

## 登熟期水稻の茎における炭水化物と細胞壁成分の関係

平野貢・上山純子・Truong Hop Tac・黒田栄喜・村田孝雄\*

(岩手大学)

**要旨:** 水稻品種ひとめぼれを標準, 基肥無窒素一疎植 (BNo) と米糠施用 (RB) の3条件で栽培した。登熟期の茎 (稈と葉鞘) における炭水化物と細胞壁成分 (ADF) を各節間ごとに測定し, また両者の関係について検討した。BNo および RB の非構造化炭水化物 (NSC) は穂首節間を除いて標準区より含有率が高かった。また下位節間ほど含有率が高く, 登熟期における変化が大きかった。ADF の含有率は, NSC 含有率とは対照的に BNo および RB, また下位節間において低い傾向が見られた。珪酸が主な成分である灰分の含有率は, ADF とほぼ同じ傾向であった。乾物重および各茎成分の含有率および面積当たり含有量について試験区, 登熟時期, 各節間を込みにして相関係数を算出した。ADF 含有率は NSC およびデンプン含有率とは高い負の相関, 灰分率とは高い正の相関を示した。しかし, ADF 含有量はこれらの成分含有量と高い正の相関を示し, とくに灰分とは著しく高かった。乾物重はいずれの成分含有率とも低い相関であった。

**キーワード:** 茎, 珪酸, 細胞壁成分, 酸性デタージェント繊維, 水稻, 炭水化物, 登熟期, ひとめぼれ。

水稻栽培では, 面積当たりおよび1穂当たり穎花数が一定以上に大きくなると登熟歩合が低下して減収することが知られている。著者らの過去の事例 (黒田ら 1995, 1996, 1997, 平野ら 1998 b) においても, 穎花数が  $40000\text{ m}^{-2}$  を越すと登熟歩合は著しく低下した。水稻の登熟歩合や収量は, 茎葉における出穂前蓄積分と出穂後の光合成分によって決定される (村田 1976)。しかし, 出穂前および出穂後の光合成産物は, その全てがデンプンやショ糖など再利用可能な非構造化炭水化物 (NSC) に分配されるわけではなく, その多くの部分はセルロースやリグニンなど細胞壁構成成分に分配されて収量とは直接的な関係がなくなってしまう。しかし, セルロースは水稻の茎の最大曲げモーメントとの間に密接な関係が認められる (河野・高橋 1961 c) など水稻の倒伏抵抗性と関係の深いことが知られている。したがって, 出穂前から登熟期にかけて生産された光合成産物が NSC と細胞壁成分のいずれに分配されるかは収量および倒伏抵抗性の観点から重大な関心事である。また, その分配割合が栽培法等によって変わるとすれば栽培技術の観点からも極めて大切なことである。しかし, 従来このような観点からの研究は見られない。また, 水稻は珪酸を多量に吸収し茎の維管束等に蓄積して耐倒伏性に寄与することが知られており (村田ら 1990, 奥田・高橋 1962, Yoshida and Takahashi 1962 a, b), 細胞壁成分との関係について興味を持たれる。

そこで本報告では, 栽培法を異にした水稻“ひとめぼれ”の登熟期における炭水化物, 細胞壁成分および珪酸の関係について検討した。

### 材料と方法

#### 1. 供試材料

供試材料として水稻品種“ひとめぼれ”を1997年に岩手大学農学部附属農場 (岩手郡滝沢村) の水田 (火山灰土

壤) において栽培した。試験区は, 第1表に示すように, 施肥体系及び栽植密度を変えて組み合わせ, 標準栽培区 (CON), 基肥窒素無施用—8葉期追肥区 (BNo), BNo に米糠を基肥施用した区 (RB) の3試験区とした。面積は CON および BNo が  $125\text{ m}^2$ , RB が  $63\text{ m}^2$  で, それぞれ2反復した。これらの試験区の構成は RB の米糠施用量を  $200\text{ gm}^{-2}$  に変更した以外は前報 (平野ら 1998 b) とほぼ同様であった。また, 育苗, 移植および栽培管理等も同様に行った。ほぼ80%の出穂が認められた穂揃期は8月18日であった。

分析用試料は, 試験区の各反復から3株を採取した。採取時期は穂揃期後2, 10, 17, 25, 31および44日の6回であった。採取後直ちに茎 (稈および葉鞘) から葉身, 穂, 枯死部を除去し, それぞれ葉鞘を含む穂首節間, 第II節間および第III節間以下の節間 (第III節間) に切断・分離した。それぞれを  $100^\circ\text{C}$  で一夜乾燥し秤量した。乾物重は栽培面積  $1\text{ m}^2$  当たりで示した。

#### 2. 茎成分の分析

炭水化物は既報 (村田ら 1997) の方法により分析した。乾燥後微粉末に粉碎した試料の70%アルコール抽出液からショ糖 (Suc) および全可溶性糖 (TSC) をそれぞれアンスロン—硫酸法 (Huber and Huber 1990) およびフェノール—硫酸法 (Dubois ら 1956) により, またアルコール抽出残渣の30%過塩素酸抽出液からはデンプン (Sta) をフェノール—硫酸法により定量した。

細胞壁の主な構成成分であるセルロースおよびリグニンは飼料の成分分析において多用されている酸性デタージェント法 (堀井・阿部 1972) によって分析した。すなわち, 微粉末試料を1規定硫酸—界面活性剤溶液中で煮沸後, その残渣を洗浄・乾燥して秤量した後,  $600^\circ\text{C}$  にて灰化して秤量した。前者の秤量値から後者の秤量値を差し引いた有

1998年8月17日受理。\*連絡責任者 (〒020-8550 盛岡市岩手大学農学部, murata@msv.cc.iwate-u.ac.jp)。

第1表 試験区の構成 (栽植密度および施肥体系)。

試験区	栽植密度 株 $m^{-2}$	基肥 N 量 $g\ m^{-2}$	追肥 N 量 (月/日) $g\ m^{-2}$						施肥量合計 $g\ m^{-2}$			
			5/29	6/18	6/27	7/15	7/23	8/6	N	$P_2O_5$	$K_2O$	米糠
CON	22.2	5.2	2.6	—	2.0	—	2.1	—	11.9	23.7	17.4	—
BNo	16.7	—	—	4.0	—	2.0	3.0	2.0	11.0	22.2	18.7	—
RB	16.7	—	—	4.0	—	—	3.0	2.0	9.0	22.2	18.7	200

$P_2O_5$  および  $K_2O$  の大部分と米糠は基肥として施用した。米糠の3要素成分は、N:2.08%,  $P_2O_5$ :3.78%,  $K_2O$ :1.40%である(千葉1961)。CON:岩手大学農学部附属農場標準栽培による対照区, BNo:基肥窒素無施用—8葉期追肥区, RB:BNo+米糠基肥施用区。

機物部分を酸性デタージェント繊維 (ADF), 後者の秤量値を灰分とした。なお, ADF の主成分はセルロースおよびリグニンであり, ペクチンおよびヘミセルロースはほとんど含まれない。また, 灰分は珪酸が大部分を占める(堀井・阿部 1972)。

各茎成分の含有率は乾物当たりで, また含有量は栽培面積  $1\ m^2$  当たりで示した。

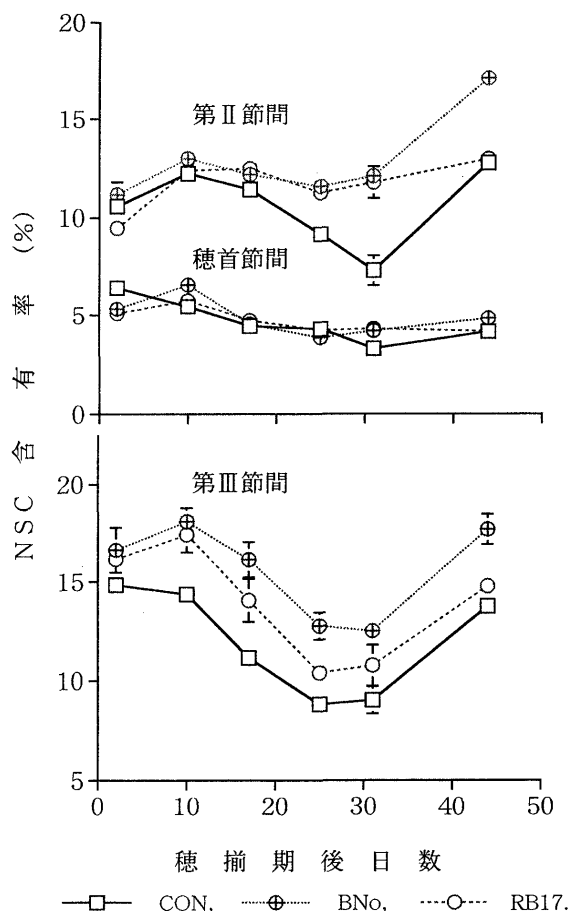
## 結果と考察

### 1. 栽培法の違いが茎成分に及ぼす影響

登熟期水稻の茎における炭水化物代謝について上位節間と下位節間の違い, 基肥無窒素—8葉期以降追肥および米

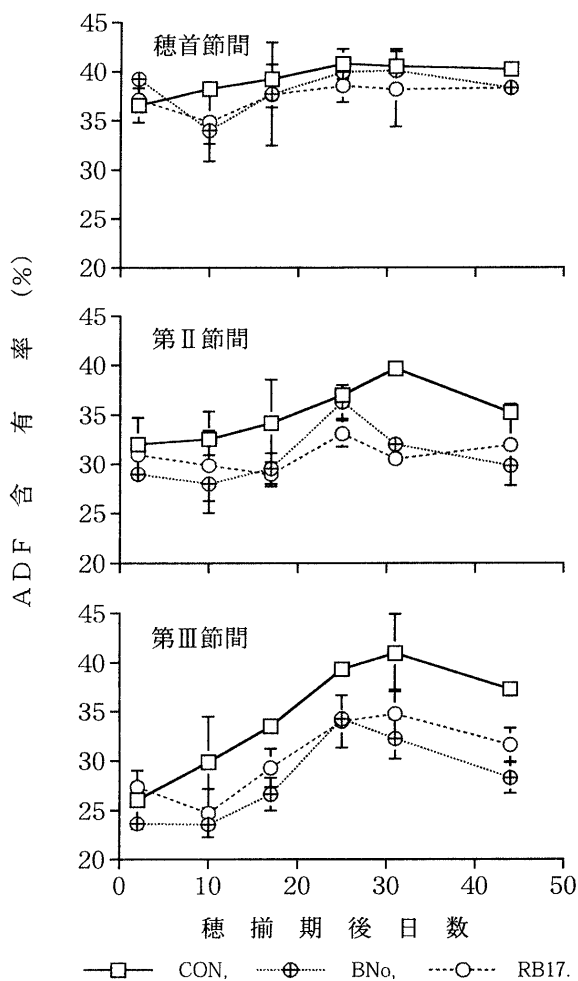
糠施用の影響等についてはすでに報告した(村田ら 1997, 平野ら 1998 a, b)。第1図は茎をさらに穂首節間, 第II節間および第III節間に細分して NSC 含有率を分析したものである。前報と同様に, 穂首節間の含有率は下位節間に比べて明らかに低く, 登熟時期による変化も小さかった。また試験区間の差はほとんどなかった。第II節間では CON の含有率が登熟中期に減少したが, BNo および RB では変化が小さかった。収穫期にはいずれの試験区でも含有率は増大した。第III節間の含有率は穂揃期以後, 穂におけるデンプン蓄積が始まるまで上位節間よりも明らかに高かったが, 登熟盛期になるといずれの試験区においても含有率は低下し, 登熟後期にはまた増加した。登熟全期間を通じて CON の含有率が最も低く, BNo が最も高かった。水稻登熟期の茎における以上のような NSC 含有率の変化は前報の結果とほとんど変わらなかった。すなわち, 下位節間ほど光合成産物の貯蔵的性格が大きく, そこに蓄積された光合成産物は穂におけるデンプン蓄積が始まると速やかに移動することが, 本実験においても認められた。

細胞壁の主成分である ADF の含有率も, 第2図に示すように, 穂首節間では登熟期間および試験区間で大差がなかった。ただし, その含有率は 35—40%で推移し, NSC 含有率の場合とは逆に, 下位節間に比べてむしろ高い傾向がみられた。とくに登熟期の前半においてその傾向が顕著であった。第II節間の ADF 含有率は登熟初期から登熟中期に向かって僅かに増加し, 収穫期にはまた低下する傾向がみられた。試験区間では, CON における含有率が高く, BNo および RB において低い傾向があった。第II節間の ADF 含有率の動きは, 傾向として第II節間のそれと同様であったが, 一層顕著であった。すなわち, 登熟初期から登熟中期にかけての増加はほぼ 25%程度から 35—40%へと大きく, また BNo および RB と CON における含有率も一層明らかであった。以上のように, ADF 含有率の動きは第1図における NSC 含有率の動きと全く対照的であった。言うまでもなく, ADF の主成分であるセルロースやリグニンも, NSC と同様に光合成産物から生産される主要な炭素化合物である。したがって, ADF と NSC の含有率が対照的なパターンとなることは光合成産物の分配の点から考えれば容易に理解される。そして, 上



第1図 登熟期における節間別 NSC 含有率の推移。縦棒は標準偏差を示し, 記号内に隠れているものがある。

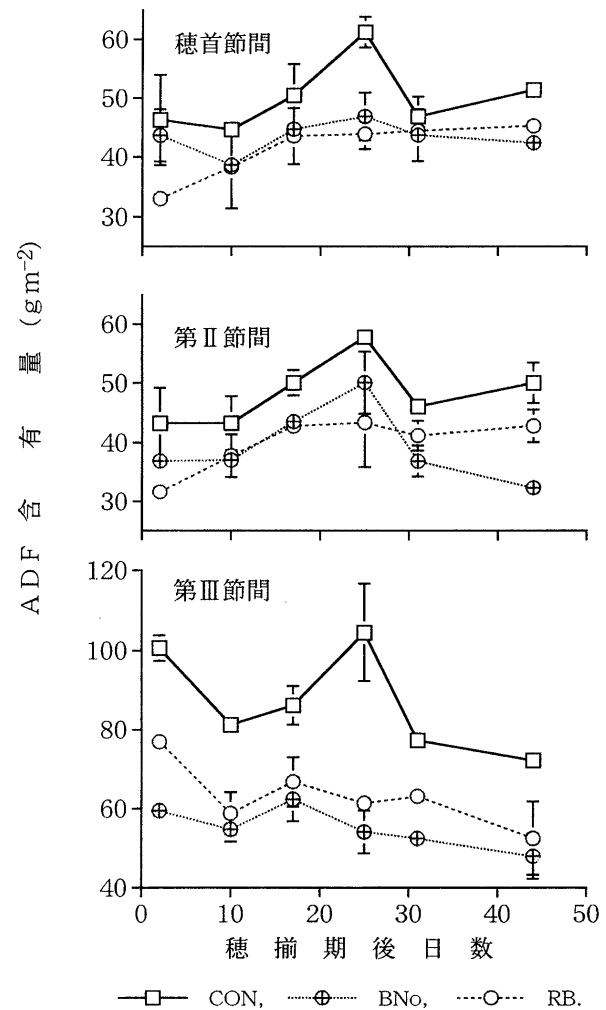
述の結果は光合成産物の ADF と NSC への分配比率が CON や BNo および RB などの栽培法によって違ってくることを示している。NSC は Suc やデンプンなど、植物体内では移動可能、再利用可能な炭素化合物であり、とくに水稻の出穂前後における茎の NSC は出穂前蓄積分として水稻収量と密接な関係がある (村田 1976, Yoshida 1981) ばかりでなく、登熟中期の茎におけるデンプン含有率は登熟期の倒伏とも関係のあることが知られている (佐藤 1957, 河野・高橋 1961 b)。一方、セルロースやリグニンは細胞壁の主要成分で植物体の支持および強さに貢献しており、倒伏などとも密接な関係がある (河野・高橋 1961 a, c)。このような観点から考えると、ADF と NSC の含有率が栽培条件によって変わることは極めて重要なことと考えられる。BNo および RB においては、CON に比べて、相対的に NSC 含有率が高く CON では ADF 含有率が高かった。Truong ら (1998) は 1996 年の登熟期には比較的降雨が多く CON では倒伏がみられたが、BNo では倒伏がなく登熟歩合も高かったことを報告している。このような現象は茎における ADF や NSC 含有率と関係があったのではないかと推定されるが、この点に関しては更なる検討が必要である。



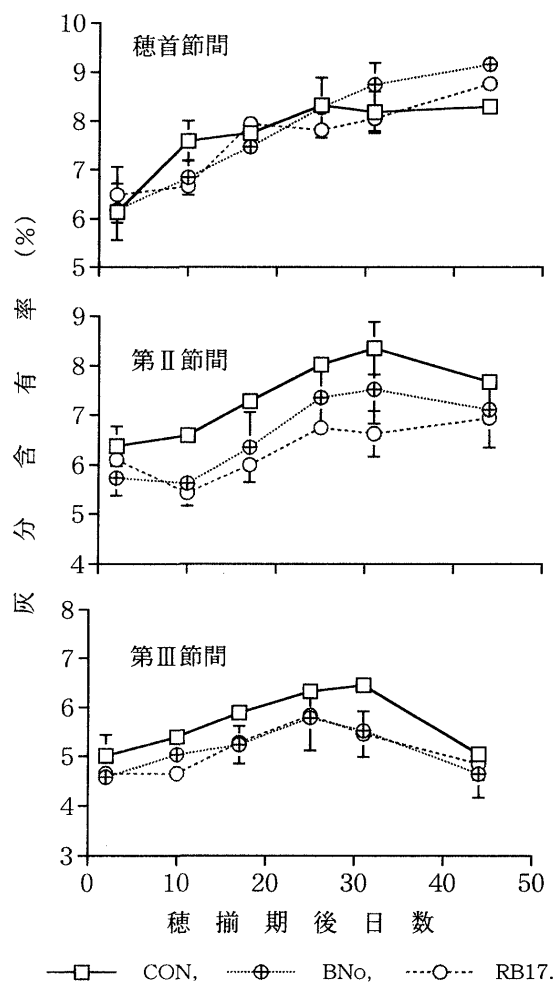
第2図 登熟期における節間別 ADF 含有率の推移。

第3図は単位面積当たりの ADF 含有量を示している。各節間および各試験区において穂揃期直後および登熟後期において含有量が低下しているが、これは枯死部として葉鞘を除去したことが原因である。各節間を通じて CON の含有量が BNo および RB を上回っており、とくに第 III 節間ではその傾向が著しかった。ADF 含有量と密接に関係する茎乾物重 (データ省略) の登熟期における推移をみると、CON において BNo および RB におけるより 30—50  $\text{gm}^{-2}$  大きかった。しかし、この値は CON における ADF 含有量の大きさによってかなりの部分が説明される。したがって、CON における乾物重増加分の大部分は細胞壁物質の増加分に基ずき、このことが CON における NSC 含有率の低いことに反映したと考えられる。

水稻は多量の珪酸を吸収する植物であり、本実験で使用した定量法の灰分は、前述したように、その大部分が珪酸である。登熟期水稻の茎における灰分の含有率は、第4図にみられるように、ADF 含有率 (第2図) と極めて類似の傾向を示した。穂首節間では登熟の進行とともに増加したが、試験区間の差は明瞭ではなかった。第 II 節間および第 III 節間では明らかに BNo および RB における含有



第3図 登熟期における節間別 ADF 含有量の推移。

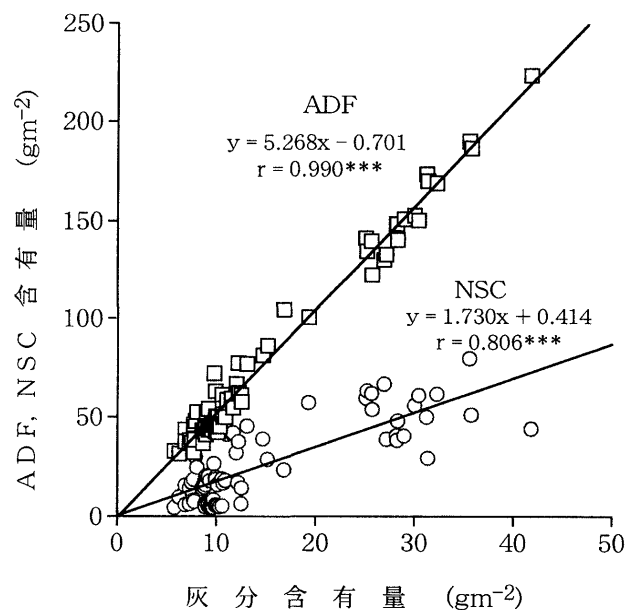


第4図 登熟期における節間別灰分含有率の推移。

率がCONより低かった。とくに第III節間では含有率自体が穂首節間および第II節間より低い傾向であった。

## 2. 乾物重および各茎成分間の相互関係

ADFとNSC含有率の例でみられたように、茎の各成分間にはそれぞれ一定の関係が推定された。そこで、各試



第5図 茎のADF含有率とNSCおよびSuc含有率との関係。

試験区、サンプリング時期、各節間および全節間の測定値(2反復の平均値)を込みにしてプロットした。

\*\*\*: 0.1%レベルで有意性あり (n=72)。

験区、サンプリング時期、各節間および全節間を込みにして乾物重および各茎成分の含有率および単位面積当たり含有量の相関係数を計算した(第2表)。

まず、乾物重および各茎成分含有率との相関についてみると、乾物重と相関の高い茎成分は認められなかったが、灰分とは低い負の相関が見られた。ADF含有率は、NSCおよびSta含有率とは0.8以上の高い負の相関を示したが、Suc含有率とは、第5図にも示すように、0.5程度のやや低い負の相関であった。NSC含有率はその構成成分であるStaやSucの含有率と高い相関を示した。しかし、Sta含有率とSuc含有率の間には相関は見られなかった。このような結果が得られた理由については、上述したような光合成産物の分配と関係していることが考えられる。す

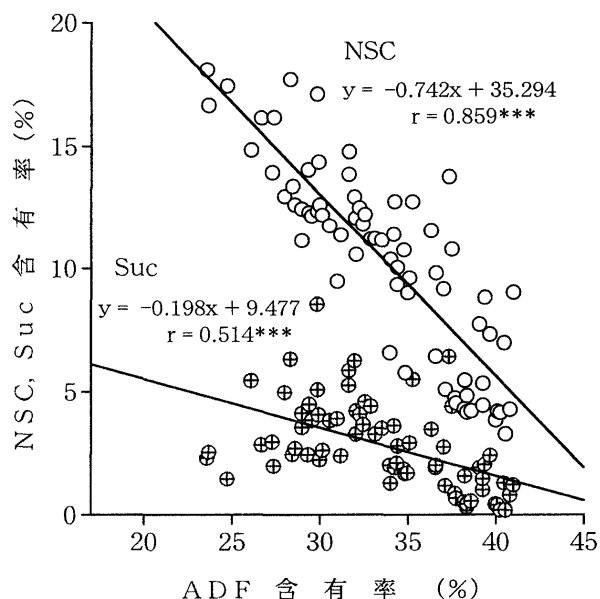
第2表 乾物重および茎成分含有率間並びに乾物重および茎成分含有量間の相関係数。

	乾物重	乾物重および茎成分含有率間の相関係数				
		ADF	NSC	Sta	Suc	灰分
乾物重	—	-0.250	0.292	0.299	0.096	-0.315**
ADF	0.970***	—	-0.859***	-0.865***	-0.514***	0.779***
NSC	0.922***	0.812***	—	0.824***	0.705***	-0.788***
Sta	0.773***	0.615***	0.914***	—	0.244	-0.799***
Suc	0.797***	0.720***	0.857***	0.614***	—	-0.445***
灰分	0.966***	0.990***	0.806***	0.609***	0.720***	—

乾物重および茎成分含有量間の相関係数

相関係数は試験区、登熟時期、各節間および全節間の各成分測定値を込みにした計算値である。表の右上半分は乾物重および茎成分含有率、左下半分は乾物重および茎成分含有量に関する相関係数を示す。

\*\*\*, \*\*: それぞれ0.1%, 1%で有意性あり (n=72)。



第6図 茎の灰分含有量と ADF および NSC 含有量との関係。試験区、サンプリング時期、各節間および全節間の測定値(2反復の平均値)を込みにしてプロットした。  
\*\*\*: 0.1%レベルで有意性あり (n=72)。

なわち、光合成産物は ADF と炭水化物のいずれかにより多く分配されれば他方への分配が小さくなることを意味している。また Suc は転流型の糖であり、蓄積型の Sta とは異なって動きが早いので ADF との相関が小さく、Sta との相関が見られなかったと理解される。灰分含有率は ADF 含有率とは正の、各炭水化物含有率とは負の相関を示した。

次に、乾物重および各成分含有量の相互関係についてみると、乾物重には全ての成分が高い正の相関関係を示した。各成分は存在すること自体が茎の乾物重を増大させることになるので当然の結果である。ADF 含有量も他の成分と高い相関を示した。とくに灰分含有量とは、第6図にも示すように、0.990 という著しく高い相関関係がみられた。ADF は、上述のように含有率においても灰分とは 0.779 という高い相関を示した。水稻におけるこのような結果は、第2図 (ADF 含有率の推移) および第4図 (灰分含有率の推移) の結果と考え合わせると、ADF と灰分の体内分布が極めて類似していることおよび両成分の体内蓄積が並行的に進行することを示唆している。灰分の主要成分である珪酸は、水稻の茎においては維管束および維管束鞘に局在することが認められている (Yoshida and Takahashi, 1962 a, b)。この局在性は、茎における ADF の全てではないが多くの部分の局在性と一致している。また、水稻では珪酸は積極的に吸収・蓄積されることが明らかにされている (奥田・高橋 1962)。このような ADF と珪酸の水稻体内における特性が両者の含有量における相関を著しく高めた大きな原因と考えられる。また、上述したように、含有率における ADF と灰分の相関は含有量に

おいて認められたほどには高くなかった。その理由については、茎において ADF が維管束および維管束鞘以外の細胞壁にも存在することを考慮すればある程度説明は可能であるが、この点については更なる検討が必要である。

灰分は NSC, Sta および Suc とは、含有率においては上述したように負の相関関係であったが、含有量においては正の相関を示した。このような灰分と炭水化物の関係は、ADF と炭水化物の関係と全く同様であった。このことは珪酸と ADF とは水稻の茎の生長において密接な関係を保ちながら蓄積して行くことを示している。珪酸の水稻生育における生理機能について多くのことが指摘されている (村田ら 1990) が、珪酸と ADF の密接な関係を考えればこれらの生理機能の多くが ADF との共同作業によるのではないかと推定される。

## 引用文献

- 千葉春雄 1961. 最新農業講座 4. 肥料 第4版. 朝倉書店, 東京. 167—168.
- Dubois, M., K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Reber and F. Smith 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28: 350—356.
- 平野貢・保坂優子・杉山美保子・黒田栄喜・村田孝雄 1998a. 水稻の登熟期窒素追肥と出穂前葉身摘除処理が葉身および茎の炭水化物代謝に及ぼす影響. *日作紀* 67: 94—100.
- 平野貢・杉山美保子・島山陽子・黒田栄喜・村田孝雄 1998b. 基肥窒素無施用の施肥体系と疎植の組み合わせ栽培において米糠の施用が水稻品種ひとめぼれの乾物重と葉身および茎の炭水化物代謝に及ぼす影響. *日作紀* 67: 208—215.
- 堀井總・阿部亮 1972. 粗飼料の細胞膜構成物質に関する研究. III. Acid detergent の粗飼料に及ぼす影響について. *畜試研報* 25: 63—68.
- Huber, S.C. and J.L. Huber 1990. Activation of sucrose-phosphate synthase from darkened spinach leaves by an endogenous protein phosphatase. *Arch. Biochem. Biophys.* 282: 421—426.
- 河野通佳・高橋治助 1961a. 稈の強さと化学成分との関係について. *土肥誌* 32: 149—152.
- 河野通佳・高橋治助 1961b. 稈の強さと浸透圧との関係について. *土肥誌* 32: 380—385.
- 河野通佳・高橋治助 1961c. 稈の強さとホロセルロースとの関係について. *土肥誌* 32: 461—465.
- 黒田栄喜・王英典・平野貢・村田孝雄 1995. 水稻品種「あきたこまち」と「ゆめさんさ」の生育特性の比較. *日作東北支部報* 38: 5—6.
- 黒田栄喜・王英典・平野貢・村田孝雄 1996. 水稻品種「あきたこまち」と「ゆめさんさ」の乾物生産特性の比較. *日作東北支部報* 39: 53—54.
- 黒田栄喜・阿部進・石橋富久子・平野貢・村田孝雄 1997. 東北地方を対象に育成された新しい水稻品種・系統の生育特性. *日作紀* 66 (別1): 72—73.
- 村田孝雄・保坂優子・平野貢・黒田栄喜 1997. 水稻あきたこまちの登熟期における葉身および茎の炭水化物代謝. *日作紀* 66: 221—228.
- 村田吉男 1976. 作物生産と栽培環境. 村田吉男他共著, 作物の光合成と生態. 農文協, 東京. 147—196.

- 村田吉男・熊沢喜久雄・石原邦・平田熙・石井龍一 1990. 稲学大成. 第二巻 生理編. 農文協, 東京. 321—331.
- 奥田東・高橋英一 1962. 作物に対する珪酸の栄養生理的役割について. 第8報水稻における珪酸吸収の特異性. 土肥誌 33: 217—221.
- 佐藤夷 1957. 稲の組織内デンプンに関する研究 第4報. 倒伏抵抗性に関与する一要素としてのデンプン含量 予報. 日作紀 26: 19.
- Truong, H.T., M. Hirano, S. Iwamoto, E. Kuroda and T. Murata 1998. Effect of top-dressing and planting density on the number of spikelets and yield of rice cultivated with nitrogen-free basal dressing. *Plant Prod. Sci.* 1: 192—199.
- Yoshida, T. and J. Takahashi 1962a. Studies on the metabolism in roots of lowland rice 2. *Soil Sci Plant Nutr.* 8: 34—38.
- Yoshida, T. and J. Takahashi 1962b. Studies on the metabolism in roots of lowland rice 3. *Soil Sci Plant Nutr.* 8: 122—126.
- Yoshida, S. 1981. Fundamentals of rice crop science. International Rice Research Institute, Laguna, Philippines. 1—251.

**Relationships between the Contents of Carbohydrates and Cell Wall Materials in the Stems of Rice during Grain Filling**: Mitsugu HIRANO, Junko UYEYAMA, TRUONG Hop Tac, Eiki KURODA and Takao MURATA\* (*Fac. of Agr., Iwate Univ., Morioka 020-8550, Japan*)

**Abstract**: Hitomebore, a popular rice variety in Tohoku, was cultured in 1997 by using standard practice (CON), the practice of nitrogen-free basal dressing with sparse planting (BNo), and BNo with the application of 200 gm<sup>-2</sup> of raw rice bran (RB). The contents of nonstructural carbohydrates (NSC), cell wall materials (ADF) and ash in stems (culms and leaf sheaths) were analyzed during the grain filling. The percentage of NSC based on dry weight was higher in BNo and RB than in CON, and also higher in the lower internodes than in upper ones. In contrast, the percentage of ADF was smaller in BNo and RB and in the lower internodes. The contents of ash whose main component is silica, showed that it was quite similar to that of ADF. The correlation coefficient between the percentages of ADF and NSC was negative, but between the percentages of ADF and ash it was positive and highly significant. The correlations for the amount of ADF per unit area with the amounts of NSC and ash were positive and highly significant. The dry weight of stems was closely correlated to the amounts of ADF, NSC, and ash. No correlation was noted with respect to their percentage.

**Key words**: Acid detergent fiber, Carbohydrates, Cell wall materials, Grain filling stage, Hitomebore, Rice, Silica, Stems.