

水稻の登熟期における炭酸同化能と穂の着粒構造の相違が 登熟特性に与える影響

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者名	山室,成一 上野,秀人 高橋,茂 森田,敏 松葉,捷也
発行元	日本土壌肥料学会
巻/号	72巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 379-384
発行年月	2001年6月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



水稻の登熟期における炭酸同化能と穂の着粒構造の 相違が登熟特性に与える影響^{*1}

山室成一^{*2}・上野秀人^{*3}・高橋 茂^{*4}
森田 敏^{*5}・松葉捷也^{*6}

キーワード 水稻, 炭酸同化, 転流, 重炭素法, 登熟評価

1. はじめに

水稻の炭酸同化産物の生産および転流については、温度、光、湿度、施肥などの生育環境条件が大きく作用することが、放射性同位体炭素 ^{14}C ^{1,6-10)}あるいは安定同位体炭素 ^{13}C ^{2,3)}を用いた暴露実験によって明らかにされている。これらのトレーサー法による炭酸同化産物生産および転流の研究については、幼植物を用いたものが多く、出穂期以降の登熟と同化産物の転流および籾の着粒位置別転流速度については、研究例が少ない^{6,9)}。そこで本研究では、登熟歩合が明瞭に異なる2品種（ホシユタカとアケノホシ）を用い、 $^{13}\text{CO}_2$ 含有空気を暴露することによって、炭酸同化能と転流が登熟歩合に与える影響について検討を行った。すなわちホシユタカは、他の品種・系統に比べて登熟歩合が比較的高いと考えられているが、一方、姉妹品種であるアケノホシは不稔歩合が高く、不稔籾が30%程度になっている⁵⁾。このような特性の違いが生じる要因について、登熟期における葉身の炭酸同化能、炭酸同化産物の転流、穂の着粒構造に着目し、重炭素法を用いることによる解析を行った。

また現地圃場でのトレーサー実験では、安全性の面から ^{13}C を用いることになるが、実験操作を行う上で一定濃度の $^{13}\text{CO}_2$ を安定して発生させるためには、従来のアルカリによる $^{13}\text{CO}_2$ 発生法は技術を要し、さらに定

比活性測定には大がかりなガス発生装置が必要となるため⁹⁾、これらは ^{13}C を用いたトレーサー研究の障壁の一つになっていると考えられる。このことから本研究では、 $^{13}\text{CO}_2$ 含有空気を小型ポンペに充填したものをを用いることにより、圃場での暴露作業の簡便化と迅速化を図る方法についても検討を行った。

2. 材料および方法

1) 供試水田および栽培方法

供試圃場を中国農業試験場内の8区画のライシメーター(3.7 m×3.7 m/区画)に設けた。土壌は細粒質灰色低地土(佐賀統)であり、施肥は緩効性被覆尿素入り複合肥料(LPE 80)をN, P, K, それぞれ7 g m⁻²ずつ全量基肥施用した。栽植密度は22.2株 m⁻²(30 cm×15 cm)であり、中苗を1株1本植えて移植をした。供試水稻品種としてホシユタカとアケノホシを用いた。両品種とも1993年5月20日に移植を行ったが、出穂時期を同調させるためにアケノホシについてはさらに、移植時期を前後にずらした区を設けた。

2) $^{13}\text{CO}_2$ 含有空気の暴露

$^{13}\text{CO}_2$ 暴露は2時期、すなわち穂揃期(9月1日)および登熟中期にあたる出穂20日後(9月21日)の晴天日に行った。供試用の代表茎として、両品種とも生育および着粒数が中庸な主稈茎を2本ずつ選定した。なお粒数は両品種間で大きな相違は見られなかった。選定した茎2本をガス交換チューブ付きの透明プラスチックバッグ(ポリプロピレン製)で覆い、株元はビニールテープで固定することにより密閉系を作成した(図1)。密閉系内の空気を吸気によってできるだけ除いた後、午前9時に $^{13}\text{CO}_2$ 含有空気を注入した。 $^{13}\text{CO}_2$ 発生源として、取り扱いが容易な $^{13}\text{CO}_2$ 含有空気ボンベ(1 L容, 100気圧, ガス含有率は $\text{N}_2:\text{O}_2:\text{CO}_2=72:18:10$ (v), $^{13}\text{C}=99$ atom%)を用いた。ボンベからのガス注入に際しては、密閉系の破壊や暴露ガスの大気への放出を避けるために以下の方法で行った。①ボンベの一次パルプ

^{*1} 本報告の一部は、1995年9月の日本土壌肥料学会九州支部会にて発表した。

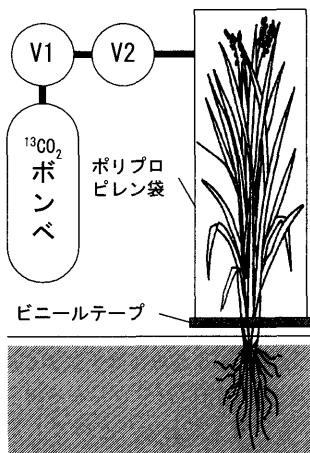
^{*2} 中国農業試験場(現在、佐賀大学農学部 840-0027 佐賀市本庄町1)

^{*3} 同上(現在、愛媛大学農学部附属農場 799-2424 北条市八反地甲 498)

^{*4} 同上(現在、富山県農業技術センター 939-8153 富山市吉岡 1124-1)

^{*5} 同上(現在、東北農業試験場 020-0198 盛岡市下厨川字赤平 4)

^{*6} 同上(現在、北陸農業試験場 939-0154 上越市稲田 1-2-1) 2000年10月16日受付・受理
日本土壌肥料学雑誌 第72巻 第3号 p. 379~384 (2001)

図 1 $^{13}\text{CO}_2$ ポンプを用いた水稻への $^{13}\text{CO}_2$ 暴露模式図

(V1) を開けた後すぐに閉める, ②二次バルブ (V2) を開けて密閉系にガスを注入する, ③二次バルブを閉める, ④以後, ①～③を繰り返すことにより少しずつ, 慎重に密閉系をガスで充填させる, ⑤密閉系のガス交換チューブをゴム栓で閉塞させた後, ガスポンプを外す。

3) 植物体のサンプリング, 試料調製, 重炭素分析および統計処理

$^{13}\text{CO}_2$ 暴露を 2 時間行った後, 密閉用のポリエチレン袋を外し, 穂揃期には暴露直後, 登熟中期には暴露 4 日後に水稻を採取した。採取した植物体はすばやく, 葉身, 葉鞘, 節間, 穂に分け, さらにそれらを上位から第 1～6 葉身 (B1～6), 第 1～6 葉鞘 (S1～6), 第 1～4 節間 (C1～4), 穂 (E) に細分した。さらに酵素反応の進行を停止させるために採取後短時間のうちに通風乾燥機 (70°C) で乾燥させた。乾燥試料をサンプルミルおよびボールミルで微粉末になるまで粉碎, 混合し, 重炭素分析試料とした。重炭素分析は $^{13}\text{CO}_2$ アナライザー (日本分光 KK, EX-130 S 型) を用いた。得られたデータはノンパラメトリック法の一つであるフリードマン検定で統計処理を行った。

4) 登熟中期における強勢粒および弱勢粒の選別

登熟中期に採取した穂の着粒構造および ^{13}C 分析に供試した粒の位置を図 2 に示した。一次枝梗数はアケノホシが 11, ホシユタカが 16 であった。両品種とも一次枝梗の序列から上位および下位に分け, さらにそれらを強勢粒と弱勢粒に分けて分析試料の採取を行った。すなわち, 上位の強勢粒としては, 両品種とも一次枝梗を上から数えて 1, 2 番目のもの (①, ②) の中で, 先端粒と

上位の二次小枝梗の 2 粒 (E1) を選んだ。また上位の弱勢粒として, ホシユタカの場合は 5, 6 番目の一次枝梗 (⑤, ⑥), アケノホシは 4, 5 番目の一次枝梗 (④, ⑤) のうち下位の二次枝梗に着く上位粒 (E2) を供試した。

同様に下位の強勢粒 (E3) として, アケノホシは 7, 8 番目の一次枝梗 (⑦, ⑧), ホシユタカは 9, 10 番目の一次枝梗 (⑨, ⑩) の中の先端粒と上位二次小枝梗に着く上位粒を選択した。下位弱勢粒 (E4) としてアケノホシは 9, 10, 11 番目の一次枝梗の二次枝梗に着く下位粒, ホシユタカは 13, 14 番目の一次枝梗の二次枝梗に着く下位粒を選択した。各着粒位置ごとに 6 粒ずつ代表粒を選び, ボールミルによって微粉末状に粉碎, 混合した後, ^{13}C 分析に供した。

3. 結果および考察

1) 穂揃期における水稻各部位の炭酸同化量

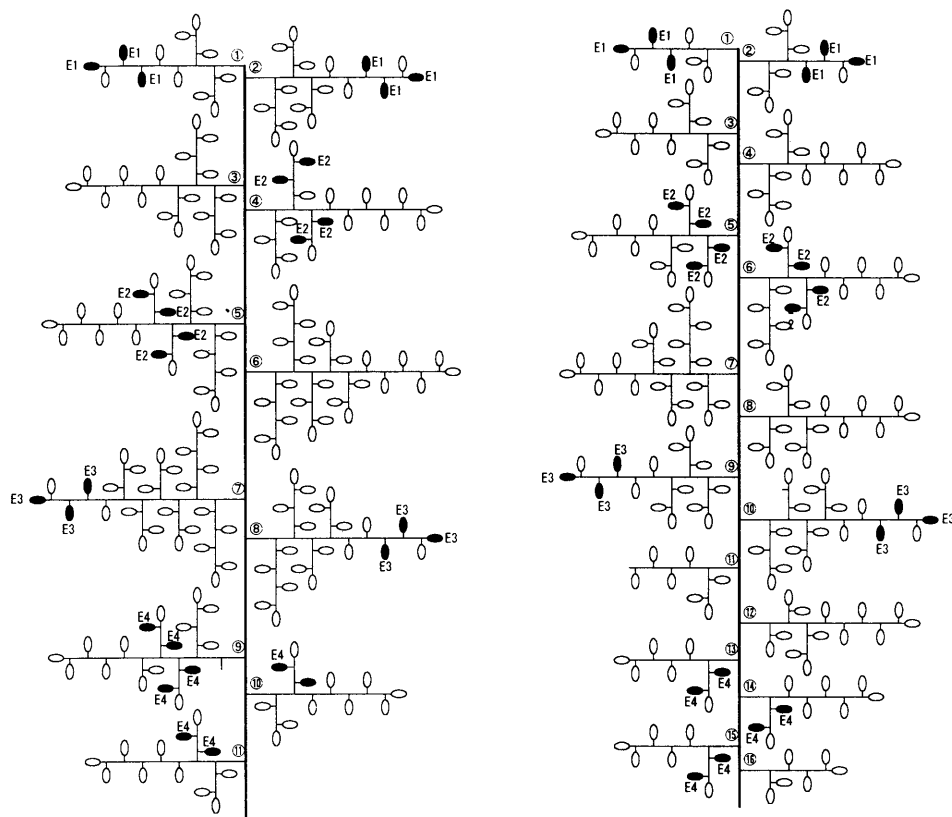
穂揃期に成長した供試 2 品種に対して $^{13}\text{CO}_2$ を暴露し, その 2 時間後における水稻各部位の ^{13}C 存在量を図 3 (左図) に示した。暴露直後に試料を採取しているため, この結果は, 一部, 穂への転流が見られるが, 主に水稻各部位の炭酸同化量を示しており, いわゆる source 能を表していると考えられる。水稻各部位における ^{13}C 量は, 葉身 (B), 葉鞘 (S), 節間 (C) とともに上位ほど高くなる傾向が見られ, 既往の研究結果と一致していた^{3,6,10)}。穂揃期における炭酸同化量は, 葉身, 葉鞘の各部位とも有意に ($p=0.05$) ホシユタカが多くなった。特に第 5 葉身 (B5) において比較すると, ホシユタカでまだ高い炭酸同化能が見られたが, アケノホシではすでに低下していた。

各部位の乾物重 (図 3 右) は, ホシユタカはアケノホシに比べて葉身, 葉鞘, 節間, 穂の全てにわたって高くなっており, 特に葉鞘 (S1～6) で顕著に高くなっていた。

2) 登熟中期における炭酸同化産物の転流

出穂 20 日後に $^{13}\text{CO}_2$ を 2 時間暴露し, その 4 日後の水稻各部位の ^{13}C 存在量を図 4 左図に示した。この結果は光合成産物の転流の配分を示しており, いわゆる sink 量を表していると考えられる。なお暴露 1 日後の ^{13}C 濃度も同様な傾向が得られている (図示せず)。

暴露後 4 日目に存在している水稻地上部の全 ^{13}C 量は, アケノホシが 2.80 mg/本であったのに対し, ホシユタカは 4.72 mg/本と大幅に多く蓄積していた。特にホシユタカの節間と葉鞘への蓄積量は有意に ($p=0.05$) 高く, このことは, 登熟中期においてもホシユタ



アケノホシ

ホシユタカ

図2 アケノホシおよびホシユタカの着粒構造および ^{13}C 測定部位

①～⑯の数字は各枝梗の序数を、また黒色で示した粒は ^{13}C 測定に供試した粒を表す。なお、下位の一次枝梗に見られた退化初は記入を省略した。

カは、アケノホシに比べて炭酸同化量が高かったことを示すものと考えられる。実際に、登熟中期のホシユタカの各葉身 (B1～6) はまだ青かったのに対し、アケノホシでは中位葉以降は、黄化が始まっていたことが観察されており、葉の老化が炭酸同化量に大きく関係しているものと考えられた。

同化吸収された ^{13}C の4日後の器官別存在割合 (転流配分) は、アケノホシの場合は穂>葉身>葉鞘・節間の順になり、またホシユタカは穂・葉身>節間>葉鞘の傾向が見られた。乳熟期の農林25号を用いた大島⁷⁾の結果と比較すると、農林25号の同化産物転流特性は、ホシユタカよりもむしろアケノホシのそれに近いと考えられた。

葉位別の ^{13}C 量については、アケノホシは中位葉の蓄積が多かったのに対し、ホシユタカは、下位葉ほど高くなる傾向が見られた。葉鞘では両品種とも上位が高くなり、節間は中位のものが高くなる傾向が見られた。これらの結果を田中¹⁰⁾の ^{14}C を用いた実験結果 (品種：栄光) と比較すると、全体的な傾向はほぼ同じと考えられるが、葉身の同化産物蓄積割合から、アケノホシの方が栄光に近い転流特性を有していると考えられた。

穂への ^{13}C 蓄積量は、両品種ともほとんど同じ程度 (アケノホシ：1.33 mg/本, ホシユタカ：1.34 mg/本) であった。しかし、ホシユタカは下位の葉身、葉鞘、節間などに同化産物がまだ比較的多く残っており、この時期においてもこれらの部位はsourceとしての機能も有

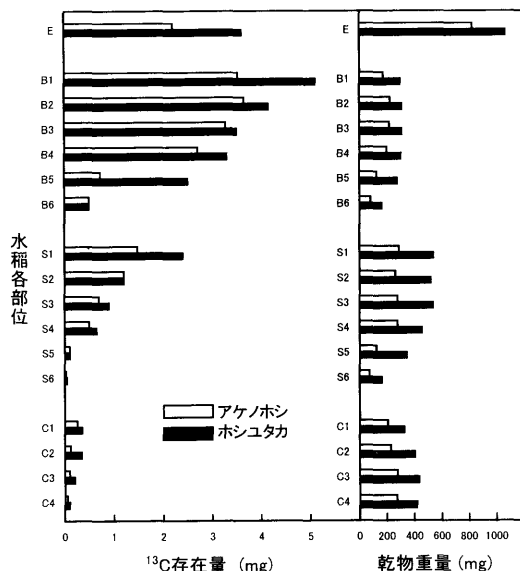


図3 穂揃期において2時間 $^{13}\text{CO}_2$ 暴露を行った直後の水稻各部位における ^{13}C 存在量(左)と乾物重量(右)
E:穂, B1~6:第1~6葉身, S1~6:第1~6葉鞘, C1~4:第1~4節間。

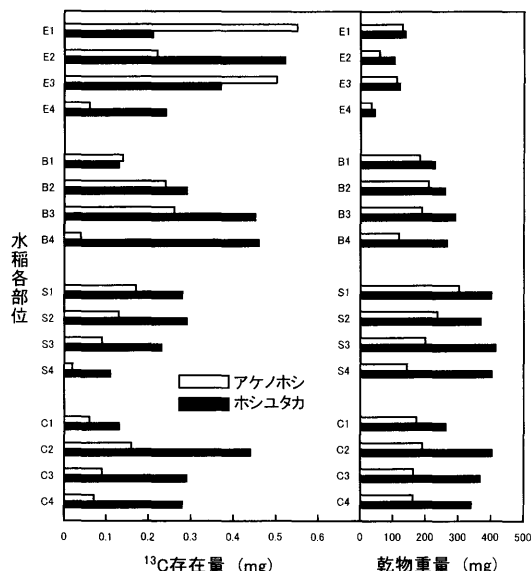


図4 登熟中期において $^{13}\text{CO}_2$ 暴露を行い4日間経過したときの水稻各部位における ^{13}C 存在量(左)と乾物重量(右)
E1~4:図2に記載, B1~4:第1~4葉身, S1~4:第1~4葉鞘, C1~4:第1~4節間。

していたと言える。

登熟中期における炭酸同化産物の穂への転流については、上位の強勢粒(E1)では両品種とも乾物重から考えて登熟完了直前であるにもかかわらず、アケノホシはこの時期でも非常に高い集積能があると考えられる。このように強勢粒が登熟完了寸前であってもさらにそこに転流させようとする特性は、アケノホシの登熟における不合理的な性質を示しているものと考えられる。

下位の強勢粒(E3)においても、乾物重から登熟完了直前と考えられるが、両品種ともまだ集積能が高いので、高い登熟歩合が期待される。

上位の弱勢粒(E2)では、ホシユタカは乾物重から登熟完成粒の8割程度になっているが、この時期にはまだかなり高い集積能を有しており、高い登熟歩合が期待できる。しかし、アケノホシは乾物重が多くなく、炭酸同化産物の集積能もそれほど高くないので、登熟があまり期待できないと予想される。

下位の弱勢粒(E4)は登熟途上の段階であるが、アケノホシに比べてホシユタカの炭酸同化産物の集積量が高いため、ホシユタカは登熟が期待される。

上述したように、ホシユタカについては、穂の登熟がほぼ完了しつつある上位および下位の強勢粒(E1, 3)で炭酸同化産物の集積能が低くなっており、一方、登熟

途上の弱勢粒(E2, 4)では高い集積能が確認されており、登熟過程における炭酸同化産物の転流配分が理想的に行われていると考えられる。しかし、アケノホシについては、強勢粒は上位(E1)、下位(E3)とも乾物重が比較的多く、登熟が完了に近いながらも、炭酸同化産物の集積能が高いままであり、一方の上位・下位の弱勢粒(E2, 4)は乾燥重が少なく、同化産物の集積能も非常に低いことから、弱勢粒の登熟歩合の十分な上昇は期待できないと予想される。この点を、両品種の着粒構造の面から見ると、図2からも分かるとおり、アケノホシでは二次枝梗に着く粒が多いため、弱勢粒の比率がホシユタカに比べて高い。加えて、炭酸同化産物でアケノホシはホシユタカに劣っている(図4右)ことから、量的な面でもアケノホシの登熟歩合の低い理由が理解されよう。

^{14}C を用いた村山ら⁶⁾の着粒位置別玄米中の ^{14}C 放射能分布の結果(品種:農林25号)では、出穂時に同化された ^{14}C は上位の強勢粒に多く蓄積し、下位粒ほど少なくなる傾向があり、本研究結果と一致していた。しかし同じく ^{14}C を用いて一次枝梗への転流を調べたAsadaら¹⁾の結果によると、最上位葉(止葉)で同化された炭素は、葉に近い下位粒への蓄積が高く、上位粒ほど低い傾向が見られており、本研究とは異なる結果が得

られている。

本研究で得られた結果から、 ^{13}C トレーサー法はホシユタカとアケノホシの炭酸同化能と同化産物の穂への転流実態を如実に示しており、その有効な評価法になりうると考えられる。このことからこの手法はsource能とsink能の把握など、登熟力の生理的解明と系統の後期世代の選抜等に活用できると考えられる。特に $^{13}\text{CO}_2$ は安定同位体であるため、圃場試験が可能であり、 $^{13}\text{CO}_2$ ボンベとプラスチックバッグを用いた暴露法は操作の簡便化を図る上で有効であると考えられる。しかし、炭酸同化量の測定には同一条件下での検討が必要である。例えば供試個体の生育量がかなり違う場合には、同化量に差が生じるため、暴露時間内における系内の $^{13}\text{CO}_2$ 濃度が異なってくると考えられる。このため $^{13}\text{CO}_2$ 同化量の絶対的比較を行うには、ボンベを取り付けたまま、短時間ごとに暴露を繰り返す必要がある。また $^{13}\text{CO}_2$ は高価であるので、今後は短時間暴露中の $^{13}\text{CO}_2$ 濃度変化とそれによる $^{13}\text{CO}_2$ 同化量に与える影響との関係を検討する必要があると考えられる。

4. 要 約

姉妹品種でありながら登熟特性が顕著に異なる品種アケノホシとホシユタカを用い、穂揃期および登熟中期に $^{13}\text{CO}_2$ を暴露することによって、器官および葉位別の炭酸同化能および同化産物の穂への着粒位置別転流量を測定し、登熟特性の違いが生じるメカニズムの解明を行った。 $^{13}\text{CO}_2$ 暴露は $^{13}\text{CO}_2$ を含む空気を充填した小型ボンベとプラスチックバッグを用いる簡易法によって行った。

1) 穂揃期における炭酸同化量は、両品種とも上位葉ほど多くなる傾向が見られた。ホシユタカはアケノホシに比べて全体的に炭酸同化量が多く、特に下位葉でホシユタカの同化能力が顕著に高かった。

2) 登熟中期において同化・吸収された $^{13}\text{CO}_2$ の4日後の器官別転流配分は、アケノホシでは、穂>葉身>葉鞘・節間の順になり、またホシユタカは穂・葉身>節間>葉鞘の順になった。葉身の固定(残存)量は、アケノホシでは中位葉が高く、ホシユタカは下位葉ほど高くなった。両品種とも葉鞘では上位が高く、節間では中位が高くなった。

3) 登熟中期に同化された ^{13}C の籾への転流配分を着

粒位置別に比較したところ、アケノホシは上位、下位とも強勢粒への転流量が多くなり、弱勢粒への転流量は少なかった。逆にホシユタカは、上位、下位とも弱勢粒への転流量が多く、強勢粒への転流は少なかった。このことからホシユタカは平均的に登熟が行われる理想的な炭酸同化産物の転流特性を有しており、またアケノホシは局所的に同化産物の蓄積が行われるため、着粒位置別の登熟度の差を生じさせていることが明らかになった。

4) $^{13}\text{CO}_2$ ボンベとプラスチックバッグを用いた簡易的な $^{13}\text{CO}_2$ 暴露法は、圃場試験における炭酸同化速度の測定および同化産物の転流特性の解析において有効な方法であると考えられた。

文 献

- Asada, K., Konishi, S., Kawashima, Y. and Kasai, Z.: Translocation of photosynthetic products assimilated by the top leaf to the ear of rice and wheat plants. *Mem. Res. Inst. Food Sci., Kyoto Univ.*, **22**, 1~11 (1960)
- 平井源一・奥村俊勝・竹内史郎・田中 修・中條博良: 大気湿度が水稻の成長ならびに生理に及ぼす影響: 暗条件の大気湿度が生長と ^{13}C の挙動からみた光合成産物の転流に及ぼす影響, 日作紀, **67**, 216~220 (1998)
- 平井源一・奥村俊勝・竹内史郎・田中 修・中條博良・田中尚道: 大気湿度が水稻の生育ならびに生理に及ぼす影響 (第10報) ^{13}C の挙動から見た光合成速度ならびに光合成産物の転流に及ぼす大気湿度の影響, 同上, **65**, 460~464 (1996)
- 河内 宏: 植物における光合成産物の分配・利用過程, ^{13}C トレーサー法による定量的解析, 化学と生物, **26**, 254~259 (1987)
- 森田 敏: 高温が水稻の登熟に及ぼす影響: 人工気象室における温度処理実験による解析, 日作紀, **69**, 391~399 (2000)
- 村山 登・大島正男・塚原貞雄: 水稻の登熟過程における物質の動態に関する研究 (第6報) ^{14}C による茎部蓄積炭水化物の標識とその移行ならびに分布, 土肥誌, **32**, 261~265 (1961)
- 大島正男: 乳熟期における ^{14}C -光合成産物の種実への移行におよぼす窒素栄養の影響, 同上, **33**, 21~24 (1962)
- 佐藤 庚: 環境に対する水稻の生育反応 (第4報) 気温・地温が ^{14}C 同化産物の転流・分配に及ぼす影響, 日作紀, **43**, 410~415 (1974)
- 佐藤 庚・稲葉健五: 水稻の稔実障害に関する研究 (第4報) 稔実初期の ^{14}C 同化産物の転流に及ぼす高温の影響, 同上, **45**, 151~155 (1976)
- 田中 明: 葉位別に見た水稻葉の生理機能の特性及びその意義に関する研究 (第11報) 各葉位葉の同化作用力及び同化産物の移動, 土肥誌, **29**, 327~333 (1958)

Evaluation of Carbon Dioxide Assimilation and Translocation by ^{13}C -Tracer Method at Ripening Stage in Two Rice Varieties Which Differ in the Rate of Ripened Grain

Shigekazu Yamamuro¹, Hideto Ueno², Shigeru Takahashi³,

Satoshi Morita⁴ and Katsuya Matsuba⁵

(*Chugoku Natl. Agric. Exp. Stn.* ; present addresses : ¹*Fac. Agric., Saga Univ.*,

²*Fac. Agric., Ehime Univ.*, ³*Toyama Agric. Res. Cent.*, ⁴*Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn.*,

⁵*Hokuriku Natl. Agric. Exp. Stn.*)

In rice cultivation, assimilation rate of carbon dioxide at ripening stage is considered to be one of the most important factors which influences the percentage of ripened grain. By using two different rice plants, *Oryza sativa* L., cv. Hoshiyutaka and Akenohoshi, that had a high and a low percentage of ripened grain, respectively, the ^{13}C -tracer method was examined for its suitability as an evaluation method for the capacity of carbon dioxide assimilation and the translocation of the products.

At the heading stage, it was observed in the both varieties that the higher order of the leaf assimilated a larger amount of $^{13}\text{CO}_2$. Hoshiyutaka had a higher rate of $^{13}\text{CO}_2$ assimilation and translocation to its leaf sheath, culm and ear than Akenohoshi. In particular, Hoshiyutaka kept a higher assimilation rate even in its lower leaf.

At the ripening stage, a higher amount of photosynthetic product remained in Hoshiyutaka, which had been assimilated and translocated for 4 d. In the case of Akenohoshi, a preferential translocation of the products was performed in the superior spikelets of the upper and lower rachilla in spite of nearly reaching to their ripening capacity. In contrast, a low translocation rate in the inferior spikelets led to an insufficient restoration of the product. On the other hand, in the case of Hoshiyutaka, a reasonable translocation of the products was performed. It was considered that the differences in these characteristics on the capacity of CO_2 assimilation and translocation reflected the percentages of their grain ripened.

These results indicated the usefulness of the CO_2 exposing method in the evaluation of rice plant species which varied in the capacity of assimilation and translocation of photosynthetic products, especially, at the ripening stage.

Key words ^{13}C , carbon dioxide assimilation, rice, ripening, translocation

(Jpn. J. Soil Sci. Plant Nutr., 72, 379-384, 2001)