

水稻の生育促進に関する研究

Ⅲ 出芽温度が苗の出葉速度に及ぼす影響

天野 高久* 小川 勉* 森脇良三郎*

Growth Acceleration of Rice Plants

III. Effects of the temperature during the emergence period of seedlings on the leaf emergence rate

Takahisa AMANO, Tsutomu OGAWA and Ryozauro MORIWAKI

簡易育苗法が出芽器を使用する箱育苗法よりも葉数が増加しやすいことの主な理由は、出芽温度が低いことである。出芽揃いまでを30°C程度に保つと、3葉期以後、出葉速度が著しく低下するのに対して、20°C程度の場合は、そのような現象がみられない。葉数を確保するために出葉速度の促進に好適な30°C程度の温度を加える方法が考えられるが、加え方によっては、葉の形態形成を通じて発現してくる受光態勢の悪化、その結果生ずる窒素含有率の低下などの2次的な作用によって、かえって出葉速度の低下をまねく場合があるので注意が必要である。出葉速度に遅延が生ずるのは、葉の伸長速度と同時に分化速度に遅延が生ずるためである。出葉速度は苗素質の重要な指標になり得ると思われる。

緒 言

前報²⁾において、いわゆる簡易育苗法は、出芽器を使用する箱育苗法よりも葉数が増加する場合の多いことを見出し、その原因は、育苗様式の相異に基づく根圏の大小や地温の差によるよりは、むしろ、出芽期間中の温度条件が低温であることによると推察した。簡易育苗法に見い出されたこのような知見は、機械移植用の各種の育苗様式において、生育を促進させるための技術として応用される可能性があるが、そのためには、そのような推論の当否が明らかにされ、出芽期の低温によって葉数の増加する機構が究明される必要がある。

本研究は、以上のような点を明らかにする目的で1974年、当場の苗代においておこなわれたものである。得られた結果は、いわゆる、中苗を育苗するに当って、育苗上の指針として利用し得ることが明らかになったので報告する。

材料および方法

1975年4月30日受理

* 北海道立上川農業試験場 旭川市永山町

簡易育苗法ならびに箱育苗法の2種類の育苗様式で苗を養成した。簡易育苗は均平にした地表に有孔ポリシートを敷き30×60×3cm規格の木わくを置いたものであり、箱育苗は格子状になった塩化ビニール製の育苗箱に根止め用の新聞紙3枚を敷いたものを使用した。両育苗様式とも苗代土壌を充てんし、箱当り浸漬糞150ccを4月15日に播種した。覆土後にタチガレン1,000倍液をm²当り5l当撒布した。施肥は、基肥として3要素を箱当り1gずつ、追肥として窒素を1.5葉期および2.5葉期に1gずつ施用した。供試品種は「しおかり」である。

出芽期間中の温度管理は、簡易育苗法については、慣行法の通りビニールハウス内で寒冷紗のマルチをおこなった。箱育苗法については、2種類の方法を用いた。1つは、稚苗育苗の要領で30°Cに設定した出芽器に2.5日間入れる方法であり、他は、簡易育苗の要領でビニールハウス内で出芽期まで寒冷紗のマルチををする方法である。本報では、前者を高温区、後者を低温区と呼ぶことにする。出芽期以後は、全て、同一のビニールハウス内で管理した。育苗期間中の温度条件については、表1に示す通りである。

葉数の調査は、同一箇所の数十個体を1日おきに概

表1 育苗箱の地温および気温

項 目	温 度 (℃)	4 月												
		16日	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
地 温 (地表下 0.5 cm)	最 高	20.0	22.0	45.0	34.5	38.5	33.0	36.5	33.0	36.0	36.0	21.5	24.5	38.0
	最 低	8.5	7.5	5.0	6.0	6.5	7.0	9.0	10.0	5.0	8.5	10.5	9.5	8.0
	平 均	14.3	14.8	25.0	20.3	22.5	20.0	22.8	21.5	20.5	22.3	16.0	17.0	23.0
気 温 (地表上 5.0 cm)	最 高	—	17.0	36.5	31.5	32.0	39.5	35.0	32.0	32.5	35.0	21.5	25.0	28.5
	最 低	—	—	1.5	0.5	3.0	3.0	7.0	6.0	1.5	1.0	7.5	7.5	4.5
	平 均	—	—	19.0	16.0	17.5	21.3	21.0	19.0	17.0	18.0	16.8	16.3	16.5

観し、各葉の抽出日を記録した。また、それと同時に、苗素質ならびに苗揃いについても観察をおこなった。葉面積は、生育中庸な十数個体を台紙にはりつけ、電子コピーで複写、重量法で算出した。窒素の定量は、セミマイクロケルダール法、葉緑素含量は、生葉 100 mg を 20 ml の 80 % エタノールで抽出、660 μ における吸光度で相対値を求めた。 α -ナフチルアミン酸化力は、山田ら¹⁰⁾の方法によった。胚乳養分残存率は、胚乳のみを正確に分離することが困難であったので、便宜的に胚を含めた籾以外の部分の乾物重から計算した。顕微鏡観察は 10 μ のパラフィン切片を作成し、ヘマトキシリン、シッフの試薬、ピロニン、メチルグリーン等で染色し、永久プレパラートとしたものについておこなった。

結果および考察

1 苗の葉数

簡易育苗法が出芽器を使用する箱育苗法よりも葉数が増加したことの理由が、出芽期間中の温度条件の差異によるものか、それとも、育苗様式が相違することによって生ずるそれ以外の環境条件の影響によるところが大きいかを証明するためには、本試験における低温区の出葉経過が簡易育苗におけるそれと類似し、高温区では異なるか否かを確かめればよい。

結果は、図1に示すように、箱育苗の場合でも簡易育苗の要領で出芽をおこなえば、簡易育苗の場合と同様な出葉経過を示したのに対し、出芽器を使用して出芽させると、葉数の増加が緩慢であった。簡易育苗ならびに箱育苗の低温区では、播種後 50 日目、45 日目に、それぞれ 4.0 葉に達したが、高温区では、50 日目でも 3.5 葉に達しなかった。従って、簡易育苗の葉数が、出芽器を使用する箱育苗のそれよりも増加したことの主な理由は、出芽温度が低かったことによるものと判断される。

このことについては、更に、人工気象箱を用い、出

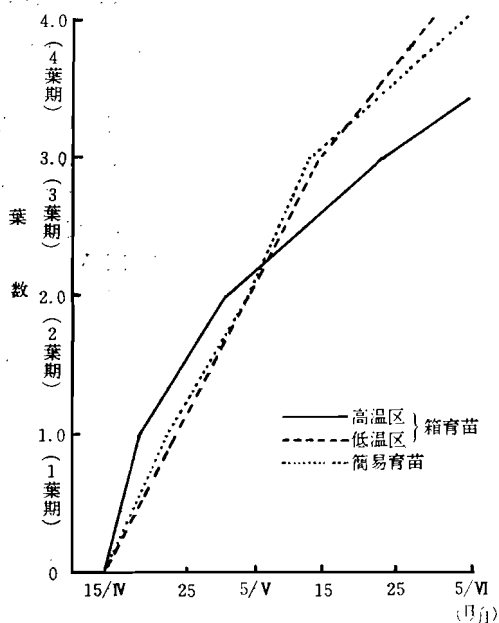


図1 出葉経過

芽温度を制御しておこなった実験によっても確かめられた。すなわち、出芽温度を 15°C、20°C、25°C および 30°C の 4 段階とし、出芽揃いに達したのからビニールハウスに移して葉数の推移を調査した。その結果を示したのが表2である。この表からわかるように、15°C および 20°C 区は 25°C および 30°C 区より

表2 出芽温度が葉数に及ぼす影響

出芽温度 (°C)	6 月		7 月		備 考
	24日	29	5	14	
30	1.9	2.1	2.5	2.9	播種日: 各区共 6月14日 出芽日: 30°C区 6月17日
25	1.9	2.1	2.6	3.0	
20	1.7	2.1	2.7	3.2	25°C区 6月18日
15	1.4	2.0	2.7	3.2	20°C区 6月20日 15°C区 6月21日

も葉数が増加しており、上述の結果の正しいことを裏づけている。この結果、ならびに、上述の低温区の出芽期間中の平均温度が 19.5°C であったことを考慮すると、機械移植用の育苗様式において、少なくとも、3葉以上の葉数を得る場合の出芽期の適温は、水稻種子の発芽の最適温度 30°C よりも約 10°C 低温の 20°C 前後にあると考えられる。

2 出葉速度

移植後 45 日目の葉数に、低温区と高温区の間に 0.5 葉以上の差が生じたのは、図 1 に示すように、両者の出葉速度に差が生じた結果である。したがって、両区の苗の葉数に差が生じた理由を明らかにするために、両区の出葉速度がいかなる条件によって左右されたかを究明してゆけばよいと考えられる。

低温区では、播種日から 3 葉期まで、ほぼ一定の出葉速度で葉数が増加しているのに対して、高温区では、苗の生育に伴って出葉速度がかなり変化している。ここでは、主に、高温区の出葉速度の変化を低温区と対比しながらみてゆくことにする。

まず、1 葉期では、高温区の出葉速度は低温区のそれよりも速い。これは、出芽温度の高低が苗の生理活性に直接影響したためであると思われる。この時期の生長にきわめて重要な役割をするのが胚乳養分であるが、表 3 に示すように、その消費速度は高温区におい

表 3 胚乳養分残存率

区 名	葉 齢		
	1.1	2.1	3.1
低 温	52.7%	20.5	8.5
高 温	49.2	19.6	7.9

て大きく、より多くの養分が茎葉部に供給されたものと思われる。

2 葉期では、両区の出葉速度に大差がみられなかった。

3 葉期に入ると、高温区の出葉速度は著しく低下し、この時期に両区の葉数は逆転した。播種後 45 日目の高温区の葉数が 3.5 に達しなかったことの最大の理由は、この時期の出葉速度が著しく低下したことにある。密播条件下で育苗すると、おそかれはやかれ、過繁茂によって出葉速度は停滞するが、高温区では、この頃、すでに受光態勢が著しく悪化していることが認められた。すなわち、図 2 に示すごとく、高温区の葉面積の分布は低温区にくらべて著しく上厚下薄型であり、また、表 4 に示すごとく葉身の傾斜角度は小さく、わん曲度が大きい。群落状態において、このような葉面積の分布の仕方、および、葉身のわん曲度の著しい

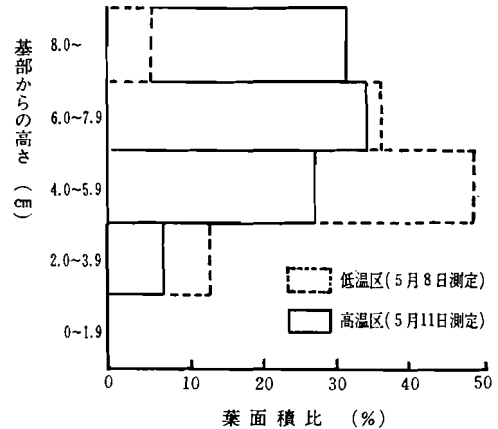


図 2 葉面積の分布

表 4 3 葉期 (5 月 9 日) の苗の姿勢

区 名	項 目	
	葉身傾斜角度	葉身わん曲度
低 温	41.6	1.06
高 温	15.4	1.50

表 5 純同化率 ($\text{g}/\text{cm}^2/\text{week}$)

区 名	生 育 時 期	
	3/v~10/v	16/v~23/v
$\times 10^{-4}$		
低 温	27.01	19.18
高 温	8.41	11.23

ことは、たとえ葉面積が大きくとも、光合成は低下し、物質生産を低下させる要因になることが水稻についても詳細に研究されている。⁷⁾ 事実、この頃の純同化率 (NAR) は、表 5 に示すように、高温区において著

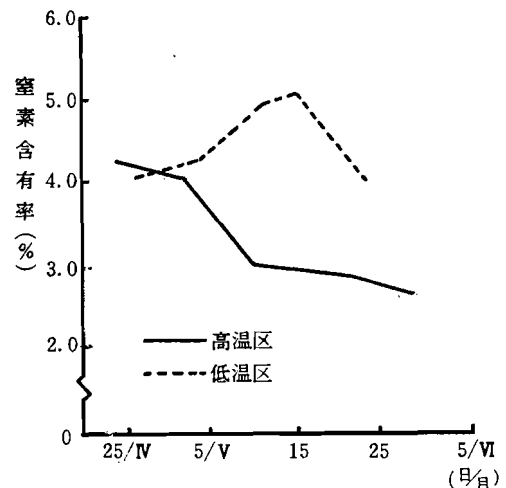


図 3 茎葉部窒素含有率の推移

しく低下していた。また、苗の窒素含有率も、図3に示すように、この頃から急速に低下し始める。高温区で出葉速度が停滞したのは、このためであると考えられる。このように、受光態勢が悪化し、出葉が停滞する現象が、低温区よりも高温区においてより早期に発現したのは、図4に示すように、1および2葉の葉身長ならびに葉鞘長が、低温区よりも30~40%程度増加したと密接な関係があると考えられる。1, 2葉の葉身長ならびに葉鞘長が増加したのは、それらが伸長中、高温に遭遇し、引き続き、1葉期の生理状態が高温区において良好であったことによると思われる。

4葉期に入ると、出葉速度は両区共著しく低下した。この頃、低温区の葉面積指数(LAI)は、ほぼ9に達しており、このことが苗の生育の制限因子になっていることが考えられる。一方、高温区のLAIは、6以下であり、これが生長の制限因子になっているとは考え難い。むしろ、1, 2葉の葉身の大部分が枯死し、苗の窒素含有率は低下して生理状態が著しく悪化していることが原因であると考えられる。

以上のように、出葉速度は1葉期までは、出芽温度の影響を直接受けているが、3葉期からは、葉の形態形成を通して発現する受光態勢の良否、その結果生じる要素含有率の高低といった2次的な作用によって支配されていることが明らかである。水稻の出葉速度は、温度、日射、土壤水分、ならびに肥料条件等の環境条件、とりわけ、温度によって著しく左右されることが報告されており、⁹⁾ 経験的にもよく知られているところである。しかし、機械移植のための育苗様式におけるように、極端な密播条件下において、出葉速度を速める目的でそれらの環境条件を与える場合、葉の形態形成を通して発現する2次的な作用に特に着目す

る必要がある。密播条件では、慣行の畑苗代のような疎播の場合にくらべて、このような作用が敏感に出葉速度に影響を及ぼすことが考えられる。与え方によっては、本試験における高温区のように、かえって、出葉速度を遅延させる結果をまねくことがあるので注意が必要である。温度の与え方については、今後、更に検討されねばならない問題であると考えられる。

3 葉の発育

(1) 葉の伸長

出葉速度は、本来、伸長中の葉身が葉鞘から抽出してくる速度を意味している。したがって、出葉速度に遅速が生ずる原因について更に理解するためには、葉の伸長経過について知る必要がある。図4には1~4葉の伸長経過を、表6には両区の各葉齢に対応する時期の生長点ならびにその近傍の状態を示した。

出葉速度は伸長中の葉身の伸長速度と1つ下位の葉鞘の長短の双方によって影響を受けることが予測され

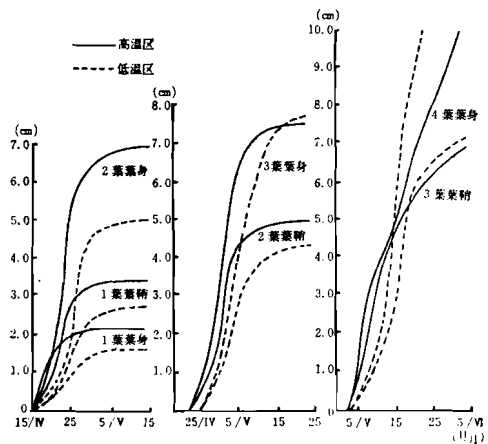


図4 葉身および葉鞘の伸長経過

表6 生長点ならびにその近傍の顕微鏡観察

葉齢	区	名	生長点			葉原基			分けつ原基		
			細胞数	多糖類	RNA	5/0	6/0	7/0	1/1	1/2	1/3
1.6	低	温	44	—	卅	104μ	△	△	○	△	△
	高	温	43	—	卅	94	△	△	○	△	△
2.1	低	温	40	—	卅		68	△	○	○	△
	高	温	39	—	+		64	△	×~○	×~○	△
2.6	低	温	53	—	卅		162	△	○	×~○	△
	高	温	53	—	卅		160	△	×~○	×~○	△
3.1	低	温	44	—	+			82	×	×~○	×~○
	高	温	36	—~+	+			53	×	×~○	×~○

—~卅 被染度

○ 分化発育 × 退化または発育停止 △ 未分化

る。葉鞘長が長ければ、それだけ、出葉速度が遅延する要因になるはずである。しかし、出葉速度がより速い1葉期の高温区、3葉期の低温区、および、ほぼ同じ2葉期において、それぞれの時期に伸長中の2, 3葉の葉身を包んでいる1, 2葉の葉鞘長は高温区で、4葉の葉身を包んでいる3葉の葉鞘長は低温区で、それぞれ長くなっている。このことから、各葉期における出葉速度の区間差は、1つ下位の葉鞘の長短による影響は少なく、主として、伸長中の葉身の伸長速度によって左右されたものと考えられる。葉身の伸長に参与するのは、葉身基部に存在する *Intercalary Meristem* であるので¹¹⁾、両区の2, 4葉の葉身の伸長速度の差は、この *Intercalary Meristem* 活性度の差異に基因しているものと思われる。

(2) 葉の分化

水稻の葉の分化の最も初期の徴候は、生長点の先端より少しはなれた側方の位置の *Tunica* の *Periclinal division* である⁹⁾。そして次第に隆起を増しながら生長点を包むようにして発達してゆく。両区の出葉速度に差異が生じる原因を究明してゆくためには、このような隆起を観察することによって、葉の发育過程の最も初期段階である分化の速度について知ることが重要である⁹⁾。表6に示すごとく、両区共、葉齢1.6の時には5葉が、葉齢2.1および2.6の時には6葉が、葉齢3.1の時には7葉の葉始原体がそれぞれ確認された。両区の出葉速度には著しい差異があっても、分化速度は出葉速度の変化に同調していることが認められた。この点については、山崎¹¹⁾も水稻についてすでに観察しており、栽培条件を異にしても、両者が全く同調していることを指摘している。これらのことから、葉の分化速度の遅速も出葉速度に影響しているものと考えられる。

また、葉の分化速度の遅速は、生長点の細胞の分裂活性の差によるものであると思われるので、生長点について観察をおこなった。両区の生長点の縦断面における細胞数、ならびに、組織化学的な手法でみた生長点における多糖類およびリボ核酸 (RNA) の集積状況が表6に示されている。この表からわかるように、葉齢2.6までは明瞭な差を見出し難いが、葉齢3.1の生長点については、明らかに差が認められた。すなわち、出葉速度の低下した高温区では、生長点の細胞数は低温区よりも少なく、また、多糖類の小顆粒が生長点内部にまで認められたのに対して低温区では認められなかった。このことは、高温区の生長点の細胞の分裂活性が低温区よりも低下していることをあらわして

おり、これが葉の分化速度を遅らせる要因になったものと思われる。

(3) 苗の生理状態

イネ科植物の葉の生長は、その发育段階によって環境の影響の受け方が異なることが知られている³⁾。1つは、葉身が葉鞘から抽出して外部に現われるまでの段階で、葉身の发育に参与する各種の栄養分を展開葉やその他の部分に依存している時期である。他は、抽出、展開して、光、温度、日長等による形態形成作用を直接受ける時期である。このうち、出葉速度に直接関連するのは前者の時期である。

そこで、出葉速度の区間差の大きい3, 4葉期についてみると、その時期の展開葉である1, 2および3葉の光合成能力、各時期の貯蔵養分、ならびに根の機能等が高温区において低下していることが考えられる。事実、図3、図5、表3および表7に示すように、光合成

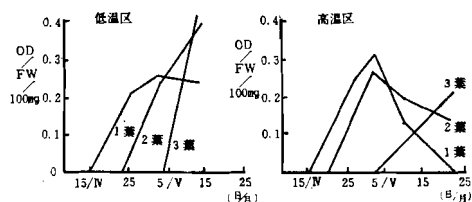


図5 葉身の葉緑素含量

表7 根の α -ナフチルアミン酸化力

($\mu\text{g/h/Fw}$)

区	名	葉 齢		
		1.1	2.1	3.1
低	温	200	281	228
高	温	311	268	200

能力と相関の高い各葉の葉緑素含量、莖葉部の窒素含有率、胚乳の貯蔵養分、根の α -ナフチルアミン酸化力は5月5日(葉齢2.1)以後、高温区でいずれも低下していることが認められた。高温区における根の α -ナフチルアミン酸化力の低下は、根の代謝活性が関与して吸収される窒素やリン酸等の無機要素の吸収力が低下していることを示すものである。したがって、当然、これらの要素の分裂組織への供給も、高温区においてそれだけ阻害されていることが推察される。

また、苗の栄養状態ときわめて密接な関係をもつものに分けつがある。分けつは、両区とも、外観的には全く認められないが、表6に示すように发育中の幼葉節にその原基をみることができる。しかし、両区とも、葉の分化と共に、いったん発生した分けつ原基に、3葉期以後、退化または发育停止するものが生じ、その程

度が高温区においてより著しいことが認められた。このことは、茎基部の分裂組織に対する同化産物や、その他の生長に関与する物質の供給が高温区においてより低下していることを示していると思われる。このことはまた、3, 4 葉苗では、移植後に発生するはずの 1~3 号分けつに欠如するものが生じ、高温区においてその公算がより大きいことを示すものである。

このように、高温区において、まず、受光態勢が悪化すると、高温区の生長点や Intercalary Meristem に対する養分の供給が劣化し、それらの分裂組織の分裂活性が低下する結果、出葉速度が低下するものと推察される。

以上要するに、簡易育苗法が萌芽器を使用する箱育苗法よりも葉数が増加しやすいこと的主な理由は、前報で推察した通り、出芽温度が低いことであった。

30°C 程度の温度は、水稻苗の出葉速度を最も促進させる温度領域であるが、葉の形態形成を通して発現する 2 次的な作用もまた強く現われ、本試験の高温区の場合のように、かえって、出葉速度を低下させる条件になることがある。一般に、稚苗育苗や慣行の畑苗代においては、出芽ならびに初期の生長を旺盛化する目的で、その期間を 30°C 程度に保つような温度管理法がとられているが⁵⁾⁶⁾、いわゆる、中苗育苗に対して、そのような方法をそのまま適用することは避けるべきであり、20°C 程度を目標に管理することが望ましいと考えられる。加温の仕方については、今後、更に検討される必要があると考えられる。

出葉速度は、伸長中の葉身の伸長速度によって左右されるが、葉の分化速度もまた出葉速度の変化に同調して変化していることが知られた。したがって、葉の分化速度の遅速も、出葉速度に影響していることが考えられる。

また、既述の通り、出葉速度の遅速は苗の生理状態と密接な関係がある。そして、外観的にみて苗素質や苗揃いが悪化し始める時期も両区の出葉速度が低下し始める時期にはほぼ一致しているとみられた。この意味

で、出葉速度の遅速は、中苗育苗における苗素質の良否の重要な指標になり得るものと考えられる。

引用文献

- 1) 天野高久, 長谷川浩 1967: 水稻の茎生長点の形態, 構造ならびに物質分布と出葉速度との関係, 近畿作物, 育種談話会報 12: 5—8.
- 2) ———, 小川 勉, 森脇良三郎 1974: 水稻の生育促進に関する研究 II, 機械移植栽培における生育促進法, 道農試集報 30: 25—31.
- 3) Friend, D. J. C., V. A. Helson and J. E. Fisher, 1962: Leaf growth in Marquis Wheat as regulated by temperature, light intensity and daylength, Can. J. Bot. 40: 1299—1311.
- 4) Kaufman P. B. 1959 a: Development of the shoot of *Oryza Sativa* L. I. The shoot apex, Phytomorphology 9: 228—242.
- 5) 木根淵旨光 1969: 水稻稚苗栽培技術の確立ならびに機械化技術における実証的研究, 東北農試研究報告 38.
- 6) 香山俊秋 1957: ビニール温床苗代の作り方と育苗法 [2], 農及園 32: 445—449.
- 7) 村田吉男 1960: 同化作用と物質生産, 松尾嶺嶺編 稲の形態と機能, 農業技術協会, 東京.
- 8) 佐藤 庚 1962: 水稻の出葉周期に関する一考察, 日作紀 31: 1—5.
- 9) 田中孝幸 1975: 水稻の光—同化曲線に関する研究—特に受光態勢制御との関係— 日作紀 44(別号 1): 193—195.
- 10) 山田 登, 太田保夫, 中村 拓 1961: α -ナフテルアミンによる水稻根の活力診断, 農及園 36: 1983—1985.
- 11) 山崎耕宇 1963: 水稻の葉の形態形成に関する研究 I, 葉の発育経過に関する一般の観察, 日作紀 31: 371—378.

Growth Acceleration of Rice Plants

III. Effects of the temperature during the emergence period of seedlings on the leaf emergence rate

Takahisa AMANO* Tsutomu OGAWA*
and Ryozauro MORIWAKI*

Summary

An increase in the number of leaves of rice seedlings produced by a simplified raising method, when compared with the number of leaves of those produced by an ordinary box type nursery, is mainly ascribed to lower temperatures during the emergence period of seedlings. As the temperature is maintained at 30 °C during the emergence period, the leaf emergence rate rapidly declines with the lapse of time after the third leaf period, which is not seen at 20 °C. It is generally recognized that the raising of the temperature up to about 30 °C leads to the higher rate of leaf emergence, but under a heavier seeding condition, it will often result in a decrease of the leaf emergence rate because of secondary effects, for instance, the form of light interception which depends on leaf morphogenetic effects based on temperature. The leaf emergence rate is due not only to the elongation rate of a leaf blade, but also the leaf initiation rate. The leaf emergence rate can be used as an index of the physiological characteristics of rice seedlings.

* Hokkaido Prefectural Kamikawa Agricultural Experiment Station, Asahikawa, Hokkaido, 078-02 Japan.