、培養液濃度に対する葉齢の変動係数が約4%であったのに対して、1茎当たりの葉面積の変動係数は約29%と大であったことから、各品種の1葉の面積も培養液濃度によって大きく変化したものと考えられる。しかしながら、1茎当たりの葉面積とSLAの関係は、品種によって著しく異なり、有意に高い正の相関 ( $r=0.986$ ) から、有意に高い負の相関 ( $r=-0.834$ ) まで認められた。したがって、前章で認めたNAR、SLAおよびNCLAの関係

を考慮すると、特定の施肥量において育成した個体の1葉の面積の大小を指標に、機能蛋白レベルの高低を一概に評価することはできないことが指摘できよう。そして、両実験結果および田中ら<sup>85)</sup>の結果を考え合わせると、折谷らの実験で葉面積当たりの窒素含有量等が高かった1葉の面積が小さい品種は、SLAも小さかったものと推定され、むしろ、1葉の大小よりも、SLAの大小を通じて変動する単位葉面積当たりの窒素含量、厳密には機能蛋白含量を高く維持できる性質が、高い生長速度を確保する上での、より重要な形質といえる。そして、また、従来用いられてきた窒素保持力という用語は、この形質の重要性を概念的に表現していたものと理解される。本実験の供試品種の中に、中培養液濃度域では著しいSLAの増大に伴ってNCLAが減少するが、低濃度域でのNCLAが極めて高いNSnN型の品種が認められたことは、品種間の窒素保持力の大小関係が培養液濃度によって異なることを示すとともに、基準濃度域での窒素保持力が低い品種の、あるいは一般に多肥条件下での収量性が低い品種の中にも、低培養液濃度域での窒素保持力の大きい品種が存在する可能性を示唆するものとして注目される。

なお、各反応型のRGRとSLA、およびNCLAとの相関関係を調べたところ、NNN型のRGRとSLAの関係を除いて、何れも有意に高い正の相関関係が認められ(第3—2表)、重回帰分析によって求めたSLAとNCLAのRGRに対する標準化偏回帰係数からは、何れの変化型においても、NCLAの係数値が大きく、RGR

**Table 3-2** Correlation coefficients of relationship between RGR and SLA, NCLA of four varietal groups in response of SLA and NCLA to nutrient concentration

Response type	SLA	NCLA
NNN	0.136 <sup>NS</sup>	0.795 <sup>**</sup>
NSN	0.376 <sup>**</sup>	0.671 <sup>**</sup>
SSN	0.257 <sup>*</sup>	0.662 <sup>**</sup>
NSnN	0.311 <sup>*</sup>	0.505 <sup>**</sup>

Data of RGR and SLA are from the 2nd growth analysis. NCLA is in leaf blade of rice seedlings grown for 33 days after germination.

\*, \*\*, significant at 5%, 1% level.

NS: not significant.

**Table 3-3** Standard partial regression coefficients and multiple correlation coefficients of relationship between RGR and SLA, NCLA of four varietal groups in response of SLA and NCLA to nutrient concentration

Response type	Standard partial regression coefficient		Multiple correlation coefficient
	SLA	NCLA	
NNN	0.144	0.796	0.808 <sup>**</sup>
NSN	0.401	0.686	0.782 <sup>**</sup>
SSN	0.393	0.735	0.766 <sup>**</sup>
NSnN	0.386	0.557	0.633 <sup>**</sup>

Data of RGR and SLA are from the 2nd growth analysis. NCLA is in leaf blade of rice seedlings grown for 33 days after germination.

\*, \*\*: significant at 5%, 1% level.

NS: not significant.

の変化に対してはNCLAの寄与率が高いことが明確になった(第3—3表)。このことは、RGRを高める上でのNCLA増大の重要性を示すものとして注目される。

第3—7図には、各品種の培養液濃度に対するNCLWの変化を、その類似性に基づいて3つの型に分けて示した。第1の型は、NCLWが培養液濃度10~70%の間で徐々に増大し、その後130%までは変化が小さく、160%で再び急増する変化型(HHH型と表記)で、他の二つの型に比べてどの濃度においてもNCLWが大きく、インド型品種の一部がこれに該当した。第2の型は10~40%域ではほとんど変化なく、40~130%にかけて徐々に増大し、それ以上の濃度域では変化しない変化型(LHLと表記)で、日本型品種のほぼ全部がこれに該当した。第3の型は10~40%域では変化なく、40~70%の間で増大し、その後は130%までは一定で、160%で再び急増する変化型(LLHと表記)で、インド型品種のほとんどがこれに該当した(第3—1表)。ここでは3つの変化型を3字の英字で表記したが、1番目は低濃度域での、2、3番目はそれぞれ中濃度域、高濃度域でのNCLWの変化程度を示しており、HはNCLWの増大を、Lは変化が小さいことを表している。一井ら<sup>17)</sup>はインド型25品種と日本型51品種の25日苗を対象に、本実験の培養液濃度50%に相当する条件下における乾物重当たり無機養分吸収速度を調査し、日本型に比較してインド型

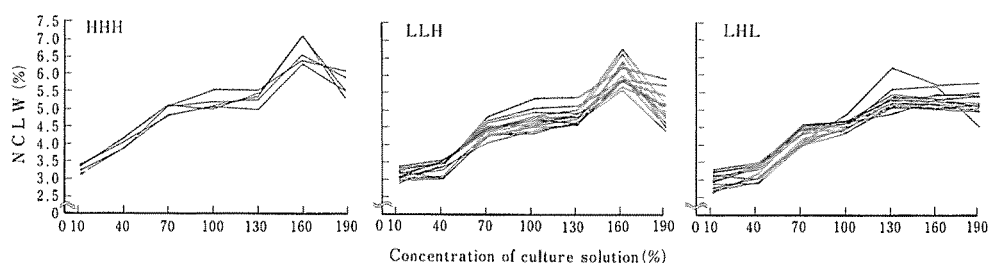


Fig. 3-7. Types of NCLW response to nutrient concentration.

品種では、 $\text{NH}_4\text{-N}$  と P の吸収速度が高く、K の吸収速度が低いことを明らかにしている。本実験結果でも、窒素吸収についてはほぼ同様の傾向が認められ、また、イネ幼苗に吸収された窒素はその多くが葉身に含有されていること<sup>60)</sup> からすると、NCLW は、すなわち、乾物重当たり窒素含有量の大小は個体としての窒素吸収力の程度を表す指標の一つと考えても大きな誤りは無いものと考えられる。そして、インド型、日本型品種の窒素吸収力の変化に違いがあったことは、窒素吸収における最適基質濃度あるいは吸収機構に差異があることを示唆し、イネの窒素吸収力の増強を指向する上では注目すべき点であろうと推察される。

## 第2節 少肥無機、多肥向きの品種の特性

前章では、イネ幼苗期における生長速度には培養液濃度によって大小関係が変わらない極めて大きな品種間差異があることを明確にし、低培養液濃度条件においても葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) が高いことが、また、高培養液濃度条件によって葉面積の拡大が助長される場合にも、葉面積当たり窒素含有量が高く維持されることが、生長速度が大きい品種群のもつ重要な特性であることを指摘した。さらに、前節では、イネ幼苗の対肥料反応には、少なくとも4つの反応型が認められ、その差異が培養液濃度の上昇に対する比葉面積 (SLA) と葉面積当たり窒素含有量の変化の様相の違いを基礎に成立していることを明確にするとともに、両形質の変化が極めて密接に関連し、SLA の変化が NCLA の変化に対する重要な背景となっていることを明らかにした。本節では、これらの結果をふまえて、少肥向きおよび多肥向き品種の具備すべき基本的な形質を明確にするとともに、従来の研究報告で差異があるとされているインド型と日本型品種群<sup>41,61)</sup> の増肥反応について、その差異を再検討した。

## 材料と方法

本節では、前章および前節において明らかにした相対生長率 (RGR) の対肥料反応型、培養液濃度10~40%での乾物重当たり窒素含有量 (NCLW) の増大程度からみた窒素吸収力および SLA-NCLA の変化型からみた窒素保持力を指標として、供試品種の分類を試み、少肥あるいは多肥条件下において、より高い生長速度を確保できる品種の特性を抽出した。あわせて、日本型品種群とインド型品種群の対肥料反応性に両生態型としての差異があるかどうかについて、各培養液濃度区での NCLA と SLA について両者の比較を行った。

## 結果と考察

前節までに得られた結果は、8.5葉期までの、すなわち分けつ期初期に相当する生育段階までの対肥料反応性を品種間で比較したもので、少肥向き、多肥向きの品種の具備すべき特性を十分に明確にする上では、さらに生育の進んだ段階を含めて、各収量構成要素等の働きに焦点を当てた検討が当然必要であると考えられる。しかしながら、栄養生長期の生育量を確保するという観点からは、また、分けつ期を含む生育各時期の窒素追肥の効果を検討した報告<sup>60)</sup> の結果からは、分けつ期初期を対象とした本実験結果によっても、品種の特性評価ができ、少肥向き、多肥向き品種の具備すべき特性の基本的部分についての、ある程度の考察が成し得るものと考えられる。第3-1表において、RGR の対肥料反応型、培養液濃度10~40%での NCLW の増大程度からみた窒素吸収力および SLA-NCLA の変化型からみた窒素保持力に基づく供試各品種の位置づけを概観すると、それぞれの品種は収量性を含めた各品種の一般的あるいは通念的評価に対してはほぼ妥当なところに位置づけられているように思われる。とくに、少肥条件下でも比較的収量が高い

とされている IR 32, IR 42 および IR 60<sup>20,23,24)</sup> が NSnN 型の A 群に属していること、また、多肥条件下では草丈が著しく伸び、倒伏して収量の少ない Binato, Peta 等が SSN 型の D 群に属していることなどは、この分類の有用性を示しているものといえよう。したがって、前述の各分類の視点から、栄養生長期の生育に限定して、少肥向き、多肥向き品種の分類位置を推察すると、少肥向き品種としては、培養液濃度70%以下での窒素吸収力と保持力がともに大きい NSnN 型の A 群に属する品種が、次いで NSN 型の D 群の品種が、多肥向き品種としては、基準濃度以上での SLA の増大が小さく、RGR が高く比較的安定している NNN 型および NSN 型の B 群品種、あるいは NNN 型の C 群品種が、それぞれ対応しているものと考えられる。このことから、少肥条件下においても、また多肥条件下においても、NCLA を高く維持できることが基本的に重要な特性といえる。そして、少肥条件下において高い RGR を確保するためには、換言すると少肥向き品種の具備すべき特性としては、NCLA を高く維持できる特性に加えて、低濃度域における窒素吸収力が高いことが重要であるものと理解される。

他方、インド型、日本型品種群の増肥に対する反応の差異については、インド型イネでは日本型イネに比べ窒素追肥後の葉面積の増大が大きい、光合成能力の促進は小さい<sup>61)</sup>、インド型半矮性種の窒素施肥による個葉面積増加率は日本型イネより明らかに大きく、比較的薄い葉をもつ<sup>41)</sup> など、両品種群間に明確な差異があるとする報告が多い。本実験結果でも、比較する品種の選定如何によっては同様の結論も導かれるが、例えば、葉面積の拡大を促進する条件と考えられる培養液濃度160%区におけるインド型と日本型品種群の NCLA は、それぞれ、 $16.1 \pm 1.4$ ,  $14.8 \pm 0.7$  ( $\text{mg dm}^{-2}$ ; 平均値 $\pm$ 95%信頼区間)、SLA はそれぞれ  $393 \pm 30$ ,  $362 \pm 23$  ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ; 平均値 $\pm$ 95%信頼区間) で、どの濃度においても有意な差は認められなかった。このことは、イネの対肥料反応性においては両生態型品種群間に大差がないことを示すものと考えられ、むしろ個々の品種の特性に注目することの重要性が示唆された。

以上の結果から、栄養生長期の生育に限定した、少肥向き品種の特性としては、少肥条件下での窒素吸収力および保持力の大きいことが、また、多肥向き品種では多肥条件下での SLA の増大が小さく、NCLA が高く維持さ

れて RGR が安定していることが、それぞれ重要であろうと推察された。さらに、インド型および日本型品種群の対肥料反応性には、明確な差異はなく、個々の品種を対象とした対肥料反応性の解析が重要と考えられた。

### 第3節 個葉の光合成機能からみた対肥料反応

前節までは培養液濃度に対する比葉面積 (SLA) と葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) の反応の重要性を個体の生長速度との関係において検討し、主に純同化率 (NAR) に変化を与えることを明らかにしたが、さらに、培養液濃度の上昇による SLA と NCLA の変化が、どのように NAR に係わっているのかを詳細に検討するためには光合成機能との係わりを解明する必要がある。これまでもイネの光合成機能に関する報告は、品種間差を論じた研究、窒素肥料あるいは環境条件との係わりから論じた研究等<sup>13,16,34,35,36,50,52,70,79)</sup> 数多いが、葉面積当たり窒素含量との係わりを論じた研究は極めて少ない<sup>59)</sup>。そこで本節では、培養液濃度に対する SLA および NCLA の変化と個葉の光合成機能の変化との関係を調査検討した。

### 材料と方法

実験には、培養液濃度に対する SLA と NCLA の反応が異なる NNN 型の H4, ホウレイ, ヤマビコ, NSN 型の Kala-Rata 1-24, SSN 型の IR 58, Peta, Dular および NSnN 型の IR 32 の 8 品種を供試した。各品種の種子は消毒を行った後、発芽を揃えるために 18°C で 20 時間、20°C で 30 時間、30°C で 12 時間吸水させ、いわゆるハトムネ状態にまで発芽したものを実験に用いた。インド型在来品種については種子消毒に先立ち 50°C で 4 日間、休眠打破を行った。培養には、3×4 cm の間隔で直径 1 cm の穴を開け、裏面にサランネットを貼った厚さ 5 cm の塩ビ板 (38×59 cm) を、水道水を充填した 40 l 入りのプラスチックバット取り付け付けた容器を用い、1990年 5月9日に、発芽種子を塩ビ板の各穴に 1 粒ずつ播種し、ガラス室内に置床した。10日後の第2葉展開時 (5月19日) には、3.5×4.0 cm の間隔で直径 1 cm の穴を開けたスチロール板の各穴に 1 個体ずつ移植した。同時に、水道水を培養液に交換し、木村氏 B 液の基準濃度を 100% とした、濃度の異なる 6 区 (20, 40, 70, 100, 150, 200% 区) を設け、コンプレッサーで通気しながら

水耕栽培した。その後、培養液の交換は4日毎に行い、培養液の pH は毎日5.4に調整した。播種後37日を経過した6月25日より、8葉期に達した材料から順に、個葉の光合成速度および蒸散速度の測定に供した。

光合成速度および蒸散速度の測定は、完全展開した上位2枚の葉身を個葉型同化箱にセットし、光強度約75 klx, 気温27°C, 相対湿度75%とした条件下で行い、同時に葉温についても測定した。そして、光合成および蒸散速度が安定した後に、光強度を40, 25, 12 klx と低下させ、異なる光条件下における光合成および蒸散速度を測定した。第3—8図には、本実験で用いた光合成・蒸散速度測定装置の模式図を示した。CO<sub>2</sub> 濃度の測定には相対値型赤外線 CO<sub>2</sub> ガス分析計 (島津社製 URA5) を用いたが、外気の CO<sub>2</sub> 濃度は日変化し一定でないため、測定中にガラス分析計の midpoint がずれる恐れがあり、正確な測定を行うために、容量約2160 l のビニールバックを貯留槽として用い、CO<sub>2</sub> 濃度の安定したガスを測定系に供給できるようにした。そのガスをクールニクス・サーキュレーターにより一定温度に制御された蒸留水中を通して加湿し、貯留槽でよく混合した後、エアポンプで2台の同化箱に毎分10 l 送入した。同化箱は、精密な温度制御を可能とするために、クールニクス・サーキュレーターに用いられているサーモモジュールを用い、クールニクス・サーキュレーターの制御部に連結して温度制御できるように設計し、同化箱内のガスは

ファンによって十分に攪拌した。2台の同化箱から出てきたガスは、電磁弁により一方ずつ交互に赤外線 CO<sub>2</sub> ガス分析計に送り、電磁弁の制御にはリレー (OMRON TYPE MY4) とタイマー (OMRON TYPE STP-NW) を組み合わせた装置を用い、30分ずつ交互に測定した。また、同化箱の入口と出口にそれぞれ露点計 (YEN: TBX 54-1) を取り付け、露点温度を測定した。葉温および同化箱内温度はそれぞれ熱電対温度計 (銅—コンスタンタン) を用いて測定した。光源には、陽光ランプ (東芝 400 W) を、2台の同化箱にそれぞれ3灯ずつ、計6灯使用し、光源と同化箱の間には、厚さ8 cm の水フィルターを設置して常に流水状態にして熱線を吸収させた。

光合成速度、蒸散速度および CO<sub>2</sub> 拡散抵抗は、次式<sup>38)</sup>により算出した。なお、拡散抵抗を求める際に用いた飽和水蒸気量は、工業計測技術体系<sup>14)</sup>にしたがって算出した。

$$P_0 = \Delta \text{CO}_2 / 10^3 \cdot f \cdot 273 / (273 + t) \cdot 44 / 22.4 \cdot 10^2 / \text{LA}$$

$$\text{Tr} = (\text{SV}_{\text{out}} - \text{SV}_{\text{in}}) / 10^3 \cdot f \cdot 60 \cdot 10^2 / \text{LA}$$

$$R = 193.05 / (273 + t) \cdot (\text{CO}_{2\text{out}} - 50) / \text{Pr}$$

$$r_a + r_s = 1.65 / 2.778 \cdot (\text{SV}_{\text{leaf}} - \text{SV}_{\text{out}}) / \text{Tr}$$

$$r_m = R - (r_a + r_s)$$

$P_0$  : 光合成速度 (mg dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>)

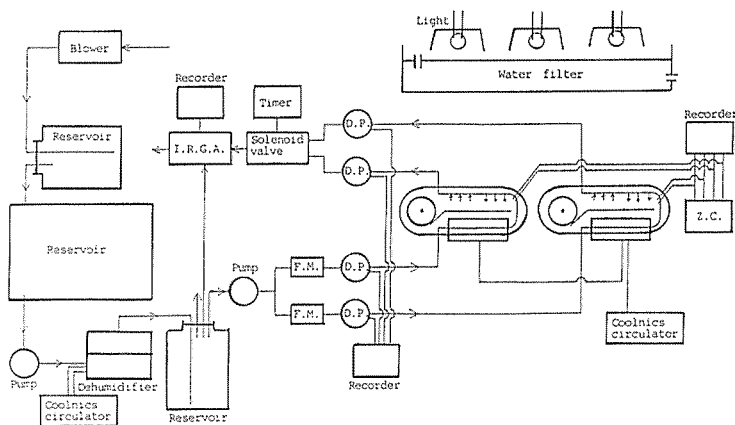


Fig. 3-8. The apparatus for measurements of photosynthesis and transpiration.

F.M.: flow meter, D.P.: dew-point hygrometer, I.R.G.A.: infra-red gas analyzer, Z.C.: zero, controller.

- $\Delta CO_2$  : 同化箱の入口と出口の  $CO_2$  濃度差 (ppm)
- f : 同化箱に送入したガスの流量 ( $l \text{ min}^{-1}$ )
- t : 流量計付近の温度 ( $^{\circ}C$ )
- LA : 同化箱に挿入した葉面積 ( $\text{cm}^2$ )
- Tr : 蒸散速度 ( $\text{g dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ )
- $SV_{out}$  : 同化箱出口露点温度における飽和水蒸気量 ( $\text{g m}^{-3}$ )
- $SV_{in}$  : 同化箱入口露点温度における飽和水蒸気量 ( $\text{g m}^{-3}$ )
- R : 全  $CO_2$  拡散抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )
- $CO_{2out}$  : 同化箱出口における  $CO_2$  濃度 (ppm)
- $r_a+r_s$  : 大気から葉内の細胞間隙までの  $CO_2$  拡散抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )
- $SV_{leaf}$  : 葉温における飽和水蒸気量 ( $\text{g m}^{-3}$ )
- $r_m$  : 葉肉細胞壁から光合成反応中心までの  $CO_2$  拡散抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )

光合成および蒸散速度の測定終了後、同化箱に挿入した葉面積、対象とした葉身の全葉面積、乾物重および乾物重当たり窒素含有量 (NCLW) を測定した。

結果と考察

NCLA の変化に対する各品種の光合成速度の反応を第3—9図に示したが、品種全体でみると NCLA の上昇にともない光合成速度は高まる傾向にあることが明らかになった。さらに詳細に検討するため、 $CO_2$  ガス拡散抵抗と SLA および NCLA の関係について検討した。 $CO_2$  ガス拡散抵抗は、 $CO_2$  が大気から葉面境界層を

通って葉面に至るまでの抵抗 (葉面境界層抵抗 :  $r_a$ )、葉面から気孔を通して葉内の細胞間隙に達するまでの抵抗 (気孔抵抗 :  $r_s$ )、葉肉の細胞壁を通してクロロプラストに達して、光合成反応に利用されるまでの抵抗 (葉肉抵抗 :  $r_m$ )、およびそれらの総和である全抵抗 (R) とされる<sup>38)</sup>。本実験における測定では、同化箱内の空気を、ファンを用いて常にほぼ一定の風速になるよう攪拌したことから、 $r_a$  は概ね一定であったものと考え、 $r_a+r_s$  の変化は主に気孔抵抗の変化を表すものとみなした。気孔抵抗 ( $r_a+r_s$ ) と SLA および NCLA、また、葉肉抵抗 ( $r_m$ ) と SLA および NCLA のそれぞれの関係について偏相関係数を求めた結果 (第3—4表)、NCLA を一

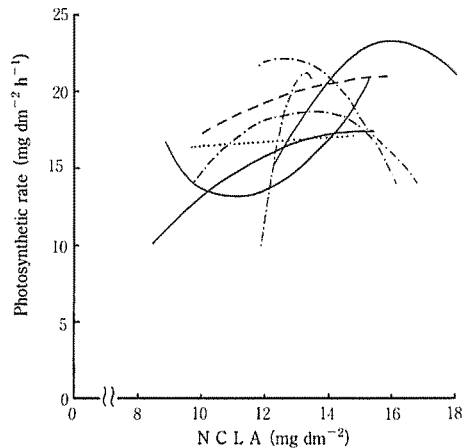


Fig. 3-9. Comparison of four varietal groups in photosynthesis response of single leaf to NCLA. —: NNN, ----: NSN, - · - ·: SSN, ·····: NSnN.

Table 3-4 Partial correlation coefficients of relationship between  $r_a+r_s$  and SLA, NCLA,  $r_m$  and SLA, NCLA of varietal groups in response of SLA and NCLA to nutrient concentration

Response type	$r_a+r_s$ <sup>1)</sup>		$r_m$ <sup>2)</sup>	
	SLA	NCLA	SLA	NCLA
All	0.526**	-0.219 <sup>NS</sup>	-0.117 <sup>NS</sup>	0.127 <sup>NS</sup>
NNN, NSN, NSnN	0.505**	-0.229 <sup>NS</sup>	-0.105 <sup>NS</sup>	-0.420*
SSN	0.516**	-0.415*	-0.388 <sup>NS</sup>	0.255 <sup>NS</sup>

<sup>1)</sup>  $CO_2$  diffusion resistance through the stomata.

<sup>2)</sup>  $CO_2$  diffusion resistance in the mesophyll.

\*, \*\*: significant at 5%, 1% level.

NS: not significant.

定とした場合の  $r_a + r_s$  と SLA の関係においては、品種全体でも有意に高い正の相関関係が認められたが、とくに NNN 型、NSN 型、NSnN 型の3つの変化型に属する品種群では、 $r_a + r_s$  と SLA の間に有意に高い正の相関関係が認められる一方、 $r_m$  と NCLA の間に有意に高い負の相関関係が認められることが、他方、SSN 品種群では  $r_a + r_s$  と SLA の間に有意に高い正の相関関係が認められる反面、NCLA との間にも有意に高い負の相関関係が認められ、 $r_m$  と NCLA との間には高い負の相関関係は認められないことが、それぞれ明確になった。

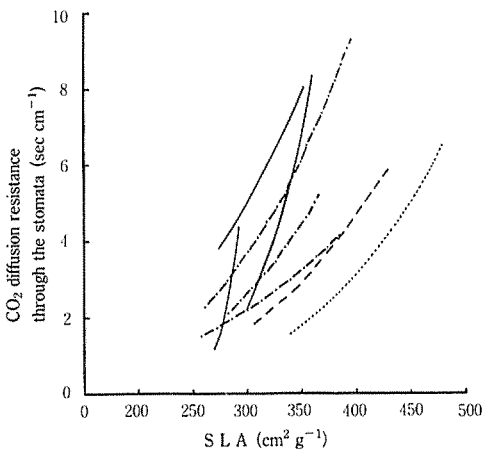


Fig. 3-10. Comparison of four varietal groups in response of  $CO_2$  diffusion resistance through the stomata to SLA.  
—: NNN, ----: NSN, -·-·: SSN, ····: NSnN.

各品種群の SLA と  $r_a + r_s$  の関係は第3—10図に示した通りで、品種群によってその傾きは異なるものの、SLA の増大は  $r_a + r_s$  の著しい増大につながる事が明らかである。他方、NCLA の増大にともなう  $r_m$  の変化については、第3—11図に示した通り、NNN 型、NSN 型および NSnN 型品種群では高い NCLA まで、その増大によって  $r_m$  が大きく低下することが、一方、SSN 型品種群の  $r_m$  は NCLA 約  $13mg\ dm^{-2}$  まで低下しても、それ以上では再び増大するために、NCLA と  $r_m$  との間に有意な相関関係が認められなかったことがわかり、品種群によって最適な NCLA の値が異なることが窺われた。

これらの関係は品種間で比較しても、すなわち各品種毎に  $r_m$  が最小値を示す SLA と NCLA、および光合成

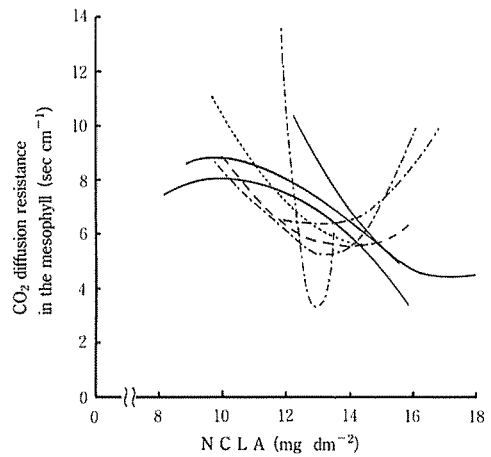


Fig. 3-11. Comparison of four varietal groups in response of  $CO_2$  diffusion resistance in the mesophyll to NCLA.  
—: NNN, ----: NSN, -·-·: SSN, ····: NSnN.

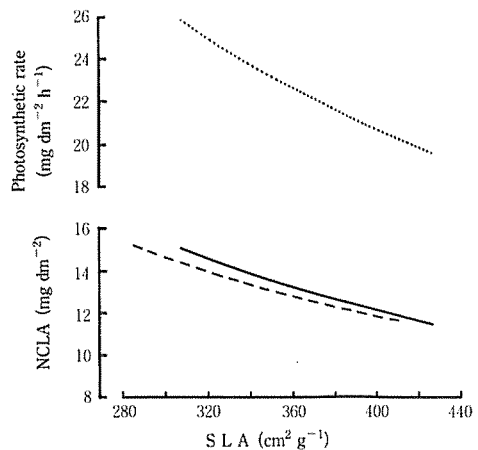


Fig. 3-12. Relationship between SLA and NCLA, photosynthetic rate.  
—: relationship between SLA and NCLA minimum level of  $CO_2$  diffusion resistance through the mesophyll.  
----: relationship between SLA and NCLA maximum level of photosynthetic rate of single leaf.  
····: relationship between SLA and photosynthetic rate by maximum level.

速度が最大となる SLA と NCLA のそれぞれの関係を調べた場合でも、SLA が大であるほど NCLA が低く、光合成速度が小であることが明らかになり (第3—12図)、



培養液濃度に対する各品種の反応の場合と同様に、SLAの増大はNCLAの低下、およびCO<sub>2</sub>ガス拡散抵抗の増大を通じて、個葉の光合成速度の低下を引き起こす原因となっていることが明確になった。

次に、光強度が異なった場合について光合成速度と $r_a + r_s$  および  $r_m$  の関係について検討した。光合成速度と $r_a + r_s$  および  $r_m$  の重回帰分析の結果、標準化偏回帰係数は75 klxの強光下では $r_a + r_s$  で大であったが、光強度の低下にともない $r_a + r_s$  の係数値は徐々に小さくなり、逆に、 $r_m$  では徐々に大になり、光強度40 klx以下では標準化偏回帰係数は $r_m$  で大であった(第3—5表)。すなわち、光強度の低下にともなって光合成速度に対する両拡散抵抗の影響は変化し、強光条件下では $r_a + r_s$  の影響が大きく、光強度が低下するのにしたがいその影響は徐々に減じ、逆に、 $r_m$  の影響が大となることが明らかになった。したがって、強光下ではSLAが大きいことが気孔抵抗を通じて、そして弱光下ではNCLAが低いことが葉肉抵抗を通じて、それぞれ個葉の光合成速度を低下させることにつながっているものと考えられ、SLAが増大せずNCLAが高く維持されることは、強光下でも弱光下でも、個葉の光合成速度を高める方向に作用するものと判断された。

Table 3-5 Standard partial regression coefficients and multiple correlation coefficients of relationship between photosynthetic rate and  $r_a + r_s$ ,  $r_m$  under different light intensity conditions

Light intensity (klx)	Standard partial regression coefficient		Multiple correlation coefficient
	$r_a + r_s$	$r_m$	
75	-0.546	-0.406	0.576**
40	-0.314	-0.556	0.675**
21	-0.302	-0.571	0.647**
12	-0.223	-0.634	0.660**

\*\* : significant at 1% level.

#### 第4節 対肥料反応成立のメカニズム

本節では、第1章、第2章および第3章第3節までの実験結果に基づいて、対肥料反応性成立のメカニズムを総合的に論じた。さらに、増肥による葉身乾物重当たり窒素含有量(NCLW)の増大が、比葉面積(SLA)の増

大でなく、葉面積当たり窒素含有量(NCLA)の増大を引き起こした場合を想定して、乾物生産効率の上昇率を試算し、SLAの増大をとまわらないNCLA増大の有用性を検討した。

#### 材料と方法

乾物生産効率の上昇率を試算するにあたっては、増肥に対してSLAが大きく変化するNSN型品種群およびSSN型品種群を対象にし、以下の方法により行った。まず、両品種群のSLAが最小値を示した濃度(NSN型品種群では培養液濃度40%の区、SSN型品種群では10%区)から、両品種群のSLAの増大が停止した70%にまで培養液濃度が上昇した際に、SLAの増大が起らなかった場合を想定し、培養液濃度70%下における実際のNCLW(NSN型品種群4.46%、SSN型品種群4.38%)を基準としてNCLAを算出した。そして、第2章の第1節で明らかにしたNCLAと純同化率(NAR)の関係(第2—6図)における回帰式から、両品種群のSLAが増大せずNCLAのみが高まった場合のNARを求め、その値を基に相対生長率(RGR)、乾物増加量( $\Delta W$ )および乾物生産効率を算出した。

#### 結果と考察

これまでに得られた結果に基づいて、対肥料反応成立のメカニズムをまとめると、イネ品種の多くは、本来施肥量の増大に対してSLAが増大し易く、SLAの増大はNCLAの低下を通じて葉肉抵抗( $r_m$ )の増大、あるいは気孔抵抗( $r_a + r_s$ )の増大を引き起こし、これらのCO<sub>2</sub>ガス拡散抵抗の増大が個葉の光合成速度( $P_0$ )の低下を通じてNARの低下を引き起こすものと結論された。そして、SLAの増大はRGRのもう一つの項である葉面積比(LAR)の増大を引き起こすが、RGRに対してはLARよりもNARの影響が大きいために、結果的にはRGR、ひいては $\Delta W$ を減少させるものといえる(第3—13図)。換言すれば、イネにおいては恒常的な多肥条件下では葉構造の変化が誘起され、そのため生産機能自体も変化して、ひいては乾物生産効率が低下してしまうわけである。

そこで、仮に増肥に対してSLAの増大が起らない場合を想定すると、 $r_a + r_s$ の増大がなく、NCLAの増大を通じて $r_m$ は減じ、よって $P_0$ 、NARは増大し、

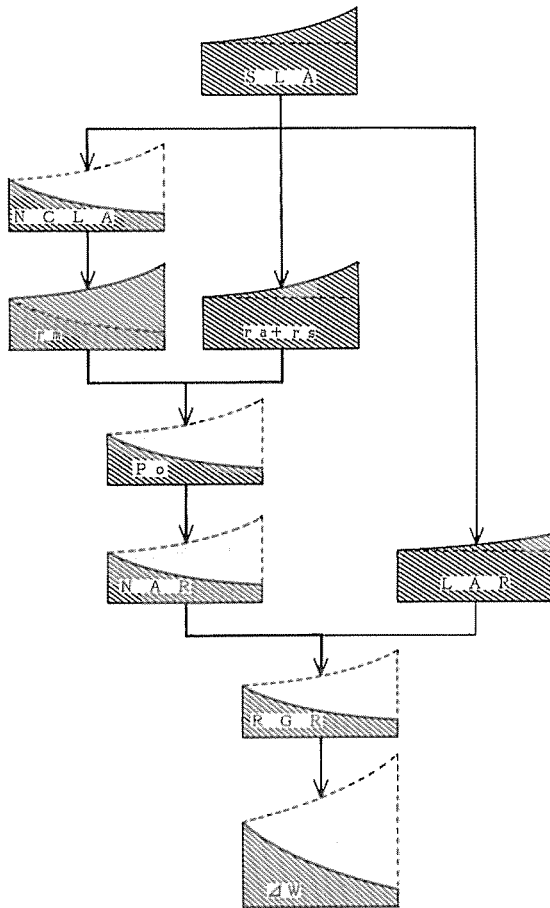


Fig. 3-13. The schematic flow diagram of the effects of SLA increase on the growth of rice seedling. SLA: Specific leaf area, NCLA: Nitrogen content per leaf area,  $r_a + r_s$ :  $CO_2$  diffusion resistance through the stomata,  $r_m$ :  $CO_2$  diffu-

LAR は変化せず, RGR,  $\Delta W$  が増大すると予想される。

このような考え方を基に, 増肥に対して SLA が大きく変化する NSN 型品種群および SSN 型品種群を対象に, SLA が増肥に対して変化せず, NCLA のみが高まる場合を想定し, 乾物生産効率の上昇率を試算した。

その結果, NSN 型品種, SSN 型品種で, NCLA はそれぞれ22.5%, 32.2%上昇し, それによって NAR がそれぞれ16.3%, 22.1%, RGR が15.6%, 21.9%増大し, 乾物生産効率は両品種群でそれぞれ28.2%, 39.4%増大するものと推定された (第3—6表)。この結果は, SLA の増大をともなわない NCLA の増大を図ることの有効性を示唆するものと理解され, SLA が増大し難く NCLA が高まり易い葉身の形態形成特性を有する品種の育成, あるいは施肥法の開発が施肥生産効率の改善に極めて有意義であることを示すものと推察された。

摘 要

イネ幼苗の対肥料反応の品種間差異と, それに係わる主要な形質および少肥向き, 多肥向き品種の具備すべき形質を明確にするため, インド型, 日本型のイネ35品種を用い, 培養液濃度に対する各生長パラメーターの変化および葉身の乾物重当たり窒素含有量 (NCLW), 葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) の変化を検討した。その

sion resistance in the mesophyll,  $P_o$ : Photosynthetic rate, NAR: Net assimilation rate, LAR: Leaf area ratio, RGR: Relative growth rate,  $\Delta W$ : Increment of dry matter weight. : actual, : simulated.

Table 3-6 Simulation of production efficiency to fertilization in change of SLA-NCLA response type to nutrient concentration

Response type		NCLW (%)	SLA ( $cm^2 g^{-1}$ )	NCLA ( $mg dm^{-2}$ )	NAR ( $mg cm^{-2} d^{-1}$ )	RGR ( $g g^{-1} d^{-1}$ )	$\Delta W^*$ (g)	$\Delta W^*$ per unit N ( $g g^{-1}$ )
NSN	Actual	4.46	345.6	12.9	0.669	0.109	0.426	84.9
	Simulated		282.0 (81.6)	15.8 (122.5)	0.778 (116.3)	0.126 (115.6)	0.546 (128.2)	108.8 (128.2)
SSN	Actual	4.38	370.3	11.8	0.630	0.105	0.355	70.9
	Simulated		281.9 (76.1)	15.6 (132.2)	0.769 (122.1)	0.128 (121.9)	0.496 (139.7)	98.8 (139.4)

Numerals in parentheses show percentage of simulated value to actual value.

\*: Increment of dry matter weight for 10 days from 23rd day to 33rd day after germination.

結果、相対生長率 (RGR) の変化からみたイネ幼苗の対肥料反応は、少なくとも6.5葉期以降の生育段階に達しないと明確に現れないこと、培養液濃度に対する RGR の変化には4つの型が認められること、そして、各 RGR の対肥料反応型は、培養液濃度に対する比葉面積 (SLA) と NCLA の4つの変化型を基礎して成立していることが明らかになった。また、RGR の対肥料反応型における臨界濃度は SLA の増大が停止する培養液濃度を、増肥に対する反応強度は NCLA の増大程度を、それぞれ内容としていることが明確になった。そして、SLA と NCLA が RGR を規定するメカニズムについては、両者の変化がそれぞれ CO<sub>2</sub> ガス拡散系の気孔抵抗と葉肉抵抗を通じて個葉の光合成速度に影響を及ぼし、その結果として純同化率 (NAR) を、そして RGR を規定していることが明らかになった。

一方、NCLW の培養液濃度に対する変化にも品種間差が認められ、3つの型に分けられた。RGR、SLA-NCLA および NCLW の変化型に基づいた供試品種の分類から、栄養生長期の生育における、少肥向き品種の有すべき形質としては、インド型品種の中に一部認められたような低濃度における NCLW、NCLA がともに高い性質が、また、多肥向き品種の形質としては、多くの日本型品種に認められたような、高濃度域においても SLA が著しく増大せず、RGR が高く比較的安定している性質が、それぞれ重要と考えられた。

他方、SLA が増大し易く、NCLA が高まり難い性質をもつ NSN 型および SSN 型品種群を対象とし、培養液濃度の上昇に対しても SLA の増大がなく NCLA のみが高まる場合を想定して、乾物生産効率の上昇率を試算した結果、乾物生産効率は両品種群でそれぞれ28.2%、39.4%増大することが推定され、SLA の増大をとま

わないで NCLA を高めることの有用性が指摘された。

#### 第4章 幼苗期における葉身形態形成の品種間差異

これまでに、比葉面積 (SLA) が増大し難く、葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) が高まり易い葉身の形態形成特性を有する品種の育成、あるいは葉構造の変化を引き起こさないで光合成機能を高め得る施肥法の開発が、施肥生産効率の改善に極めて有意義であることを論じ、また、品種の形態形成上の比較が育種目標を検討する上で有意義な知見を与えるであろうことを指摘した。

イネの葉身形態に関する研究は、これまでも数多くあるが、ごく限られた品種を対象として実施されたもの<sup>8,53,86,92-96)</sup>が多く、多数の品種を用いて培養液濃度に対する葉身形態形成反応を調査した報告は見あたらない。本章では、多肥条件下における SLA の増大が著しい品種の有する葉身形態形成上の特性を明らかにするため、先に用いた生育日数、草型、分けつ性、耐肥性、耐乾性および耐塩性程度が異なるインド型、日本型品種を供試し、葉位の進行にともなう葉身形態変化の品種間差異、および培養液濃度の上昇に対する葉身形態変化の品種間差異を調査した。

##### 第1節 葉位の進行にともなう葉身形態変化の品種間差異

本節では、まず、先に用いた35品種を基準培養液濃度で水耕栽培した場合の、葉位の進行にともなう葉身形態変化の品種間差異を調査し、比葉面積 (SLA) が増大し難く葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) が高まり易い品種の有する葉身形態形成上の特性について検討した。

Table 4-1 List of rice varieties used

Response type*	Japanica	Indica
NNN	Horei, Yamabiko, Norin 22, Asahi, Omachi	H4, Azucena
NSN	Koganemasari, Toyonishiki, Toyohatamochi, Esoshimamochi, Tsukubahatamochi	IR38, BPI-76, C22, Kala-Rata 1-24, Pokkail, IR46
SSN	Rikuto Norin 12, Rikuto Norin 21, Akebono	CP231, BR4-10, IR58, Binato, Peta, Dular, Nona Bokra
NSnN		Ir32, IR42, IR60, IR4595-4-1-13, IR50, IR52, IR28

\*: Response type in nitrogen content per leaf area and specific leaf area to nutrient concentration of culture solution.

### 材料と方法

実験には、第1章および第2章と同じイネ35品種（日本型13品種、インド型改良16品種、インド型在来6品種）を供試した（第4—1表）。各品種の種子は消毒を行った後、発芽を揃えるために18°Cで20時間、20°Cで30時間、30°Cで12時間吸水させ、いわゆるハトムネ状態にまで発芽したものをを用いた。インド型在来品種については種子消毒に先立ち50°Cで4日間、休眠打破を行った。200 ml 容プラスチックカップに入れたロックウールに播種し、木村氏B液基準濃度液（pH 5.5）を用いて、光強度約60 klx、昼夜各々12時間、昼夜温度27°C、相対湿度75%としたグロースキャビネット内において、6葉期まで培養した。調査対象部位を第3、4、5葉の葉身としてサンプリングを行い、葉身長、葉幅および葉面積を測定するとともに、光学顕微鏡（OLYMPUS BH-2）を用いて葉身中央部断面の維管束数および維管束間距離を調査した。

### 結果と考察

培養液濃度の上昇に対して、SLAの増大が著しい品種群と比較的小さい品種群があり、幼苗の生長に大きく関わっていること、また、個葉の面積は葉身長と葉幅の積により推測できる<sup>65)</sup>ことから、個葉面積の拡大を葉

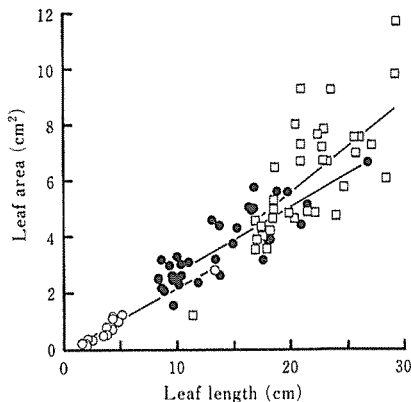


Fig. 4-1. Relationship between length and area of leaf blade in rice seedlings of 35 varieties. Slope of the regression equations are 0.224 in 3rd leaf (○), 0.273 in 4th leaf (●), 0.331 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.973\*\* in 3rd leaf, 0.839\*\* in 4th leaf, 0.766\*\* in 5th leaf, 0.923\*\* in all leaves.

身長および葉幅の増大という2つの要因に分け、まず、基準培養液濃度条件下における葉位の進行にともなう葉身長および葉幅と個葉面積の変化について検討した。

その結果、葉身長の伸長に対する個葉面積拡大の傾きは葉位が進んでもほとんど変化が認められなかった（第4—1図）。しかし、葉幅と個葉面積の関係においては、第3葉および第4葉では葉幅増大に対する個葉面積拡大の傾きが同程度であり、また、品種間変異も小さかったが、第5葉では葉幅に対する個葉面積の傾きが大きく、品種間変異も大きく（第4—2図）、その変動係数は約19%と葉身長の変動係数と同程度であった。このことは、前章において、培養液濃度に対する品種の対肥料反応の差異が6葉期以降に認められたことを考え合わせると、この結果は葉身形態形成の品種間差異が、少なくとも第5葉以上の葉位において現れることを示すものと考えられた。

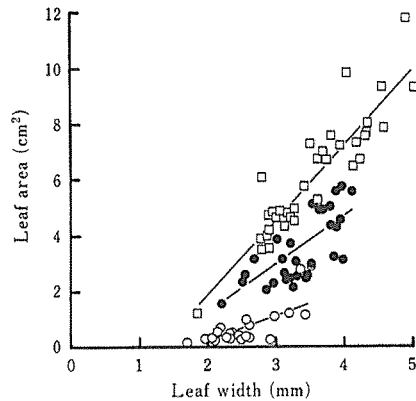


Fig. 4-2. Relationship between width and area of leaf blade in rice seedlings of 35 varieties. Slope of the regression equations are 0.937 in 3rd leaf (○), 1.763 in 4th leaf (●), 2.680 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.725\*\* in 3rd leaf, 0.659\*\* in 4th leaf, 0.911\*\* in 5th leaf, 0.843\*\* in all leaves.

次に、先の培養液濃度に対するSLA-NCLA反応型で分類した4つの品種群（第3—5、6図）について、各品種群間で葉位の進行にともなう葉身長および葉幅の変化を比較した結果を表4—3図に示した。葉身長が品種、葉位によって異なる要因については明らかでないが、葉位の進行にともなう葉身長の増大は、培養液濃度の上昇

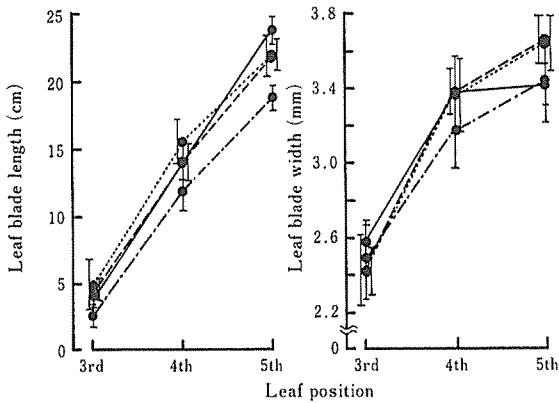


Fig. 4-3. Leaf blade length and width of 3rd, 4th and 5th leaf on the main stem in four varietal groups.  
 —: NNN, ----: NSN, .....: SSN, - · - ·: NSnN. Bars indicate confidence interval.

に対して SLA が増大し難く NCLA のみが顕著に上昇する NNN 型品種群で最大であり、培養液濃度の上昇に対する SLA の増大が著しい NSnN 型品種群で最小であった。また、葉位の進行にともなう葉幅の変化については NNN 型品種群では、SLA が増大し易い NSN 型、SSN 型および NSnN 型品種群に比較して、葉幅の増大程度が小であることが認められた。これらのことから、NNN 型品種群では個葉面積の拡大を葉身長に依存する割合が大きく、他方 NSN 型、SSN 型および NSnN 型品種群では、葉身長と葉幅の両形質の増大によるものといえる。

このように、葉位の進行にともなう葉身長および葉幅の増大の仕方が品種によって異なることが明確になったが、葉身長の増大に品種間差がみられる要因については検討し難いことから、葉幅の増大に係わる要因について検討した。そのため、葉幅の大小関係を規定する要因の一つであると考えられる維管束数に着目し、葉幅との関係について検討したところ、葉位別でも、各葉位を含めた場合にも高い正の相関関係が認められた (第 4-4 図)。そして、両者の関係の回帰直線の傾きは、葉位が異なっても第 3 葉で 0.146, 第 4 葉で 0.164, 第 5 葉で 0.222 とほぼ同様であったが、維管束数は明らかに葉位につれて増大が認められた。他方、葉幅を規定するもう一つの要因であると考えられる維管束間距離との関係については (第 4-5 図)、葉位別には両者の間に正の相

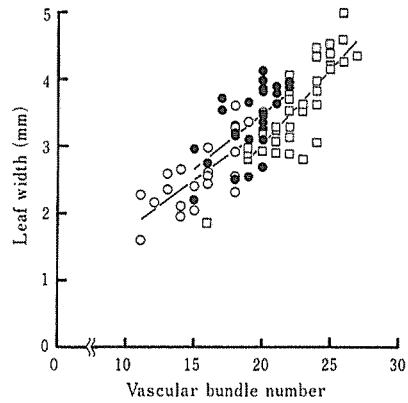


Fig. 4-4. Relationship between vascular bundle number and width of leaf blade. Slope of the regression equations are 0.146 in 3rd leaf (○), 0.164 in 4th leaf (●), 0.222 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.722\*\* in 3rd leaf, 0.609\*\* in 4th leaf, 0.866\*\* in 5th leaf, 0.822\*\* in all leaves.

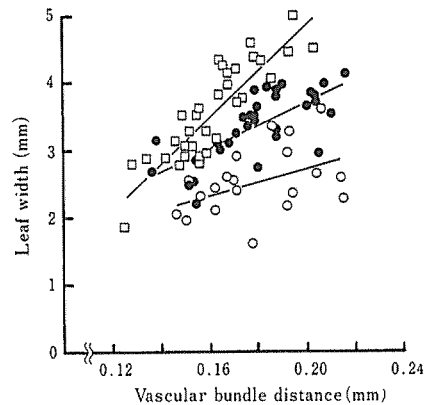


Fig. 4-5. Relationship between vascular bundle distance and width of leaf blade. Slope of the regression equations are 9.859 in 3rd leaf (○), 17.036 in 4th leaf (●), 34.117 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.429\* in 3rd leaf, 0.724\*\* in 4th leaf, 0.872\*\* in 5th leaf, 0.383\*\* in all leaves.

関関係は認められたものの、各葉位における回帰直線の傾きが、第 3 葉で 9.859, 第 4 葉で 17.036, 第 5 葉で 34.117 と増大するのみで、葉位が進んで葉幅が増大しても、維管束間距離には増大が認められないことが明確になった。これらの結果は、葉位の進行にともなう葉幅の

増大には維管束数の増大が大きく関与していることを示すものである。そこで葉位の進行にともなう維管束数の変化を指標として、SLA-NCLA 反応型で分けた各品種群の特徴を調査した結果、葉位の進行にともなう葉幅の増大が最小であった NNN 型品種群では維管束数の増加は小さく、他の品種群では大きいことが明らかになった(第4—6図)。

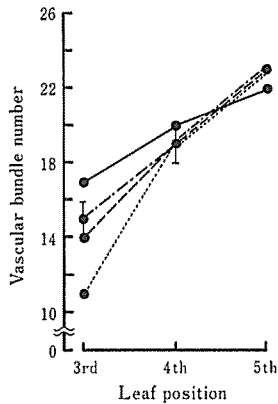


Fig. 4-6. Vascular bundle number of 3rd, 4th and 5th leaf on the main stem in four varietal groups.  
 —: NNN, ----: NSN,  
 .....: SSN, -·-·-: NSnN.  
 Bars indicate confidence interval.

したがって、葉位の進行にともなう葉身形態変化の特徴からは、培養液濃度に対して NCLA のみが顕著に増大し SLA が増大し難い NNN 型では、葉身長が増大は大きい葉幅の増大が小さく、一方、SLA の変化が大きい他の品種群では、葉身長が増大は小さいが葉幅の増大が大きいといえる。そして、葉幅の増大に葉身の維管束数の増加が強く係わっていたことを考え合わせると、本来的に葉位の進行にともなう維管束数の増加が著しい品種群と比較的小さい品種群があり、培養液濃度に対する SLA の変化が小さい品種群で維管束数の増加が小さいことが推察された。

## 第2節 培養液濃度に対する葉身形態形成の品種間差異

前節では、イネ幼苗期の生育においては、葉位の進行にともなう葉身長、葉幅および維管束数の変化には明かな品種間差異があり、培養液濃度の上昇に対する比葉面積 (SLA) の変化が小さい品種群では、葉位の進行にと

もなう葉身の伸長が大であること、また、維管束の増加が小さいことが明確になった。そこで本節では、培養液濃度に対する SLA と葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) の各変化型における代表的品種を、異なる培養液濃度で水耕栽培し、培養液濃度に対する葉身の維管束数の変化について比較検討した。

## 材料と方法

第2章の結果で、培養液濃度に対する NCLA と SLA の反応が典型的に異なった。NNN 型の H4, 農林22号, NSN 型の BPI-76, SSN 型の IR 58, Dular および NSnN 型の IR 32の合計6品種を供試し、培養液濃度に対する葉身形態形成の品種間差を調査した。材料の育成は光強度約60 klx, 昼夜各々12時間, 昼温25℃, 夜温23℃, 相対湿度75%としたグロースキャビネット内で行った。前述の方法と同様にして催芽させた種子を、5 l 入りプラスチックバットに貼ったサランネット上に置床し、水道水を用いて第2葉展開期まで育成した。その後、1/5000 a ワグナーポットに取り付けたスチロール板を支持体として、1ポット10個体を移植し、木村氏 B 液の基準濃度液を100%とした濃度の異なる3区(40, 100, 160%)を設けて8葉期まで、各品種1区1ポットとして水耕栽培した。培養液の交換は4日毎に行い、培養液の pH は2日毎に pH5.3~5.5 に調整した。調査対象部位を第6葉葉身として1区5個体をサンプリングし、葉身長、葉幅および葉面積を測定するとともに、光学顕微鏡を用いて葉身中央部断面の維管束数および維管束間距離を調査した。

## 結果と考察

培養液濃度に対する維管束数の変化についてみると、NNN 型に属する H4 および農林22号では変化が認められなかったのに対して、SSN 型の Dular では培養液濃度に対する変化は小さいが、どの濃度においても供試品種の中では維管束数が著しく多いこと、他の品種群では培養液濃度の上昇につれて維管束数が増加することが明らかになった(第4—7図)。NNN 型品種群においては葉位の進行に対する維管束数の変化が小であることを考え合わせると、この品種群は葉面積拡大の際に葉幅が変動し難い性質を有するものと考えられた。次に、葉幅と葉身長の関係を第4—8図に示したが、葉幅の増大に対

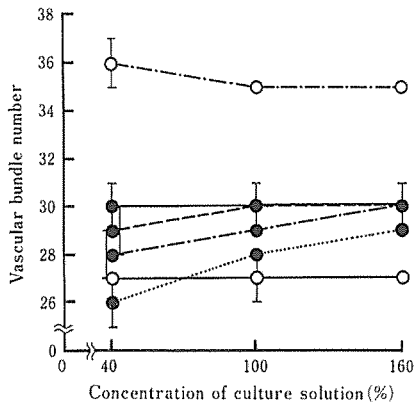


Fig. 4-7. Change of vascular bundle number to concentration of culture solution.  
 ●—: H4, ○—: Norin 22,  
 ●---: BPI-76,  
 ●-·-·: IR58, ○-·-·: Dular, ●····: IR32.  
 Concentration of culture solution denotes percentage to standard concentration of Kimura B solution.  
 Bars indicate confidence interval.

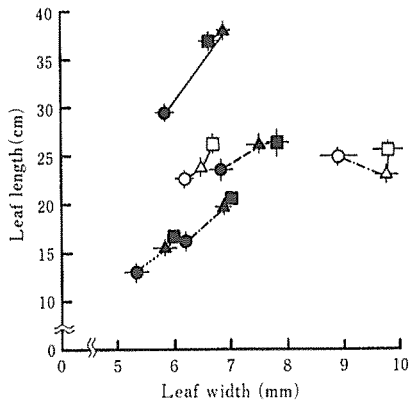


Fig. 4-8. Relationship between response of leaf width and leaf length to concentration of culture solution.  
 Circle symbols indicate 40%, triangle symbols indicate 100%, square symbols indicate 160%.  
 ●—: H4, ○—: Norin 22, ●---: BPI-76,  
 ●-·-·: IR58, ○-·-·: Dular, ●····: IR32.  
 Bars indicate confidence interval.

する葉身伸長の傾きは、H4で8.287、農林22号で6.958、BPI-76で2.900、IR58で5.431、Dularで-0.786、IR32

で5.237であり、培養液濃度の上昇に対する反応においても、NNN型品種群では葉幅の増大に対する葉身伸長の傾きが他の品種に比較して大きく、葉面積の拡大を葉身の伸長に比較的強く依存していることが、一方、他の品種群では葉幅の増大に依存する傾向が強いことが、それぞれ明確になった。したがって、培養液濃度に対する維管束数、葉幅および葉身長の変化からは、イネ品種の葉身形態形成は、維管束数が高培養液濃度条件下でも増加せず、葉面積の拡大を葉身長(Leaf length)の伸長に強く依存するタイプ(LL型と称する)、Dularにみられたような本来維管束数が多く、培養液濃度の上昇によっても維管束数は増加しないが、葉幅(Leaf width)が主に増大して葉面積が増すタイプ(LW型)、そしてBPI-76、IR58およびIR32にみられたような葉身長も増大するが、とくに維管束数(Vascular bundle number)が増えて葉面積の拡大を葉幅の増大に強く依存するタイプ(VNLW型)の3つに大別できるものと考えられた(第4-2表)。そして、この葉身形態形成上の型とSLA-NCLA反応型との対応関係についてみると、NNN型はLL型に、その他の品種群は概ねVNLW型に属し、LW型にはSSN型の中のDularが属することが明らかになった。

ところで、山崎<sup>101-104)</sup>は、葉の形成過程において、生長点基部にわずかな隆起として分化する時期をP<sub>1</sub>、出葉開始期をP<sub>5</sub>とすると、大維管束数はP<sub>1</sub>~P<sub>2</sub>段階に決定され、小維管束数はP<sub>2</sub>~P<sub>3</sub>段階に、葉幅はP<sub>3</sub>~P<sub>4</sub>段階に、そして葉身長は最後のP<sub>4</sub>~P<sub>5</sub>段階に、それぞれ決定されることを明らかにしている。一方、松島ら<sup>45,46)</sup>によれば、窒素施肥あるいは窒素吸収制限が葉の形態形成に及ぼす影響は、急速伸長期にある葉原基に最も強く現れ、葉原基の生育段階からみると、葉幅は最も早期の段階で影響を受け、ついで葉身長の順に影響を受けると言う。これらのことを考え合わせると、葉身形態形成の過程において、VNLWのタイプに属する品種群は、葉の形態形成のより早い段階から培養液濃度の影響を受けて維管束数が増加して葉幅が拡大し易く、また、LWタイプは本来維管束数が著しく多くて増加はしないが、形態形成過程の中期以降に影響を受けて葉幅が拡大し易く、そのため、それぞれSLAが増大し易く、NCLAが高まり難い性質を持つものと推察される。他方、LLタイプの品種群では葉身の内部構造が決定した後の

Table 4-2 Comparison of change in vascular bundle number, leaf width and leaf length to concentration of culture solution

Response type in vascular bundle number, leaf width and length.	Variety	Vascular bundle number			Leaf width (mm)			Leaf length (cm)		
		40%	100%	160%	40%	100%	160%	40%	100%	160%
LL	H4 <sup>1)</sup>	30	30	30	5.83	6.89	6.62	29.4	37.9	36.8
	Norin 22 <sup>1)</sup>	27	27	27	6.20	6.49	6.69	22.5	23.7	26.0
LW	Dular <sup>3)</sup>	36	35	35	8.93	9.74	9.77	24.8	22.7	25.5
VNLW	BPI-76 <sup>2)</sup>	29	30	30	6.82	7.54	7.80	23.6	26.2	26.2
	IR58 <sup>3)</sup>	28	29	30	6.19	6.88	6.99	16.1	19.7	20.5
	IR32 <sup>4)</sup>	26	28	29	5.34	5.84	5.96	13.1	15.4	16.5

<sup>1)</sup> NNN, <sup>2)</sup> NSN, <sup>3)</sup> SSN, <sup>4)</sup> NSnN are response type in NCLA and SLA to nutrient concentration.

形態形成の遅い段階のみが高い培養液濃度に対して感受性を持ち、構造としては同質のものが伸長することによって葉面積の拡大が生じ、NCLAを高く維持できる性質を有するものと理解される。

培養液濃度の上昇に対して反応を示す葉の形態形成過程の段階が、品種群によって異なる理由は全く不明であるが、これらのことから、葉身の光合成機能の対肥料反応性が葉の形態形成上の品種特性の違いに基づいていることが強く示唆され、施肥に対する生産効率の高い品種を育成する上での興味深い知見として注目されよう。そして、施肥に対する生産効率の高い品種を育成する上では、増肥に対しても維管束数が増加せず、葉幅が拡大し難く、葉面積の拡大を葉身長に依存しつつも、受光態勢上葉身が直立している特性に注目することが重要であろうと推察された。

#### 摘 要

幼苗期における比葉面積 (SLA) の培養液濃度に対する変化の品種間差異に係わる葉身内部形態上の差異を明確にするために、葉位の進行に伴う葉身形態の変化の品種間差異、および培養液濃度の上昇に対する葉身形態変化の品種間差異を調査した。その結果、葉身形態形成の品種間差異は少なくとも第5葉以上の葉位で顕著であることが明確になった。そして、培養液濃度の上昇に対して葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) のみが顕著に増大し、SLAが増大し難い NNN 型品種群では、NSN, NSnN および SSN 型の品種群に比較して葉位の進行にともなう葉身長の増大程度が大であり、維管束数および

葉幅の増大は顕著に小であった。また、培養液濃度の上昇につれて SLA が増大する品種群にあっても、その中の SSN 型品種群に属する Dular では、この品種群の他の品種とは異なり、培養液濃度の上昇に対する維管束数の増加は認められなかったが、維管束数がどの濃度においても著しく多く、葉幅の増大に係わっているものと考えられた。そして、培養液濃度に対する各品種群の葉幅と葉身長の変化から、NNN 型品種群は葉面積の拡大を葉身長の増大に、他の品種群は葉幅の増大に、それぞれより強く依存していることが明らかになった。これらの結果から、増肥にともなう SLA の増大は、本来維管束数が多い品種群、および増肥による維管束数の増加が著しい品種群において顕著なことが明確になった。そして、施肥の効果が生産機能の向上として効率よく発揮されるためには、増肥に対して維管束数が増加せず葉幅が拡大し難く、葉面積の拡大を葉身長に依存し、かつ葉身が直立している特性を有することが重要であろうと推察された。

#### 第5章 移植直前の高窒素濃度処理が移植後の生育および収量に及ぼす影響

イネの移植栽培においては、移植による植え傷みを軽減し、移植直後から十分な生育量を確保することが重要である<sup>99)</sup>。とくに、生育期間が短く移植後3~4週間で幼穂形成期に至る品種が広く導入されている熱帯地域では<sup>64)</sup>、移植直後からの生育量の確保は一層重要な課題といえ、経済的理由から増肥に制約がある状況の中では、



より効率の高い施肥体系の確立が急務といえる。

他方、第3章で、栄養生長期における生育量を確保する上では、増肥に対して比葉面積 (SLA) の増大が小さく、葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) が高く維持されることが重要なことを明確にした。しかしながら、イネ品種の中には増肥した場合に、SLA が増大し NCLA が高まらない品種、あるいは低下する傾向を示す品種が多く、生産機能を高めることを目的とした増肥が葉構造を変化させ、必ずしも効率のよい乾物生産に結びつかない場合が多いことも明らかにした。これらの結果は、イネの施肥体系の改善を指向する上では、葉身の形態的な変化を引き起こさないで光合成機能を向上させる肥培管理の方法、換言すれば、SLA を変化させないで NCLA を高めるような施肥法の開発が必要なことを示唆するものである。

ところで我が国では、移植後の活着を促進するために、ベントウ肥と称して移植直前に高濃度の窒素肥料を施与する場合がある<sup>75,76)</sup>。この施肥は、葉色の維持あるいは移植後の活着を良好にすることを意図して、苗の体内窒素含有率を一時的に高めようとするものであるが、基肥を増した場合のように長く持続する生育環境としての多肥条件とは異なった効果を有すること、すなわち、SLA を変化させないで NCLA を高める有効な施肥法となっていることが窺われ、注目される。

このような観点から本章では、一時的に高濃度の窒素肥料を施用した場合の効果を明確にするために、短期間の高窒素濃度処理による葉身の形態的变化と体内窒素濃度の変化を調査するとともに、移植直前の高窒素濃度処理が移植後の生育および収量に及ぼす影響について検討した。

### 第1節 短期間の高窒素濃度処理による 葉身の形態と窒素濃度の変化

生産機能を高めることを目的とした施肥であっても、稲体が恒常的な高栄養条件下におかれると、葉構造が変化し、必ずしも効率のよい乾物生産に結びつかない場合が多いことから、本節では、葉身の形態的变化を引き起こさないで、乾物生産効率を高める施肥法の開発を指向して、一時的に高窒素濃度処理を行った場合の葉身の形態的变化および体内窒素濃度の変化を調査検討した。

### 材料と方法

実験には、第3章において培養液濃度に対する窒素吸収反応が典型的に異なったインド型の3品種、IR 42、IR 50およびIR 58を供試した。IR 42およびIR 50は培地養分濃度に拘らず高い窒素吸収を示し、IR 58は高培地養分濃度条件でのみ高い窒素吸収を示す品種である。各品種の種子は消毒を行った後、発芽を揃えるために18°Cで20時間、20°Cで30時間、30°Cで12時間吸水させ、いわゆるハトムネ状態にまで発芽したものを用いた。材料の育成には、直径1 cmの穴を3×4 cmの間隔で開け、裏面にサランネットを貼った厚さ5 cmの塩ビ板(38×59 cm)を10 l入りプラスチックバットに取り付けた容器を用いた。1989年4月14日、塩ビ板の各穴に1粒ずつ播種し、細粒の海砂を穴に充填、覆土し、ガラス室内で育成した。バットには塩ビ板との間に5 mm程度の空間が残るように水道水を入れ、コンプレッサーで通気することによって塩ビ板の下面からも常時加湿した。5日後の第2葉抽出時(4月19日)からは、水道水を木村氏B液の基準濃度液に交換した。培養液のpHは毎日5.5に調整し、培養液の交換は7日毎に行った。13日後の第4葉抽出時(4月27日)には、4×4 cmの間隔で直径1 cmの穴を開けたスチロール板(38×59 cm)の各穴に1個体ずつ移植し、同様に水耕を継続した。25日後の第5葉展開時(5月9日)に、光強度約60 klx、昼夜それぞれ12時間、気温25°C、相対湿度75%としたグロースキャビネット内に植物体を移し、3日間培養した後に、5月12日より(葉齢5.5)、木村氏B液の基準濃度液を1 Nとして、培養液中の窒素濃度のみを異にする6区(10, 50, 100, 200, 500, 1000 N)を設け、0, 12, 24, 48時間の高窒素濃度処理を行った。なお、12時間処理は明条件下で、24および48時間処理は、明暗条件をそれぞれ12時間とした条件下で行った。処理開始直前と終了時に、10個体ずつサンプリングし、葉面積、部位別乾物重を測定した後に、乾物重当たり窒素含有量(N%)を測定した。培養液中の窒素濃度は、木村氏B液の基準濃度液(23 ppm N)に尿素を加えることにより所定の濃度にした。

### 結果と考察

処理期間中の葉面積の変化には、品種および処理濃度間で差異が認められ、各品種とも10 Nおよび50 Nでは

葉面積が増大したが、100 N では、IR 58では顕著な変化はみられなかったのに対し IR 42では100 N 24時間で、200 N 以上の濃度では何れの品種でも12時間で、それぞれ葉身が巻き、測定した葉面積に著しい減少が認められた (第5-1図)。萎凋がみられた処理区では高窒素濃

度処理による葉身の乾物重当たり窒素含有量 (NCLW) の増大が認められたが、萎凋がみられなかった処理では、NCLW に顕著な増大は認められなかった (第5-2図)。しかしながら、葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) については、IR 42の50 N 24時間および100 N 12時間処理で、

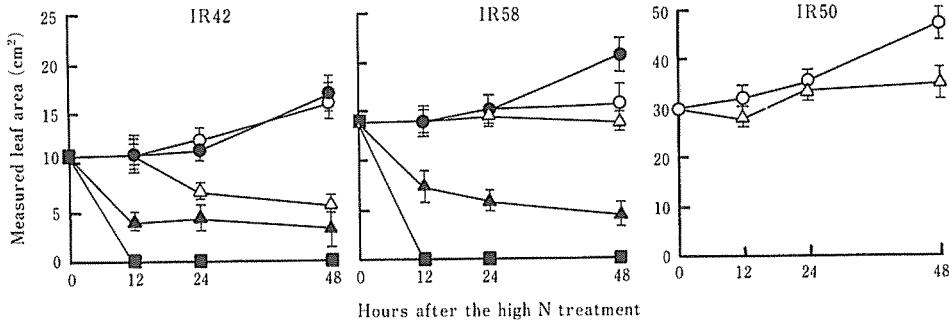


Fig. 5-1. Change in leaf area during the high N treatment.  
○: 10N, ●: 50N, △: 100N, ▲: 200N, □: 500N, ■: 1000N.  
Bars indicate confidence interval.

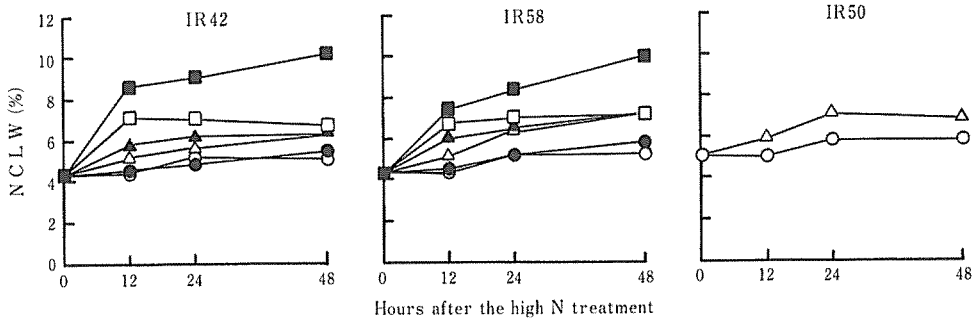


Fig. 5-2. Change in NCLW during the high N treatment. Symbols are the same as those in Fig. 5-1.

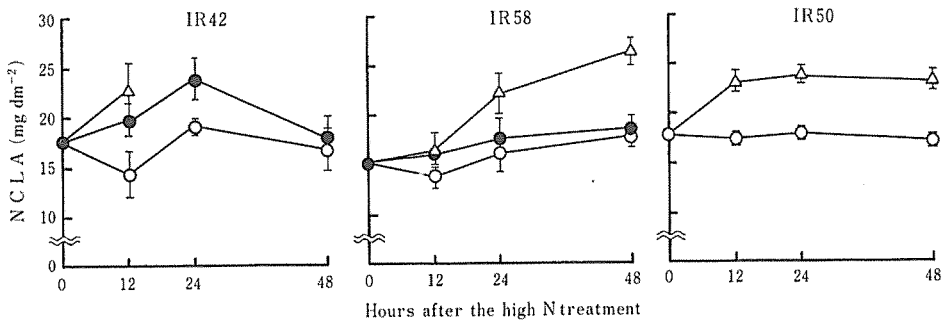


Fig. 5-3. Change in NCLA during the high N treatment.  
○: 10N, ●: 50N, △: 100N.  
Bars indicate confidence interval.

また、IR 50では100 N 12、24および48時間処理で、IR 58では100 N 24および48時間処理で各々約40%の増大が認められ（第5-3図）、高窒素濃度処理によって、NCLAが高まることが明らかになった。それらの処理区において、NCLWにほとんど増大が認められず、NCLAに顕著な増大が認められたことは、比葉面積（SLA）が高窒素濃度処理によって増大しなかったことを示すものといえる。第2章では、NCLAと純同化率（NAR）の間に高い正の相関関係を認めており、高窒素濃度処理によるNCLAの上昇は、移植直後の生育量を十分に確保する上で有効に働くものと推察された。また、多くのイネ品種において、高培養液濃度下では体内、特に葉身の乾物重当たり窒素含有量（NCLW）は高まるが、同時にSLAの増大を通じて葉面積が拡大し、NCLAが高まり難かったことを考え合わせると、一時的な高窒素濃度処理によって、葉身の薄化拡大を伴わずにNCLAを高め得ることが明確になったことは、新たな積極的施肥管理技術を検討する上で極めて有意義であると思われる。

## 第2節 一時的な高窒素濃度処理が光合成、呼吸および移植後の生育に及ぼす影響

イネ幼苗を、一時的に基準培養液濃度の100倍に相当する窒素溶液（2300 ppm N）を用いて処理することによって、葉構造の変化を伴わずに、純同化率（NAR）と極めて高い正の相関関係を有する葉面積当たり窒素含有量（NCLA）を高め得ることが明らかになったことから、次に、この処理が移植後の幼苗の生育に及ぼす影響について、生長解析の手法を用いて検討した。また、高窒素濃度処理を施した苗の光合成速度、地上部および地下部の呼吸速度を連続的に測定し、光合成機能との関連からこの処理の影響を検討した。

### 材料と方法

生育に及ぼす影響の解析：1989年5月11日に播種し、前節の方法と同様に培養したIR 50の幼苗（葉齢5.5）を用い、培養液中の窒素濃度を異にする2区（1N, 100N）を設けて、6月6日より、12時間および24時間の高窒素濃度処理を行った。各処理を施した苗は、土壌を充填した25 l容プラスチックバットに、4.5×8.0 cmの間隔で1個体ずつ移植した。土壌には、くみあい粒状培土Kと赤玉土を1：3の割合で混合したものをを用い、硫酸ア

ンモニウム、過磷酸石灰および塩化カリウムを施用して、少肥区（N：P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>：K<sub>2</sub>O = 1.6：1.6：2.7 g m<sup>-2</sup>）、中肥区（3.0：3.0：5.0 g m<sup>-2</sup>）、多肥区（6.0：6.0：10.0 g m<sup>-2</sup>）の3段階の施肥区を設けた。移植時および10日後に各区10個体をサンプリングし、葉面積、部位別乾物重および乾物重当たり窒素含有量（N%）を測定するとともに、生長解析を行った。

光合成および呼吸速度に及ぼす影響の解析：本実験ではアキヒカリを供試した。材料の育成には、8×8 cmの間隔で直径6 cmの穴を開け、裏面にサランネットを貼った厚さ5 mmの塩ビ板（25×32 cm）を、水道水を充填した5 l入りのプラスチックバット取り付け容器を用い、いわゆるハトムネ状態にまで発芽した種子を塩ビ板の各穴に20粒ずつ播種し、水道水を用いてガラス室内で育てた。そして、第2葉展開時に、4×4 cmの間隔で直径1 cmの穴を開けたスチロール板（25×32 cm）の各穴に1個体ずつ移植すると同時に、水道水を木村氏B液基準濃度液に交換し、コンプレッサーで通気しながら水耕栽培した。培養液の交換は4日毎に行い、培養液のpHは毎日pH 5.4に調整した。

5葉期に達した苗を、光強度約30 klx、昼夜それぞれ12時間、気温26°C、相対湿度75%に設定したグロースキャビネット内に移して2日間生育させた。その後、草丈、葉齢および生体重を指標に生育の揃った8個体を選び、高窒素処理を行った場合と行わなかった場合の光合成速度および呼吸速度の測定のために、それぞれ4個体を供した。光合成および呼吸速度の測定にあたっては、地上部の光合成と呼吸および根部の呼吸が測定できる同化箱に4個体セットし、まず、基準培養液濃度下で明暗期それぞれ12時間とした連続測定を24時間行った。その後、植物体を同化箱から取り出し、暗中で、培養液に尿素を加えて2300 ppmの高窒素濃度処理を12時間施した後、再び植物体を基準培養液濃度とした同化箱にセットし、その後の光合成および呼吸速度を3日間測定した。また、高窒素濃度処理を行わない場合については、同化箱外での12時間の処理を培養液で行い、同様に測定した。そして、高窒素濃度処理前の光合成速度に対する相対値を用いて比較した。

光合成および呼吸速度の測定は、植物体のCO<sub>2</sub>収支を生育状態で測定するため、根部の呼吸を莖葉部とは通

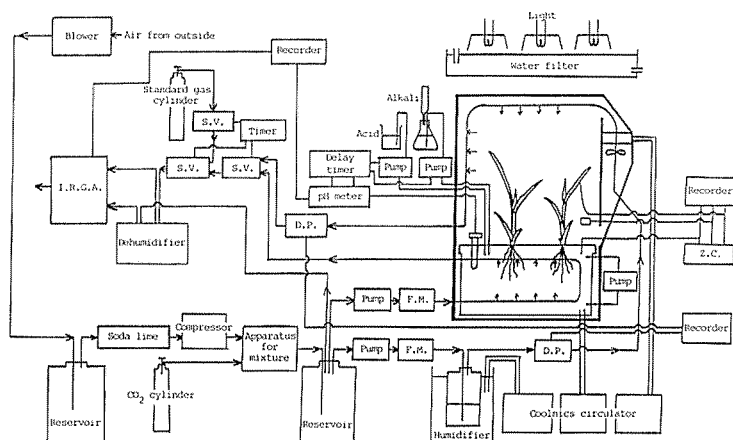


Fig. 5-4. The apparatus for measurements of photosynthesis, respiration and transpiration. F.M.: flow meter, D.P.: dew-point hygrometer, S.V.: solenoid valve, I.R.G.A.: infra-red gas analyzer, Z.C.: zero controller.

気系を異にする培養液槽を用いて測定する方式を用いた(第5-4図)。同化箱の地上部および地下部部分には、脱炭酸空気と100% CO<sub>2</sub> ガスを、ガス混合装置(エステック社製)によって混合した一定のCO<sub>2</sub> 濃度の空気を、加湿または除湿器によって一定の湿度に調整した後、導入した。地上部と地下部の出口からのガスは、電磁弁とタイマーにより30分毎に流路を切り替えて相対値型赤外線CO<sub>2</sub> ガス分析計(島津社製URA5)に導き、光合成および呼吸速度の連続測定を行った。光源には陽光ランプ(東芝400W)を4個使用した。測定条件は、光強度80 klx, 昼夜それぞれ12時間, 地上部温度を26.0 ± 0.5°C, 相対湿度75%, 地下部温度23°C, pH 5.35 ± 0.05 とし、また、通気する空気のCO<sub>2</sub> 濃度は335 ppm とした。

同化箱培養液槽を用いた根部の呼吸の測定は、CO<sub>2</sub> 濃度が一定に保たれた空気を、培養液槽の底部のエアストーンに送り込み、培養液中を通過させ、上層部出口から出た空気の一部を赤外線ガス分析計に送り込んで行い、呼吸速度は、植物体がない状態でのCO<sub>2</sub> 濃度の測定値(ブランク値)と植物体を導入後のCO<sub>2</sub> 濃度の測定値の差より算出した。なお、光合成速度および呼吸速度は第3章、第3節で用いた計算式により、個体当たりの速度を算出した。

## 結果と考察

12時間および24時間高窒素濃度処理を施したIR50の苗の葉面積当たり窒素含有量(NCLA)と、少肥区の土壤に移植した後10日間の純同化率(NAR)の関係を第5-5図に示した。NCLAの上昇にともないNARは増大し、100N12時間処理でNCLAが約23 mg dm<sup>-2</sup>となり、NARが最大となったが、同24時間処理の場合には、NCLAはさらに大であったものの、12時間処理のそれよりNARは明らかに低下した。このことは、NCLAには

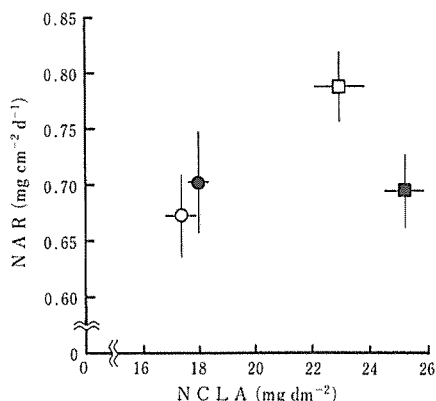


Fig. 5-5. Relationship between NCLA at the end of the high N treatment and NAR after transplanting. ○: 1N 12 hours, ●: 1N 24 hours, □: 100N 12 hours, ■: 100N 24 hours. Bars indicate confidence interval.

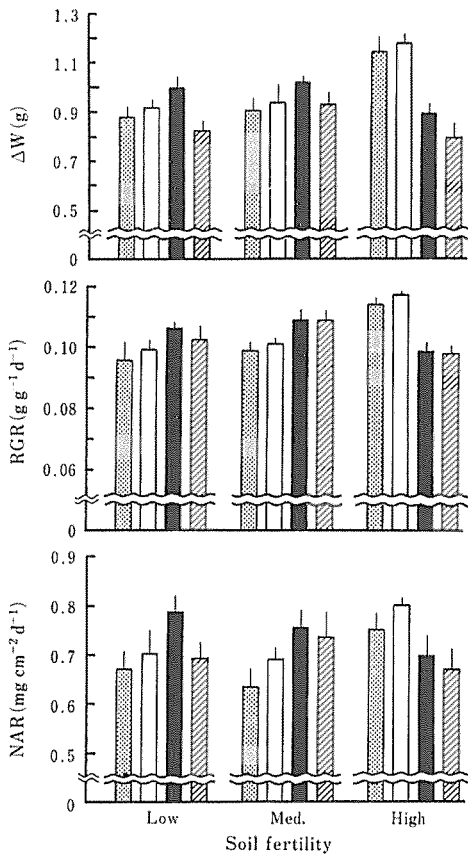


Fig. 5-6. Effect of the high N treatment prior to transplanting on  $\Delta W$ , RGR and NAR in three level of soil fertility.  
 □: 1N 12 hours, □: 1N 24 hours,  
 ■: 100N 12 hours, ▨: 100N 24 hours.  
 Solid lines indicate confidence interval.

NAR を高く維持する上で最適な範囲があることを示唆するものと考えられた。

移植後の初期生育に対する効果については、第5-6図に移植後10日間の生長解析の結果を示した。少肥区と中肥区では、100 N 12時間処理の場合に1 N 処理に比べて乾物増加量 ( $\Delta W$ ) および相対生長率 (RGR) が増大したが、この RGR の増大は葉面積比 (LAR) の増大ではなく、NAR の増大によるものであった。また、相対葉面生長率 (Relative leaf growth rate: RLGR) および地上部/地下部比 (Top/root ratio: T/R ratio) の両形質が、少肥区と中肥区の100 N 12時間処理で高まったことをも

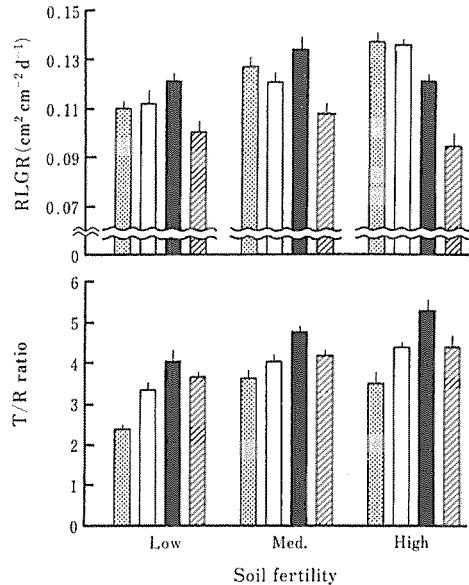


Fig. 5-7. Effect of the high N treatment prior to transplanting on RLGR and T/R ratio in three level of soil fertility.  
 Symbols are the same as those in Fig. 5-6.  
 Solid lines indicate confidence interval.

考え合わせると (第5-7図)、移植直前の高窒素濃度処理によって、植え傷みにより養分吸収が困難であろうと考えられる移植直後の生育、とくに地上部の生長が促進されることが明確になったと言える。しかしながら、多肥区における各生長パラメーターについてみると、何れも1 N 処理に比較して100 N 処理で小さく、むしろ高窒素濃度処理によって生育は阻害され、多肥条件ではこの処理が有効でないことが明らかになった。

個体の光合成速度および呼吸速度に対する影響については、高窒素濃度処理前の地上部における  $CO_2$  ガス吸収量を100%とした、光合成速度、地上部および地下部の呼吸速度の相対値を第5-8図に示した。その結果、光合成速度は何れの場合にも日を経るにつれて増大するが、高窒素濃度処理を行った場合には、その後の増大程度が大きいこと、しかしながら、地上部の呼吸速度には処理による顕著な差異が認められないことが明確になった。また、地下部の呼吸速度については、処理終了直後の増大程度が高窒素濃度処理で高まることが認められたが、その差は徐々に減少し2日後には認められなくなった。これらの結果は、一時的な高窒素濃度処理による

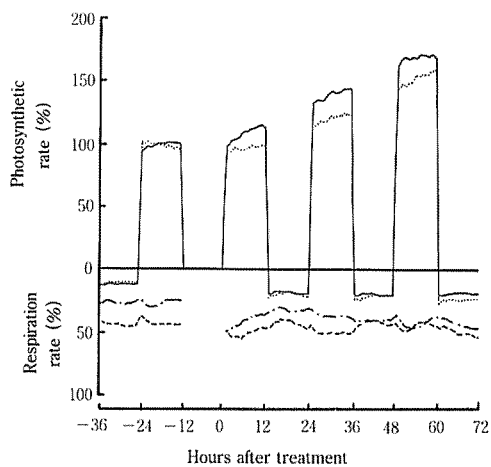


Fig. 5-8. Effect of the high N treatment on photosynthetic rate and respiration rate.

—: top of treated plant,  
 .....: top of control plant,  
 - · - · -: root of treated plant,  
 ----: root of control plant.

NAR の増大が、CO<sub>2</sub> 収支の面では光合成速度の促進を通じて引き起こされていることを示すものと考えられた。

### 第3節 農業形質への影響と生育促進効果の持続期間について

前節において、移植直前の一時的な高窒素濃度処理によって移植後の生育が促進されることが明らかになったことから、この処理による生育促進効果がどの農業形質に現れるのか、また、相対生長率 (RGR) の変化を指標に生育促進の効果がどの程度の期間持続するののかについて、IR 46および IR 58など 9 品種を用いた圃場栽培を行って検討した。

#### 材料と方法

実験は、主に日本植物調節剤研究協会研究圃場 (茨城県牛久市) で行い、一部を岡山大学農学部附属農場水田において行った。第1節の方法と同様、ハトムネ状態にまで発芽させた、アケボノ、中生新千本、新潟早生、短銀坊主、南京11号、早生統一、IR 36、IR 46および IR 58の種子を、くみあい粒状培土 K を充填した育苗箱に播種し、ビニールハウス内で育苗した。移植前夜に育苗箱ごと地下部を100 N 尿素溶液 (2300 ppm N) に浸し、12時間高窒素濃度処理を行った。実験地および栽培概要

Table 5-1 Design of experiment

	Ushiku <sup>1)</sup>	Okayama <sup>2)</sup>
Variety used	Akebono Nakateshinsenbon Niigatawase Tanginobozu Nanjing 11 Choshentongil IR38	IR46, IR58
Seeding	18 June 1990 120 g per nersery box	21 May 1990 896 seeds per Minoru pot <sup>3)</sup> 2 seeds per hole
Transplanting	11 July 2 plants per hill 22.2 hills per m <sup>2</sup>	26 June 2 plants per hill 22.2 hills per m <sup>2</sup>
Fertilization	N: P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> : K <sub>2</sub> O	N: P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> : K <sub>2</sub> O
Basal dressing	0:0:0 kg per 10a	3.0:4.2:3.6 kg per 10a
Top dressing	2.0:2.0:2.0 29 August	6.0:5.0:6.6 13 September

<sup>1)</sup> Research institute of The Japan Association for Advancement of Phyto-Regulator.

<sup>2)</sup> The Research Farm, Faculty of Agriculture, Okayama University.

<sup>3)</sup> Nursery box for seeding in hill.

は第5-1表に示した通りで、IR 46およびIR 58以外は基肥を施さず、追肥(穂肥)のみとした。調査については、移植後5週間までの間に2ないし3回、各品種各処理区10株ずつサンプリングを行い、草丈、分けつ数および茎葉部乾物重を測定した。なお、岡山大学における圃場試験で供試したIR 46およびIR 58の2品種については、移植時の葉身、葉鞘+茎の乾物重当たり窒素含有量(N%)を測定し、また、各サンプリング時には草丈、分けつ数、茎葉部乾物重の他に葉面積の測定も行い、それらのデータを基に生長解析を行った。

### 結果と考察

移植時の窒素含有量を測定した2品種の葉面積当たり窒素含有量(NCLA)は、100 N 12時間処理によって、IR 46で $6.2 \text{ mg dm}^{-2}$ が $7.9 \text{ mg dm}^{-2}$ に、またIR 58では $7.1 \text{ mg dm}^{-2}$ が $9.1 \text{ mg dm}^{-2}$ にまで、それぞれ約28%、29%増大した。しかしながら、移植後2~4、5週間の草丈の推移については各品種とも、対照区と処理

区間に顕著な差異は認められなかった(第5-2表)。一方、分けつ数は、移植後2週間ではIR 46およびIR 58の処理区で、対照区に比較して1本多く、アケボノで2本、南京11号では5本多かった。そして、移植後4~5週間目では、何れの品種においても対照区に比較して処理区で少なくとも1本以上分けつ数が多かった(第5-3表)。高橋ら<sup>74)</sup>は茎数と茎部の全窒素濃度とに相関のあることを指摘しており、大島<sup>66)</sup>は茎部の水溶性窒素は分けつの発生にとって他の部位における各窒素化合物とくらべて、最も重要な意義をもっていること、また、水溶性窒素は全窒素、粗蛋白態窒素と同様窒素施用量の多少をよく反映することを報告している。そこで、移植時の窒素含有量を測定した2品種の葉鞘+茎の乾物重当たり窒素含有量についてみると、高窒素濃度処理によってIR 46で1.42%が1.79%に、またIR 58では1.33%が1.97%にまで、それぞれ約26%、48%高かった。先に葉身の乾物重当たり窒素含有量(NCLW)は高窒素濃度処理によって顕著に高まらないことを述べたが、水溶性窒

Table 5-2 Effect of the high nitrogen treatment prior to transplanting on change of plant length

Variety	Plot	Plant length (cm)		
		2 WAT <sup>1)</sup>	4 WAT	5 WAT
Akebono	Control	32.4±3.6	—	57.5±4.4
	Treated	34.7±2.2	—	63.9±5.6
Nakatshinsenbon	Control	33.4±2.6	—	52.2±2.1
	Treated	30.4±2.3	—	51.3±2.3
Niigatawase	Control	28.1±2.1	—	56.8±1.2
	Treated	31.2±0	—	58.0±1.7
Tanginbozu	Control	24.7±2.4	—	37.4±2.0
	Treated	24.7±3.2	—	36.1±1.6
Nanjing 11	Control	46.5±2.9	—	63.4±3.5
	Treated	49.1±3.3	—	66.3±3.5
Choshentongil	Control	42.5±3.6	—	58.8±4.4
	Treated	42.6±1.6	—	60.9±1.1
IR36	Control	37.1±1.7	—	56.7±4.4
	Treated	36.5±3.2	—	60.9±2.6
IR46	Control	46.9±0.8	60.6±0.8	—
	Treated	47.5±0.6	64.2±2.8	—
IR58	Control	46.6±1.5	56.7±1.4	—
	Treated	46.3±1.1	56.4±2.4	—

<sup>1)</sup> Weeks after transplanting.

Values represent mean ± confidence interval.

素は分けつ初期には葉身<葉鞘+茎であり、葉鞘+茎の水溶性窒素は窒素施用量の多少をより早く、よく反映するとの結果<sup>60)</sup>を考え合わせると、茎鞘+茎の乾物重当たり窒素含有量は尿素を用いた短時間の高窒素濃度処理によっても比較的高まり易く、同時に葉鞘+茎の水溶性窒素の絶対量も増大すると考えられ、そのために分けつの発生が促されるものと推察された。また、乾物重の増加に対する影響についてみると、移植後2週間では、IR36を除いて処理区での増加が大であり、移植後4、5週間目まで至ると何れの品種とも処理区で大となった(第5-3表)。この茎葉部乾物重の増加は、先にも述べた通りNCLAの上昇によるNARの増大を通じたRGRの増大によるものと言える。なお、各品種各処理区の1茎当たり茎葉部乾物重を比較した結果(第5-3表)、品種によってその程度は異なるものの、高窒素濃度処理によって増加した分けつは何れも対照区と遜色のないものであった。

これらのことから、移植直前の高窒素濃度処理の効果

が、草丈の伸長には大きな影響を与えず、分けつ数の増加および茎葉部乾物重の増大に対して効果を有することが明確になった。

そこで、移植後4週間までの生長解析を行ったIR46およびIR58の2品種について、RGRの変化を基にこの処理の効果の持続期間を検討した。その結果、移植後2週間までは2品種とも処理区でRGRが大であったが、移植後2~4週間はIR46では対照区で大であり、IR58では両区の差異が縮小して、ほとんど差異が認められなかった(第5-9図)。このことから、移植直前の高窒素濃度処理による移植後の生育促進の効果は概ね3週間にわたって持続することが窺われた。

#### 第4節 収量形質に及ぼす影響

これまで、移植直前に一時的な高窒素濃度処理を施すことによって、苗の葉構造は変化せず、葉面積当たり窒素含有量(NCLA)が上昇すること、そして、移植後の生育が促進され、分けつ数が増加することを明らかにし

Table 5-3 Effect of the high nitrogen treatment prior to transplanting on tiller number per hill, shoot dry weight and dry weight per stem at 5 weeks after transplanting

Variety	Plot	Tiller number per hill	Shoot dry weight (g)	Dry weight per stem (g)
Akebono	Control	6.8±1.2	3.86±0.40	0.44
	Treated	11.2±3.8 (165)	7.43±2.05 (192)	0.56 (127)
Nakateshinsenbon	Control	6.4±1.4	4.03±0.58	0.48
	Treated	7.4±1.2 (110)	4.32±0.40 (107)	0.46 (96)
Niigatawase	Control	4.8±1.6	3.90±1.10	0.57
	Treated	7.2±1.9 (150)	6.45±1.17 (165)	0.70 (123)
Tanginbozu	Control	5.0±0.7	3.20±0.10	0.46
	Treated	6.0±0 (120)	3.35±0.14 (105)	0.42 (91)
Nanjing 11	Control	15.4±2.8	13.46±3.57	0.77
	Treated	21.0±2.7 (136)	20.16±0.96 (150)	0.88 (114)
Choshentongil	Control	6.8±0.7	8.43±1.77	0.96
	Treated	12.8±3.7 (188)	12.59±1.63 (149)	0.85 (89)
IR36	Control	15.0±0.6	8.50±1.15	0.50
	Treated	16.6±0.7 (111)	11.87±2.15 (140)	0.64 (128)
IR46*	Control	12.2±0.9	6.82±0.52	0.48
	Treated	13.8±0.6 (113)	7.50±0.54 (110)	0.48 (100)
IR58*	Control	19.1±1.2	8.76±0.48	0.42
	Treated	21.9±1.4 (115)	10.17±0.57 (116)	0.43 (102)

Values represent mean±confidence interval, numerals in parenthesis are percent of control.

\*: value are data at 4 weeks after transplanting.



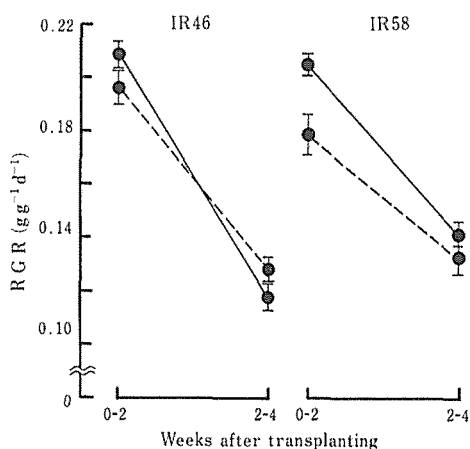


Fig. 5-9. Effect of the high N treatment prior to transplanting on change of RGR.  
 .....: control, —: treated.  
 Bars indicate confidence interval.

た。本節では、移植直前の高窒素濃度処理が収量形質に及ぼす影響について検討した。

#### 材料と方法

本節で用いた材料は、前節において生育促進効果の検討に用いた品種を継続して収穫期まで栽培したものであり、各品種とも第5-1表に示したとおり、幼穂形成期に穂肥として追肥を行った。収穫期には各品種各処理区とも10株ずつサンプリングし、穂数と1穂粒数を調査した。さらに、日本型品種、インド型品種のそれぞれの中で比較的登熟がみられたと考えられる中生新千本とIR46、および韓国品種の早生統一については収量構成要素を調査し、それらの積により籾収量を求めた。また、先に生長解析を行ったIR46およびIR58は、対照区と処理区それぞれ5株について分解調査を行い、分けつの発生次位と有効茎かどうかを調査した。

#### 結果と考察

1株当たりの穂数は、何れの品種においても移植直前の高窒素濃度処理によって明らかに増加し、最も少ない場合でも対照区に比べてアケボノおよびIR46で2本の増加、最も多い場合には南京11号で6本の増加であった(第5-10図)。1穂粒数に対する影響は品種によって異なり、一定の傾向は認められなかったが、1株当たりの総粒数は何れの品種とも対照区に比べて処理区で大であ

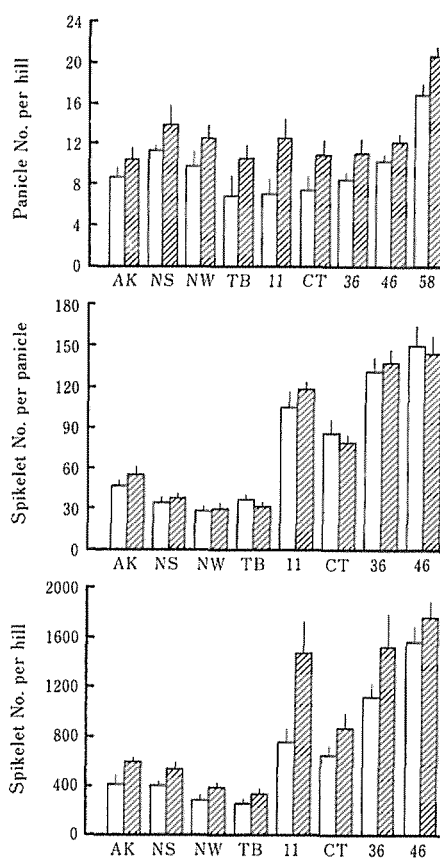


Fig. 5-10. Effect of the high N treatment prior to transplanting on panicle number and spikelet number.  
 AK: Akebono, NS: Nakateshinsenbon, NW: Niigatawase, TB: Tanginbozu, 11: Nanjing 11, CT: Choshentongil, 36: IR36, 46: IR46, 58: IR58.  
 □: control, ▨: treated.  
 Solid lines indicate confidence interval.

り、50~100%の増加が認められた。なお、IR58については脱粒が著しかったため、1穂粒数の調査からは除外した。

ところで、各品種で穂数が確実に増加していたことは、処理によって増加した分けつが有効茎となったことを示すものと考えられることから、次に、どの次位の分けつが増加して有効茎となったのかを明確にするため、高窒素濃度処理の持続期間の検討にも用いたIR46およびIR58の2品種の収穫株について分解調査を行った。その結果、処理区の株では対照区のものに比べて、初発分けつ

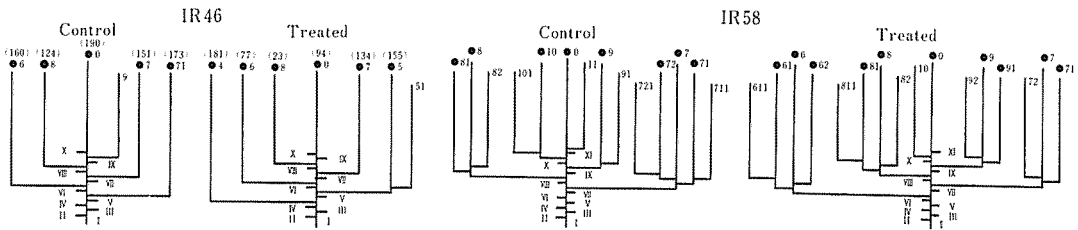


Fig. 5-11. Scheme of tillering pattern.

●: panicle.

Numerals in parenthesis are spikelet number.

Table 5-4 Effect of the high nitrogen treatment prior to transplanting on yield components

Variety	Plot <sup>1)</sup>	No. of Panicles per hill	No. of spikelets per panicle	Percentage of ripened grains	1000 grains weight (g) <sup>2)</sup>	Yield (g m <sup>-2</sup> ) <sup>3)</sup>
Nakateshinsenbon	Control	11.0 ± 1.0	36.2 ± 4.3	74.3 ± 8.5	24.1 ± 1.0	158.3 ± 13.0
	Treated	14.0 ± 1.9	38.4 ± 4.4	74.1 ± 5.8	24.5 ± 1.0	216.7 ± 12.4
Choshentongil	Control	7.0 ± 1.9	90.9 ± 6.7	63.8 ± 9.7	26.9 ± 1.0	242.4 ± 10.8
	Treated	11.0 ± 1.6	79.9 ± 6.8	66.6 ± 9.0	27.4 ± 1.5	356.1 ± 18.2
IR46	Control	10.0 ± 1.2	156.8 ± 11.2	41.2 ± 4.4	12.7 ± 0.3	182.1 ± 12.0
	Treated	12.2 ± 1.0	147.1 ± 12.9	40.7 ± 4.7	13.6 ± 2.3	220.5 ± 7.6

<sup>1)</sup> Nakateshinsenbon and Choshentongil were applied 2.0 kg N and 2.0 kg K<sub>2</sub>O per 10 are at the panicle formation stage. IR46 was applied 6.0 kg N, 5.0 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> and 6.6 kg K<sub>2</sub>O per 10 are at the panicle formation stage.

<sup>2)</sup> 1000 grains weight of brown rice.

<sup>3)</sup> Estimated grain yield of brown rice derived from yield components. Values represent mean ± confidence interval.

の発生節位が1節低く(第5-11図), 高窒素濃度処理によって, より低位のより着生粒数の多い分けつが増加していることが明らかになった。関谷<sup>71)</sup>は水耕栽培による結果から, 窒素給与の時期の違いは分けつ芽の発生並びに分けつ節位に異なる影響を与え, 低節位分けつ芽の発育に及ぼす影響が顕著であることを報告している。また, 山本<sup>99)</sup>は移植後の初発分けつ返日数と最高分けつ数および穂数との間に有意な負の相関関係を認め, 初発分けつ返日数は活着日数の指標となることを報告している。本実験において, 高窒素濃度処理区で1節低い節位から初発分けつが発生していたことは, この処理によって活着が促進されていたことを改めて示すものであり, 株当たり粒数を確保する上での, 極めて有意義な効果として注目された。

第5-4表には中生新千本, 早生統一およびIR46の収量構成要素を示した。1穂粒数, 登熟歩合および糶千

粒重には対照区と処理区の間で顕著な差異は認められなかったが, 穂数の増加にともなう総粒数の増加によって糶収量は処理区で増加し, 中生新千本で約36%, 早生統一で約47%, IR46で約21%の増収であった。これらの結果は, 移植直前の一時的な高窒素濃度処理が, 有効化する低次分けつの増加を通じて収量の増大につながることを示している。そして, 一穂穎花数が一株穂数に比較して変動し難い形質であり<sup>55,67)</sup>, 栽培技術による増収を考える上では, 穂数の増加に依存することが, より容易な方法であることを考え合わせると, この一時的な高窒素濃度処理は, 葉構造を変えずに生産機能を高め, しかも増収につながり得る極めて有用な具体的施肥法といえよう。さらに, この施肥が, 基肥を増した場合のような持続的多肥条件とは異なっていることから, 施肥のあり方に対する新たな視点が提起され, 効率の高い施肥体系を確立する上での, とくに, 瘦地における初期生育の

確保や少肥栽培法の確立等を図る上での極めて有意義な知見と考えられた。

## 摘 要

比葉面積 (SLA) を増大させないで葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) を高め得る施肥法の開発を指向し、一時的に高濃度の窒素肥料を施用した場合の効果を検討した。そのため、12~48時間の230, 1150, 2300, 4600, 11500 および23000 ppm の高窒素濃度処理による苗の体内窒素濃度の変化を調査するとともに、移植直前の高窒素濃度処理が移植直後の生育および収量に及ぼす影響を調査した。その結果、2300 ppm, 12時間の処理によって、葉身の薄化拡大を伴わないで NCLA を約40%高め得ることが明確になった。また、この処理を移植直前に行った苗を基肥量の異なる土壌に移植した場合には、少肥条件下ほど顕著に、移植後の純同化率 (NAR)、相対生長率 (RGR)、相対葉面生長率 (RLGR) が高まることが明確になった。なお、この一時的な高窒素濃度処理が NAR を促進した点については、個体の光合成速度および呼吸速度に及ぼす影響を調査し、光合成速度が促進されることを確認した。少肥条件とした圃場試験の結果からは、この処理の影響が品種によって異なり、初期生育における乾物増加では5~90%の、また分けつ数の増加では10~90%の促進が認められた。しかしながら、草丈には何れの品種にも影響がほとんど認められなかった。また、RGR の変化から、この処理は移植直後から約3週間の生育に直接影響を与えるものと推定された。さらに、増加した分けつは有効化する分けつであり、一株粒数の増加を通じて増収につながる事が明確になった。一時的な高窒素濃度処理によって、SLA を増大させずに生産機能を高め得たことは、施肥法に対する新たな視点を提起し、より効率の高い施肥体系の確立を指向する上での、また、瘦地における初期生育の確保や少肥栽培法の確立等を図る上での極めて有意義な知見と考えられた。

## 第6章 総合考察

前章までの実験結果をふまえ、本章では、1. 稲作における施肥生産効率改善の重要性、2. 施肥量に対する生育反応のメカニズム、3. 個葉光合成機能の向上、4. 施肥の

概念および現状の栽培における施肥法の改善の可能性に焦点を当て、総合的に考察した。

### 1. 稲作における施肥生産効率改善の重要性

イネ品種の施肥に対する反応性については、従来窒素施用量を増した場合の収量の多少を目安として判断されており<sup>3,83)</sup>、一般に少肥条件下でも収量が比較的低下しない品種が少肥向き品種とされ、多肥条件下での収量が高い品種が多肥向き品種とされてきた<sup>82,84)</sup>。また、それぞれの品種生態の特性は、少肥向き品種では葉身の厚さが薄く葉色も薄いこと、多肥向き品種では葉身が厚く葉色が濃いことであると考えられてきた<sup>93~95)</sup>。

しかしながら、第2章および第3章の結果からは、少肥条件下で生産効率が高い品種の有すべき特性は葉身乾物重当たり窒素含有量 (NCLW) で表される窒素吸収力、および葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) で表される窒素保持力が大きいこと、多肥条件に対しては比葉面積 (SLA) の増大が小さく、NCLA が高く維持されて相対生長率 (RGR) が安定していることであるといえた。したがって、少肥向き品種、多肥向き品種ともに、葉身が厚く NCLA が大であることが重要な形質であることになり、少肥向き品種の特性については、従来指摘されていた特性と異なる。この点については以下のように考えられる。本実験結果に基づく、少肥向き品種の特性とされてきた葉色が薄いということは、換言すれば葉面積当たり窒素含有量の少ない品種では、純同化率 (NAR) が低いため、RGR をより高く維持する上では葉面積比 (LAR) が大であることが重要な形質となる。そして、第3章の結果で LAR が SLA によって一義的に規定されていたことから、このことは、SLA が大きいという特性が要求されることになり、少肥向き品種のもうひとつの特性として、葉身が薄いことが指摘されるに至ったものと考えられる。本研究の結果でも、極少肥条件下で高い RGR を示した品種はある程度大きい SLA を有していた。しかしながら、その値は決して、多肥条件下において認められるほどに大ではない上に、NCLA が多肥条件下における値に匹敵するほど高い値であった。したがって、これらのことから、従来の指摘は、極少肥条件下での品種間比較を重視したことよっての、あるいは極めて限られた供試品種数の中で高い生産性を示した品種の特徴を記述したための帰結のように推察される。

そして、瘦地での生産性向上あるいは少肥栽培を指向する上でも、供給される少ない養分を用いていかに効率の高い生産を行うかが具体的かつ重要な視点といえ、その場合に要求されるイネの特性は施肥の多少に拘らず同一であることを、改めて十分に認識しておくべきといえよう。

一方、施肥量と収量の関係からは、どのような品種を用いた場合でも施肥量当たりの生産収量、すなわち施肥生産効率が施肥量の増大につれて著しく低下すること<sup>82,84)</sup>、また、少肥向き、多肥向き品種の間では、少肥条件下における少肥向き品種の施肥生産効率が高く、増肥にともなう低下がより著しいことが認められ、同様の傾向は施肥量に対する乾物生産効率においても認められる<sup>10)</sup>。

これらのことから、少量の増肥で効率よく生産すること、すなわち施肥に対する生産効率を改善することが重要であるといえ、少肥多収栽培を現実的な視点から検討する上での重要な視点と指摘される。

## 2. 施肥量に対する生育反応のメカニズム

施肥量に対する品種の反応については、第3章の結果から、相対生長率 (RGR) の変化パターンの類似性に基づいて4つの品種群に大別され、各対肥料反応型の成立の違いは、臨界濃度 (増肥に対する反応が生じる肥料濃度) に係わる形質と、反応強度 (増肥に対する反応の急激さ) に係わる形質に分けて理解することができた。また、施肥量に対する比葉面積 (SLA) - 葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) 反応においても4つの反応型が認められ、イネ幼苗の対肥料反応型が肥料の増施に対する SLA と NCLA の2つの形質の変化によって基本的に規定されていることが指摘され、RGR の変化パターンにおける臨界濃度は増肥に対する SLA 増大の限界濃度を、反応強度は NCLA の増大程度を内容としているものと推察された。

SLA の増大を強く規定する要因の一つである個葉面積については、第4章の結果から品種によってその拡大の仕方が異なり、葉幅の拡大に依存する割合が大きい品種群と、葉身長が増大に強く依存する品種群があること、そして、葉幅の拡大は維管束数の増加と極めて密接に関係しており、本来的に維管束数が多い品種、あるいは増肥に対する維管束数の増加程度が大である品種で SLA

の増大が大きいこと、また、増肥に対して SLA が拡大し難く NCLA が高まり易い品種群では葉身長が増大が大であることが明らかになった。ところで、葉身の形態形成過程においては、まず維管束、続いて葉幅、最後に葉身長がそれぞれ決定され<sup>101-104)</sup>、また、窒素施肥により葉幅が最も早期の段階で影響を受け、ついで葉身長順に影響を受けること<sup>45,46)</sup> が報告されている。これらのことを考え合わせると、SLA が増大し易い品種群では葉身形態形成過程の早期から中期に窒素施肥による影響を受けて葉幅が拡大し易く、SLA が増大し難い品種群では葉身の内部構造が決定した後の形態形成の遅い段階のみが感受性を持ち、構造としては同質のものが伸長するものと理解された。

したがって、施肥量に対する反応にみられる臨界濃度の品種群間差は、増肥によって葉身の形態形成が影響を受ける過程の時間的ずれから生じているものと考えられ、その時間的ずれが生じている要因を解明することが、施肥に対する生産効率の高い品種を育成していく上での極めて重要な課題として指摘された。

一方、NCLA の増大程度で表される反応強度については、第2章および第3章で指摘したように NCLA が増大するのは SLA の増大が停止するかあるいは減少する場合であることから、葉身乾物重当たり窒素含有量

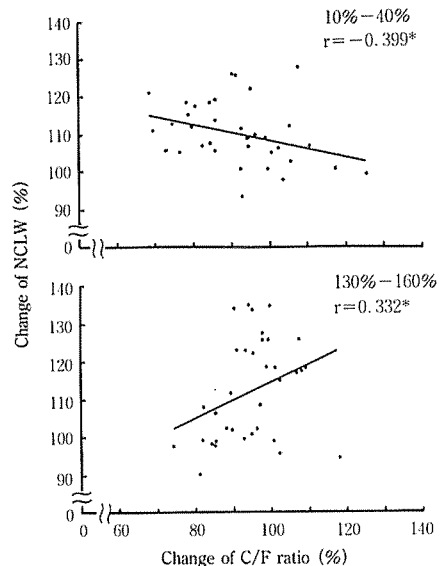


Fig. 6-1. Relationship between the change of C/F ratio and the change of NCLW.

(NCLW) との関連が窺われる。そこで、施肥に対する NCLW の変化において品種群間差が認められた濃度範囲において NCLW の増加量と関連する形質について検討した。その結果、増肥に対する NCLW の変化は非同化部/同化部比 (C/F 比) の変化との間に一定の関係を有しており、培養液濃度10~40%では負の相関関係が、130~160%では正の相関関係が認められた (第6-1図)。このことは、低培養液濃度域においては C/F 比が極めて大きく葉身部が小さいため、同化部分に対する非同化部分の割合の増大程度が小さい品種ほど、いわゆるシンク・ソース効果によって窒素吸収力が大きいこと、また、高培養液濃度域においては C/F 比が小さいために、養分の吸収部位である根部の増加量が大きい品種ほど窒素吸収力が大きいことを示しているものと理解される。また、品種群間における NCLW の変化の差異が C/F 比以外の形質とは何れも一定の関係になかったことから、品種の窒素吸収力の大小関係は個体の構成比によって極めて強く規定されているものと考えられる。

以上のことから、施肥量に対する反応性は、原則的には増肥に対する葉身の形態形成上の反応特性、および個体の部位別構成割合の変化によって表現される個体の体制形成上の特性によって決定されるものと推察される。そして、少肥条件下において施肥生産効率が高い品種の育成に当たっては、大きな窒素吸収力を有するために、葉身重の増加割合が他の部位に比較して大きいことが、さらに大きな窒素保持力を有するために葉身が厚いことが、それぞれ注目されるべき重要な形質であるものと考えられた。

### 3. 個葉光合成機能の向上

本項では、第3章における個葉の光合成機能からみた対肥料反応性に関する実験結果をもとに、個葉の光合成能力を改善する上で、有意義と考えられる視点について考察を試みた。個葉の光合成速度の大小は CO<sub>2</sub> ガス拡散抵抗によって規定されるが、第3章の結果からは、強光下では比葉面積 (SLA) が大きいことが気孔抵抗を通じて、そして弱光下では葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) が低いことが葉肉抵抗を通じて、それぞれ個葉の光合成速度を低下させることにつながっていることが明確になった。そして、SLA が増大せず NCLA が高く維持されることは、強光下でも弱光下でも、個葉の光合

成速度を高める方向に作用するものといえた。

とくに、葉肉抵抗については、NCLA の上昇にともない葉肉抵抗が徐々に低下する品種群と、低~中 NCLA までは葉肉抵抗が比較的急速に低下し、高 NCLA では再び増大する品種群が認められ、品種によって葉肉抵抗を低く保つ上での最適な NCLA の範囲が異なること、さらに、同じ NCLA でも葉肉抵抗の異なることが推察された。これらのことは、葉内窒素の大部分が光合成関連のタンパク態窒素であること<sup>68)</sup>を考慮すると、また、増加した窒素による光合成機能阻害が生じていないことを仮定すると、含有窒素の増大に対して、保持できる機能タンパクの割合が品種によって異なることを窺わせるものである。

したがって、CO<sub>2</sub> ガス拡散抵抗を低く抑えて光合成速度を高める上で、施肥に対して SLA が拡大し難く NCLA が高まり易い特性に焦点をあてることは勿論であるが、高まった NCLA が効率よく光合成関連酵素の量あるいは活性につながることに注目する必要があるといえよう。そして、この点が、今後、個葉の光合成能力の改善を指向するに当たっての一つの重要な視点であるものと理解される。

### 4. 施肥の概念および現状の栽培における施肥法の改善の可能性について

第3章の結果から、イネ品種の中には増肥した場合に、比葉面積 (SLA) が増大し、葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) が高まらない品種、あるいは低下する傾向を示す品種が多く、生産機能を高めることを目的とした増肥が葉構造を変化させ、必ずしも効率のよい乾物生産に結びつかない場合が多いことが明らかになった。すなわち、イネにおいては持続する恒常的な多肥条件では葉構造の変化が誘起され、そのため生産機能自体も変化し、ひいては乾物生産効率が低下してしまうものといえ、イネの施肥体系の改善を指向する上では、葉の形態的な変化を引き起こさずに光合成機能を向上させる肥培管理の方法、換言すれば、SLA を変化させずに NCLA を高めるような施肥法の開発が必要なが示唆される。

これらの諸点をふまえて行った第5章の実験結果からは、移植直前の一時的な高窒素濃度処理 (2300 ppm N 12時間) によって SLA は増大せず NCLA が高まり、とくに少肥条件下においては、移植後の生育促進が著しく、

また、その効果は草丈の伸長には現れずに低次の有効化する分けつ増加に認められることが明らかになり、増収に結びつくことが示された。

ところで、現在の我が国における基肥を比較的多量に施す栽培体系は、恒常的な多肥条件による個体の構造変化が誘起され易い環境であると考えられる。また、現在は関東以北を中心とする広範囲な地域において稚苗移植栽培が行われているが、中苗あるいは成苗に比較して稚苗では体内窒素濃度が高まり易く、個体の構造変化がより誘起され易いものと推察される。このようなことを考え合わせると、生育量を旺盛にするために環境を整えるという現在の肥培管理とは概念を異にする施肥法の検討が必要とされ、その意味からも上述した高窒素濃度処理によって構造変化をとまなわい生産機能の向上を可能とする施肥法、すなわち生産体制の変革と機能向上を明確に区別した施肥は、肥培管理のあり方について新たな視点を提起するものといえる。

他方、熱帯地域における栽培を考えた場合、雨季作の収穫指数および収量が乾季作と比較して低い原因として、一般に日照不足があげられている<sup>64)</sup>が、このことは日射量に対しては養分供給量が過多とも考えられ、生産体制の悪化を通じて生産機能の低下が引き起こされているものと理解される。また、乾季作の収量が一般に温帯地域に比べて低いことについては、反対に、日射量に対して施肥量が不足していることがその要因の一つであると考えられ、いずれにせよ、施肥効率の高い施肥法が確立されているとはいえないのが現状といえる。一般に、イネの移植栽培においては、移植による植え傷みを軽減し、移植直後から十分な生育量を確保することが重要であるが<sup>65)</sup>、とくに、今日、生育期間が短く移植後3～4週間で幼穂形成期に至る品種が広く導入されている熱帯地域では<sup>64)</sup>、移植直後からの生育量の確保が重要な課題といえ、経済的理由から増肥に制約がある状況の中では、より効率の高い施肥体系の確立が急務といえる。また、熱帯地域において特に食味が良いとされる在来品種の、いわゆる従来の耐肥性程度が小さい<sup>9)</sup>ことから、このような品種を用いての栽培では、草丈の伸長が施肥によって促進されず、穂数が増加する施肥法が必要といえる。このような状況の中で、少肥条件下において、草丈の伸長が促進されずに有効茎となる低次分けつが増加し、収量を高め得る具体的な方策が示唆されたことは、極めて

有意義であるものと考えられる。

#### 引用文献

- 1) AKITA, S., L. BLANCO and S. S. VIRMANI. Physiological analysis of heterosis in rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.* 55 (Extra issue 1): 14-15 (1986).
- 2) 安藤忠男. 養分欠耐性. 農業技術体系 土壤施肥編 2 作物の栄養と生育. 作物栄養 V. 農山漁村文化協会, 東京, p 63-70 (1987).
- 3) 馬場 越. 耐肥性品種. 戸刈義次・松尾高嶺編, 稲作講座 I. 朝倉書店, 東京, p 65-73 (1956).
- 4) 馬場 越, 高橋保夫. 水耕法及び砂耕法. 戸刈義次著 作物試験法, 農業技術協会, 東京, p 159-185 (1975).
- 5) BLACKMAN, G. E. and G. L. WILSON. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of logarithmic relationship between net assimilation rate and light intensity and its ecological significance. *Ann. Bot.* 15: 63-94 (1951).
- 6) 趙 東三, 村田吉男. 水稻の光合成と物質生産に関する研究. 第1報 窒素追肥による光合成能力の品種間差異. 日作紀 49: 88-94 (1980).
- 7) 趙 東三, 横井誠一, 村田吉男. 水稻の光合成と物質生産に関する研究. 第2報 窒素追肥による葉内窒素成分の変化と光合成能力との関係における品種間差異. 日作紀 49: 608-614 (1980).
- 8) 長南信雄. 禾穀類の葉における同化組織に関する研究. 第6報 窒素施用が草型の異なる水稻品種の葉肉構造に及ぼす影響. 日作紀 39: 426-430 (1970).
- 9) 江原 宏, 土屋幹夫, 高村奉樹, S. ソラフディン. インドネシア西ジャワ州における栽培種の生育および生産特性. 日作中国支部研究集録 29: 12-13 (1988).
- 10) 江原 宏, 土屋幹夫, 小合龍夫. イネの対肥料反応に関する研究. 第1報 幼苗期における生長速度の品種間差. 日作紀 59: 426-434 (1990).
- 11) 江原 宏, 土屋幹夫, 小合龍夫. 水稻苗に対する移植直前の高窒素濃度処理が生育と収量に及ぼす影響. 日作紀 61: 1-9 (1992).
- 12) 江原 宏, 土屋幹夫, 小合龍夫. 培養液濃度の違いによるイネ幼苗の葉身形態変化の品種間差異. 日作紀 61: 10-15 (1992).
- 13) HAYASHI, K.. Efficiencies of solar energy conversion and relating characteristics in rice varieties.

- Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 38: 495-500 (1969).
- 14) 林 俊孝. 湿度. 工業計測技術体系編集委員会編, 工業計測技術体系10. 日刊工業新聞社, 東京, p 1-65 (1973).
  - 15) 樋口太重, 吉野 喬. 高収性水稻の窒素吸収特性について. 土肥誌 57: 134-141 (1986).
  - 16) HORIE, T. Studies on photosynthesis and primary production of rice plants. II. Gaseous diffusive resistances, photosynthesis and transpiration in the leaves as influenced by atmospheric humidity, and air and soil temperatures. *J. Agr. Met.* 35: 1-12 (1979).
  - 17) 一井眞比古, 津村英男. イネ幼植物における無機養分吸収速度の生態種(型)間変異. 日作紀 58: 7-12 (1989).
  - 18) イワントアリ, 高村奉樹, 土屋幹夫, 小合龍夫. 分けつ期土壤水分処理に対する稲品種の反応. 日作紀 57 (別1): 187-188 (1988).
  - 19) 池永 昇, 森田林逸, 升尾洋一郎. 水稻における純同化率の季節的変化. 日作紀 37: 614-617 (1968).
  - 20) International Rice Research Institute. Research Highlights. Annual Report for 1975. IRRI, Los Baños, p 1-66 (1975).
  - 21) International Rice Research Institute. Genetic evaluation and utilization (GEU) program. Annual Report for 1975. IRRI, Los Baños, p 67-202 (1975).
  - 22) International Rice Research Institute. Agronomic and related characteristics. Annual Report for 1982. IRRI, Los Baños, p 16-22 (1982).
  - 23) International Rice Research Institute. Drought resistance. Annual Report for 1983. IRRI, Los Baños, p 68-91 (1983).
  - 24) International Rice Research Institute. Genetic evaluation and utilization (GEU) program. Annual Report for 1985. IRRI, Los Baños, p 1-142 (1985).
  - 25) International Rice Research Institute. Genetic resources program. Annual Report for 1986. IRRI, Los Baños, p 2-5 (1986).
  - 26) International Rice Research Institute. Adverse soils tolerance. Annual Report for 1986. IRRI, Los Baños, p 122-139 (1986).
  - 27) INTHAVONGSA, K., T. YASUE, T. MORIWAKI, T. WATABE and K. IMAI. Studies on yield and yield components in Indica rice. I. Response to nitrogen application in local and improved varieties. *Japan. J. Trop. Agr.* 29: 131-139 (1985).
  - 28) INTHAVONGSA, K., T. MORIWAKI, T. WATABE, and K. IMAI. II. Formation of yield in local and improved varieties. *Japan. J. Trop. Agr.* 29: 140-145 (1985).
  - 29) 石塚喜明, 田中 明. 水稻の要素代謝に関する研究. 大量要素欠乏水稻の特性. 土肥誌 31: 491-494 (1960).
  - 30) 翁 仁慈, 懸 和一, 武田友四郎. 水稻の子実生産に関する物質生産的研究. 第4報 出穂期における全炭水化物濃度の品種間差. 日作紀 55: 201-207 (1986).
  - 31) 椋木信幸, 坂 斉, 秋田重誠. 水稻の光合成および RuBP カルボキシラーゼオキシナーゼ活性に及ぼす窒素. リン, カリ欠乏の影響. 日作紀 48: 378-384 (1979).
  - 32) 木村健治, 小林 陽, 藤巻 宏. インディカ稲の多収育種素材の探索. 北陸作物学会報 23: 21-23 (1988).
  - 33) 木村次郎, 千葉春男. 窒素養分の水稻生産能率に対する吸収経過による分解的研究. 土肥誌 17: 479-497 (1973).
  - 34) 黒田栄喜, 玖村敦彦. 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: 282-292 (1990).
  - 35) 黒田栄喜, 玖村敦彦. 水稻個葉の光合成速度における新旧品種間差異. 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 (1990).
  - 36) 黒田栄喜, 玖村敦彦. 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. 日作紀 59: 298-302 (1990).
  - 37) KVĚT, J., J. P. ONDOK, J. NEČAS and P. G. JARVIS. Methods of growth analysis. Z. ŠĚTAK, J. ČATSKY and P. G. JARVIS ed. Plant photosynthetic production, manual of methods. Dr. W. JUNK N. V. Publishers, The Hague, p 343-391 (1971).
  - 38) LUDLOW, M. M. and P. G. JARVIS. Methods of measuring photorespiration in leaves. Z. ŠĚTAK, J. ČATSKY and P. G. JARVIS ed. Plant photosynthetic production, manual of methods. Dr. W. JUNK N. V. Publishers, The Hague, p 294-312 (1971).
  - 39) MACKINNEY, G.. Absorption of light by chlorophyll solutions. *J. Biol. Chem.* 140: 315-322 (1941).
  - 40) 牧田克己. 水稻牧田巻葉1号による多収穫栽培. 日作中国支部研究集録 31: 48-49 (1990).

- 41) 丸山幸夫, 田嶋公一. 日本稲およびインド稲の窒素に対する生育反応. 第2報 窒素施肥による桿伸長および葉面積増加の差異. 日作紀 57: 692-698 (1983).
- 42) 松尾孝嶺, 角田重三郎. 草型を異にする稲品種の硫酸施用並びに栽植密度に対する反応. 日作紀 19: 94-98 (1950).
- 43) 松尾孝嶺. 栽培稲に関する種生態学的研究. 農技研報 D3: 1-111 (1952).
- 44) 松島省三. 水稲収量の成立と予測に関する作物学的研究. 農技研報 A5: 1-271 (1957).
- 45) 松島省三, 真中多喜夫. 水稲収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. LV II. 生育各期の窒素の異常多施が水稲の収量・収量構成要素・生育外部形態および体内成分等に及ぼす影響. 日作紀 29: 202-206 (1961).
- 46) 松島省三, 田中孝幸. 水稲収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第66報 稲の姿勢を任意に調節する方法の研究. 日作紀 32: 44-47 (1963).
- 47) 松島省三, 田中孝幸, 星野孝文. 水稲収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第68報 稲の姿勢と同化能率. 日作紀 33: 44-48 (1964).
- 48) 松島省三, 和田源七, 田中孝幸, 松崎昭夫, 星野孝文. 水稲収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第69報 高収量成立原理の探索と実証. 日作紀 33: 49-52 (1964).
- 49) 宮川修一. インド型水稲の圃場における窒素収支の品種間差異. 熱帯農業 25: 107-114 (1981).
- 50) 宮坂 昭. 連続測定による水稲個体群の光合成・呼吸に関する研究. 第3報 水稲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).
- 51) 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. 農技研報 A5: 1-168 (1961).
- 52) 村田吉男. 物質生産の基礎としての同化作用. 松尾孝嶺編, 稲の形態と機能. 農業技術協会, 東京, p 87-130 (1961).
- 53) NAGASI, I., Japonica rice, its breeding and culture. Yokendo, Tokyo, pp. 843 (1958).
- 54) 長戸一雄, 山田記正, F. M. チャウドリー. チッソ追肥に対する日本型および印度型水稲の反応. 日作紀 40: 170-177 (1971).
- 55) 中西政則, 田中伸幸, 安藤 豊. 水稲の穂首分化期における被覆尿素追肥が生育・収量に及ぼす影響. 日作紀 59: 265-269 (1990).
- 56) 中沢文夫, 角田公正, 鳥倉弘文. 水稲多収性品種の光合成特性について. 2、個体の光合成速度. 日作紀 58 (別2): 81-82 (1989).
- 57) 農林水産省農蚕園芸局. 水陸稲都道府県別特性表. 水陸稲・麦類奨励品種特性表. 農業技術協会, 東京, p 63-160 (1985).
- 58) 奥田 東, 堀 士郎. 植物栄養実験法. 京都大学農学部農芸化学教室編, 農芸化学実験書. 産業図書出版, 東京, p 1039-1078 (1957).
- 59) 折谷隆志, 円佛利康, 霞田隆治. 作物の窒素代謝に関する研究. 第16報 水稲各品種における光合成. 葉面生長とN代謝との関係. 日作紀 48: 10-16 (1979).
- 60) 折谷隆志, 霞田隆治. 作物の窒素代謝に関する研究. 第18報 水稲の葉面生長, 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 (1984).
- 61) OSADA, A. Studies on the photosynthesis of indica rice. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 33: 69-76 (1961).
- 62) 長田明夫, 村田吉男. 水稲品種の光合成と耐肥性に関する研究. 第1報 中生品種の光合成と耐肥性に関する研究. 日作紀 30: 220-223 (1962).
- 63) 長田明夫, 村田吉男. 水稲品種の光合成と耐肥性に関する研究. 第2報 早生品種の光合成と耐肥性に関する研究. 日作紀 30: 224-227 (1962).
- 64) 長田明夫. 稲作. 日本熱帯農業学会創立25周年記念出版物刊行会編, 熱帯農業の現状と課題. 日本熱帯農業学会創立25周年記念事業委員会, 東京, p 47-51 (1972).
- 65) Ross, V. 光合成と群落構造. 内嶋善兵衛訳, 技術会議調査資料 60: 108-116 (1967).
- 66) 大島正男. 水稲の窒素栄養に関する研究 (第4報). 分けつにおよぼす窒素栄養の影響. 土肥誌 33: 243-246 (1962).
- 67) 齊藤邦行, 下田博之, 石原 邦. 水稲多収性品種の乾物生産特性の解析. 第2報 早生・中生数品種間の比較. 日作紀 59: 303-311 (1990).
- 68) 坂 齊. イネの生育に伴う RuDP カルボキシラーゼ活性の変動 II. 光合成・呼吸速度, クロロフィル量等との関係. 日作紀 45 (別2): 179-180 (1976).
- 69) SAMARRAI, S. M. Studies on varietal differences in productivity and related characters between japonica and indica rices. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 38: 627-646 (1969).
- 70) 佐藤 庚. 気温, 光の強さ, 空気湿度が水稲葉の光合成能力に及ぼす影響. 日作紀 38 (別1): 7-8 (1969).
- 71) 関谷福司. 水稲幼作物の分けつ原基および分けつ芽に関する研究. 第8報 窒素欠乏が分けつ芽の



- 發育に及ぼす影響. 日作紀 32: 53-56 (1963).
- 72) SHI, Q. and S. AKITA. Biomass production and grain yield of IR cultivars in high nitrogen water culture. *Jpn. J. Crop Sci.* 57 (Extra issue 1): 23-24 (1988).
- 73) 杉本勝男. マラヤにおける水稲の生育相と施肥の効果に関する研究, 第5報 主要品種の耐肥性と収量構成要素の解析. 日作紀 40: 88-94 (1971).
- 74) 高橋成人, 岡島秀夫, 高橋成一, 本田 強. 水稲分けつが発生機構. I 要素欠除下に栽培した水稲の分けつ発生について. 東北大農研報 8: 91-117 (1956).
- 75) 高橋保一. 生育診断のポイント. 農山漁村文化協会編, 農業技術体系 作物編 2 イネ・基本技術編. 農山漁村文化協会, 東京, p 153-160 (1976).
- 76) 高橋保一. ハウス育苗・平置きベタ被覆出芽. 農山漁村文化協会編, 農業技術体系 作物編 3 イネ・精農業の技術 育苗編. 農山漁村文化協会, 東京, p 1-9 (1977).
- 77) 建部雅子, 本松輝久, 平岡潔志, 米山忠克. 多収稲の栄養生理特性. 一多収をもたらす葉の特性と物質分配一, 農研センター研報 18: 69-80 (1990).
- 78) 武田友四郎, 玖村敦彦. 水稲における収量成立過程の解析. 第5報 水稲品種の耐肥性並びに非耐肥性の解析. 日作紀 28: 179-181 (1959).
- 79) 武田友四郎. 光合成と子実生産. 松尾孝嶺編, 稲の形態と機能. 農業技術協会, 東京, p 131-167 (1969).
- 80) 武田友四郎, 宋 祥甫, 片山勝之, 懸 和一. 窒素に対する日本型及び印度型水稲の形態的, 生理的反応. 第1報 乾物分配率からみた品種間差. 日作紀 55 (別1): 150-151 (1986).
- 81) 武田友四郎, 片山勝之, 宋 祥甫, 懸 和一. 窒素に対する日本型及び印度型水稲の形態的, 生理的反応. 第1報 草型の特性からみた品種間差. 日作紀 55 (別1): 152-153 (1986).
- 82) 田中 明. インド稲の栄養生理的特性. 農及園 33: 299-304 (1958).
- 83) 田中 明. 品種の特性とその背景. 熱帯稲作生態論. 養賢堂, 東京, p 18-65 (1971).
- 84) 田中 明, 山口淳一, 島崎佳郎, 柴田和博. 草型よりみた北海道における水稲品種の歴史的変異. 土肥誌 39: 526-534 (1968).
- 85) 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98報 葉身窒素含有率および葉身の厚さが個葉の表面および裏面の光り-同化曲線に及ぼす影響. 日作紀 40: 164-169 (1971).
- 86) 鳥越洋一, 高村奉樹. 窒素施用量が水稲の葉の形態形成に及ぼす影響. 近畿作物・育種談話会報 21: 1-6 (1976).
- 87) 土屋幹夫. 今日までに育成された稲 IR 品種の生育と収量性. 日本熱帯農業学会第58回講演会要旨, 岡山, p 28-29 (1985).
- 88) 土屋幹夫, B. S. VERGARA, 和田源七. 低窒素条件における水稲品種の窒素に対する反応. 日作紀 55 (別1): 50-51 (1986).
- 89) 土屋幹夫, 江原 宏, 小合龍夫. イネの対肥料反応性に関する研究. 第2報 幼苗の対肥料反応型について. 日作紀 59: 435-442 (1990).
- 90) 角田重三郎. 水稲の肥沃地向品種と瘦地向品種の比較, 生育中の窒素含有量等について. 日作紀 21: 209-210 (1953).
- 91) 角田重三郎. 作物の多収性と生育特性. 農及園 33: 1469-1474 (1958).
- 92) 角田重三郎. 作物の多収性と生育特性. 農及園 33: 1625-1629 (1958).
- 93) TSUNODA, S. A developmental analysis of field crops. I. Leaf area per plant and leaf area ratio. *Japan. J. Breed.* 9: 161-168 (1959).
- 94) TSUNODA, S. A developmental analysis of field crops. II. The assimilation-system of plants as affected by the from, direction and arrangement of single leaves. *Japan. J. Breed.* 9: 237-245 (1959).
- 95) TSUNODA, S. A developmental analysis of field crops. III. The depth of green colour and the nitrogen content of leaves. *Japan. J. Breed.* 10: 107-111 (1960).
- 96) 角田重三郎. 形態と機能からみた多収性品種. 松尾高嶺編, 稲の形態と機能-稲多収の基礎理論-. 農業技術協会, 東京, p 179-228 (1960).
- 97) 角田重三郎. 葉ならびに葉群の形態と品種の生産力. 作物品種の多収性の研究-生育解析の立場より-. 日本学術振興会, 東京, p 23-51 (1964).
- 98) 内田直次, 伊藤亮一, 村田吉男. 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 (1980).
- 99) 山本由徳, 前田和美, 林喜三郎. 水稲の植傷みに関する研究. 第2報 移植後の体内有機成分含有量並びに生長速度に及ぼす苗の剪根程度の影響. 日作紀 47: 39-47 (1978).
- 100) 山内益夫, 前田吉広, 長井武雄. 耐塩性の品種間

- 差とナトリウムの吸収・移行性との関係(1). 土肥誌 58: 591-594 (1987).
- 101) 山崎耕宇. 水稻の葉の形態形成に関する研究. I. 葉の發育経過に関する一般的觀察. 日作紀 31: 371-378 (1963).
- 102) 山崎耕宇. 水稻の葉の形態形成に関する研究. II. 葉位を異にした場合の葉の發育の相違について. 日作紀 32: 81-88 (1963).
- 103) 山崎耕宇. 水稻の葉の形態形成に関する研究. III. 一、二の環境条件が葉の形態形成におよぼす影響. 日作紀 32: 145-151.
- 104) 山崎耕宇. 水稻の葉の形態形成に関する研究. IV. 葉の形態形成を解明する二、三の実験. 日作紀 32: 237-242 (1963).
- 105) 山岸順子, 衛藤邦男, 鈴木春雄, 稲永 忍. イネにおける培地窒素条件の変化に伴う地上部:地下部比の変動と体内窒素との関係. 日作紀 58 (別 1): 88-89 (1988).
- 106) WADA, G. and P. S. CRUZ. Varietal difference in nitrogen response — special reference to growth duration. *Jpn. J. Crop Sci.* 56 (Extra issue 2): 2-3 (1987).
- 107) WATSON, D. J. The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* 4: 101-145 (1952).