



Title	水稻の鉄過剰障害対策に関する作物栄養学的研究
Author(s)	但野, 利秋; TADANO, Toshiaki
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 10(1), 22-68
Issue Date	1976-08-10
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/11883">https://hdl.handle.net/2115/11883</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	10(1)_p22-68.pdf



# 水稻の鉄過剰障害対策に関する作物栄養学的研究

但野利秋

(北海道大学農学部農芸化学科作物栄養学講座)

(昭和51年2月5日受理)

## Studies on the methods to prevent iron toxicity in the lowland rice

Toshiaki TADANO

(Laboratory of Plant Nutrition, Faculty of Agriculture,  
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

(Received February 5, 1976)

### 目次

第1章 緒論	22	行性	48
第2章 水稻の生育および鉄吸収・体内分布におよぼす培地鉄濃度の影響	31	実験II. 珪酸栄養状態と鉄吸収および地上部移行性	51
実験I. 生育にともなう乾物重と鉄含有率の変遷に対する培地鉄濃度の影響	31	実験III. 加里・鉄栄養を異にする水稻の鉄および加里吸収	52
実験II. 高鉄濃度処理直後における鉄の吸収と体内分布	33	実験IV. 土壌に生育する水稻の鉄吸収におよぼす加里施用の効果	54
実験III. 鉄の吸収および体内分布に対する培地鉄濃度の影響	35	考察	56
実験IV. 切断した主稈各葉位葉による鉄吸収	35	第5章 総合考察	59
実験V. 各生育時期における高鉄濃度培養液からの鉄の吸収と地上部移行	36	要約	63
実験VI. 生育にともなう根の水および鉄吸収能の変遷	36	引用文献	64
考察	37		
第3章 高鉄濃度培地における水稻の鉄吸収・地上部移行制御機作	38		
実験I. 水吸収と鉄吸収との関係	38		
実験II. KCNが鉄吸収および地上部移行におよぼす影響	39		
実験III. 高濃度NaClが鉄の吸収および地上部移行におよぼす影響	41		
実験IV. 根の部位別水および鉄吸収	43		
考察	46		
第4章 水稻の無機栄養状態が鉄吸収および地上部移行におよぼす影響	48		
実験I. 要素欠乏水稻の鉄吸収および地上部移行			

### 第1章 緒論

水稻は湛水状態の土壌で栽培される点に特徴がある。湛水状態下では土壌溶液中の鉄濃度が畑状態の場合に比べて著しく高いことが多い。そのために、畑作物では特殊な条件下においてしか問題にならない鉄過剰症が水稻ではしばしば問題になる。

すなわち、鉄過剰症の問題は水稻に特異的な課題であり、この問題の解明は水稻栽培における土壌管理技術確立のために極めて重要である。それ故、これまでにこの課題に関する研究が多数実施されて来たが、問題が複雑なために、必ずしもその本質が解明されるに至っていない。

そこで、著者は水稻の鉄過剰症に関して、特に根における鉄排除能と根から地上部への鉄移行制御機作に重点を置いて研究を実施し、その側面から鉄過剰症の対策技術を考求せんとした。

研究実施に先立ち、この課題と関連するこれまでの研

究結果を総合的に検討する必要があると考え、以下に既往の知見の概要を紹介しつつ、残された問題点を指摘する。

### 1) 湛水土壤の土壤溶液中鉄濃度

土壤を湛水状態下におくと還元が進行する。高井ら<sup>107)</sup>は、この還元が微生物の代謝の結果であることを明らかにし、その過程を次の3段階に類型化している。

第1段階： 酸素を消費する好気菌あるいは通性嫌気菌が活動する段階。

第2段階： 通性嫌気菌、次いで嫌気菌による醗酵が行なわれる段階。この段階で硝酸、酸化マンガ、酸化鉄の還元が起る。

第3段階： 第1、第2両段階の進行にともなって生成集積した炭酸、有機酸、アルコールや硫酸を代謝基質とするメタン菌、硫酸還元菌等の厳正嫌気菌が活動する段階。

高井ら<sup>108)</sup>は、さらにこのような微生物の活動にともなって土壤では湛水後短期間で酸素が消失し、ひきつづき硝酸が消失し、これらの2過程と同時あるいは若干遅れて鉄の還元が開始され、これら3種の反応が進行する過程において Eh の下降、pH の上昇がほぼ終了し、炭酸ガスとアンモニアの旺盛な生成が行なわれ、その後硫化物、水素、メタン、有機酸の生成が開始することを報告した。

YAMANE<sup>135)</sup>は、湛水後酸素の消失が非常に早く起ることを認めているが、炭酸ガス生成量とメタン生成量の時期的変動は高井の報告とは逆の関係にあり、炭酸ガス発生量が多い時期にはメタン生成量が少なく、少ない時には多くなることを示した。したがって、高井ら<sup>107)</sup>によって典型的に示された3段階の微生物代謝過程は、ある程度並行的に進行すると理解することが出来よう。

YAMANE ら<sup>136,137)</sup>は、さらに土壤中に可溶性糖がある場合、湛水後1日以内に急激な水素の生成が起り、水素の生成が終了してからメタン生成が行なわれることを明らかにしている。

湛水後における土壤の Eh 低下が微生物代謝の結果であるとすれば、土壤有機物によってそれが影響されることは当然予測される。塩入ら<sup>96)</sup>は、湛水前に土壤を乾燥すると湛水後の Eh 低下が促進されることを認め、Eh の低下速度は、易分解性有機物の量と関連していると考えた。高井<sup>106)</sup>は、土壤に添加する有機物として緑肥と厩肥を比較し、緑肥を添加した場合の方が Eh の低下が著しく、有機酸およびメタンの生成量が多いことを認め、易分解性有機物が微生物の代謝源となることを示し

た。また、GOTOH ら<sup>30)</sup>は、Eh の低下とともに  $Mn^{2+}$ 、 $Fe^{2+}$ 、および  $S^{2-}$  の生成量が増加して行くが、これらの生成量および Eh の低下の程度はいずれも有機物の施与量を増すことによって大きくなることを認めた。このように、土壤中の有機物特に易分解性有機物が土壤の Eh 低下をもたらすことについては議論の余地はない。

一方、土壤中に存在する酸化鉄としては、hematite ( $\alpha-Fe_2O_3$ )、maghemite ( $\gamma-Fe_2O_3$ )、goethite ( $\alpha-FeOOH$ )、lepidochrochite ( $\gamma-FeOOH$ )、hydrated ferric oxide ( $Fe(OH)_3 \cdot nH_2O$ ) などが知られている<sup>75)</sup>。これら酸化鉄中では hydrated ferric oxide が最も不安定であり、水に溶けやすい<sup>92)</sup>が、その溶解積は  $10^{-37.4}$ <sup>26)</sup> で極めて小さい。したがって、酸化鉄の畑状態下における鉄濃度は著しく低い。また、この  $Fe(OH)_3$  系における溶解鉄濃度は pH によって強く支配され、pH が高い程低くなる。

土壤を湛水条件下におくと、3価鉄は還元されて2価鉄になり、2価鉄化合物の溶解度は3価鉄化合物のそれより高い<sup>85)</sup> ために、土壤溶液中の鉄濃度は上昇する。このような鉄濃度の上昇が土壤の Eh の低下とともに起こることは大杉<sup>81)</sup> が1934年に既に示している。

湛水後において、高井ら<sup>107)</sup> が示した上記各段階の展開にともない土壤の Eh は変化して行くが、この Eh に対しては鉄化合物の影響が大きいと考えられている。すなわち、PONNAMPERUMA ら<sup>89)</sup> は32の土壤を用いて湛水後17週にわたってその土壤溶液の Eh、pH および  $Fe^{2+}$  濃度を測定した結果、Eh が鉄系によって支配されており、特に  $Fe(OH)_3-Fe^{2+}$  系は湛水全期間にわたって Eh に影響を及ぼしており、 $Fe_3(OH)_8-Fe^{2+}$  及び  $Fe(OH)_3-Fe_3(OH)_8$  系は土壤溶液中の  $Fe^{2+}$  濃度が最高になった後の段階で強い影響を及ぼすという結論に達している。

また、久馬ら<sup>54)</sup> は湛水条件下では普通炭酸ガス分圧は  $0.8 \times 10^{-3}$  atm. 以上であり、この分圧下では土壤の Eh は  $FeCO_3-Fe(HCO_3)_2$  系に主として支配されることを理論的に示している。

湛水土壤中の土壤溶液中鉄濃度の実測値について見ると、PONNAMPERUMA<sup>86)</sup> は湛水後4週間以内に強酸性土壤で300 ppm 以上、微アルカリ性土壤では30 ppm 弱の  $Fe^{2+}$  濃度になることを示し、TANAKA ら<sup>118)</sup> は硫酸塩酸性土壤を30日間35°C で湛水条件下に放置すると、土壤溶液中鉄濃度が1690 ppm にも達することを認めた。さらに PONNAMPERUMA ら<sup>88)</sup> は水稻の生理病が発現した土壤の土壤溶液中鉄濃度は、湛水後65日目に525 ppm にも達することを報告している。

このように、土壤溶液中の鉄濃度は土壤の還元が進むにつれて上昇するが、今  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ ,  $\text{Fe}(\text{OH})_2$ ,  $\text{Fe}_3(\text{OH})_8$ , および  $\text{FeCO}_3$  が土壤中に存在する場合に予想される最

高鉄濃度をそれらの溶解積から算出すると次表の如くである。

固相	溶解積	CO <sub>2</sub> 分圧 (atm.)	ppm Fe					
			pH					
			3.0	4.0	5.0	6.0	7.0	8.0
$\text{Fe}(\text{OH})_3$	$10^{-37.4}$ <sup>26)</sup>		2.22	$2.22 \times 10^{-3}$	$2.22 \times 10^{-6}$	$2.22 \times 10^{-9}$	$2.22 \times 10^{-12}$	$2.22 \times 10^{-15}$
$\text{Fe}(\text{OH})_2$	$6.4 \times 10^{-18}$ <sup>85)</sup>		$3.57 \times 10^9$	$3.57 \times 10^7$	$3.57 \times 10^5$	3570	35.7	0.36
$\text{Fe}_3(\text{OH})_8$	$6.4 \times 10^{-18}$ <sup>87)</sup>		$1.04 \times 10^{23.3}$	$1.04 \times 10^{20.7}$	$1.04 \times 10^{18}$	$1.04 \times 10^{15.3}$	$1.04 \times 10^{12.7}$	$1.04 \times 10^{10}$
$\text{FeCO}_3$	$3.5 \times 10^{-11}$ <sup>85)</sup>	$10^{-3}$	$2.86 \times 10^9$	$2.86 \times 10^7$	$2.86 \times 10^5$	2860	28.6	0.29
$\text{FeCO}_3$	$3.5 \times 10^{-11}$ <sup>85)</sup>	$10^{-2}$	$2.86 \times 10^8$	$2.86 \times 10^6$	$2.86 \times 10^4$	286	2.86	0.03

すなわち酸化的な畑状態で主要な系である  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  から溶け出すことが出来る鉄濃度は pH 3.0 の場合でも最高 2.2 ppm Fe であり、pH 6.0 では  $2.22 \times 10^{-9}$  ppm Fe にすぎない。それに対し、湛水状態で還元が進んだ場合  $\text{Fe}(\text{OH})_2$  系に鉄濃度が支配されると仮定すると、土壤溶液中の鉄濃度は pH 6.0 で 3570 ppm Fe と高く、pH 7.0 でも 35.7 ppm になることが可能である。また、PONNAMPERUMA ら<sup>89)</sup> が述べているように  $\text{Fe}_3(\text{OH})_8$  が支配系であると仮定すると、鉄濃度はさらに高くなる。さらに、 $\text{FeCO}_3\text{-Fe}(\text{HCO}_3)_2$  系が鉄濃度の支配系である場合にも pH 6.0 で CO<sub>2</sub> 分圧が  $10^{-3}$  atm. の場合 2860 ppm Fe, CO<sub>2</sub> 分圧が  $10^{-2}$  atm. に上昇しても 286 ppm Fe と高い。

## 2) 鉄過剰と関連する水稻の生理障害

鉄過剰と関連があると報告されている水稻の生理障害を以下に列記する。

**Bronzing:** セイロン南西部の多雨地帯に分布する低湿水田に出現する水稻生理病で、症状は下位葉先端に小さい褐色斑点が現われ、次第に基部におよび、激しい場合には、この症状が上位葉にまでひろがる。罹病葉の色は品種によって異なり、紫色、オレンジ色、黄褐色、赤褐色、褐色、紫褐色など多岐にわたる<sup>121)</sup>。この生理病には2種類のタイプがあり<sup>83)</sup>、第1のタイプは台地を形成するラテライト土壤に隣接する砂土で、移植後1~2週間頃に発現し、第2のタイプは移植後1~2カ月頃、特に硫酸追肥直後に現われるもので、泥炭質あるいは沼沢地に発現することが多い。

Bronzing の発現要因としては、鉄過剰であるという説<sup>40,88,116)</sup> と、アルミニウム過剰であるという説<sup>82,83)</sup> の2説があるが、アルミニウム過剰説には実験的根拠が乏しい。PONNAMPERUMA ら<sup>88)</sup> は Bronzing の発現強度

と湛水土壤溶液中の  $\text{Fe}^{2+}$  濃度との間に密接な関係があると報告し、この生理病の対策として  $\text{Fe}^{2+}$  濃度を低下させるような方法、例えば石灰施用が有効であることを提言している。一方、INADA<sup>40)</sup> は Bronzing の発現と土壤の10% Na-acetate 可溶性鉄含量の間には明瞭な関係が認められないが、100 ppm 及び 200 ppm  $\text{Fe}^{2+}$  の鉄濃度培養液で水稻を培養すると、根の赤色化あるいは黒色化と葉の変色がおこること、さらに、Bronzing 発現土壤溶液中の Sulfide 濃度は 9 ppm にも達すること、また、Bronzing が発現しない土壤に硫黄を添加すると Sulfide 濃度が上昇し、Bronzing が発現することを示した。次いで TANAKA ら<sup>116)</sup> は、水稻を高濃度の鉄溶液で生育させた場合に認められる症状は Bronzing と同じ症状であることを示し、その症状が発現する限界鉄濃度は培養液の pH、水稻の生育段階、品種やおそらくはその栄養状態によって異なると示唆し、供試した水稻品種に Bronzing が生じた最も低い培養液中鉄濃度は pH 3.7 で 100 ppm であったと報告している。

**赤枯 I 型:** 日本における赤枯には I, II, および III 型があるといわれる。赤枯 I 型は排水不良な砂質水田、黒泥または沼沢地に発生し、加里の施用で回復する。葉色は最初暗緑色になり、その後赤褐色の斑点が下位葉の先端部に現われ、次第にその症状は葉全体に広がって行き、先端部から枯死する。根は砂質土壤では明褐色に、黒泥および沼沢地では暗赤褐色になり、多くの場合黒根または腐根が発生する。

II 型は排水不良の黒泥や沼沢地に発生し、葉の中肋および葉縁が最初黄化し、次いで赤褐色斑点がその部分に現われ、その後葉全面にわたって赤褐色部分がひろがる。根は赤褐色または暗赤褐色になり、しばしば黒根または腐根を生じる。単に加里施用だけではこの型の生理

障害を阻止することは出来ない。

III型は赤色重粘土壤、火山灰土壤、または腐植質火山灰土壤の新しく開田した水田に発生する。この生理障害は開田第1年目に最も激しく現われ、2~3年後に現われなくなる。症状としては、最初小さな褐色斑点が下位葉の先端に現われる。その斑点は次第に葉全面に広がって行き、葉色は黄褐色または褐色になり、最終的に葉は枯死する。この型も加里施与ではなおらない<sup>5,6)</sup>。

これらの生理障害の原因究明のために多くの研究が行なわれたが、II型については田中ら<sup>120)</sup>により、少なくともその一部は土壤の高pHと関連した亜鉛欠乏であることが明らかにされ、III型についてはTENSHOら<sup>122, 123)</sup>およびWATANABEら<sup>131)</sup>によって、土壤の還元にともなって溶出する添素イオンによる沃素過剰症であることが明らかにされた。

I型の原因については未だ明確な結論が得られていないが、加里無施与、酪酸および硫化水素の添加<sup>10)</sup>、澱粉添加<sup>9)</sup>、温水灌水<sup>9)</sup>はすべてI型の発現を助長し、澱粉の添加は水稻体中の鉄含有率を増加させ、加里、マンガ含有率を減少させる<sup>9)</sup>ことが知られている。したがって、何らかの枝作で鉄の過剰が関与していると考えられさらに検討を必要とする。

**秋落ち：** 日本および韓国にしばしば発生する水稻の秋落ちは次のような症状を呈する。初期生育は旺盛または正常であるが、出穂期前後から次第に衰えてくる。葉は下位葉から一枚一枚枯死して行き、稈および穂の色が汚くなる。胡麻葉枯病が常に認められ、根は退白灰色、あるいは黒色となり、しばしば腐れを伴なう。有効茎部合、稈長、穂長、稔実歩合、粒わら比はいずれも低下する。秋落ち発現地の土壤型には次の2種類がある。

(1) 花崗岩または類似の母岩に由来する砂質の排水のよい老朽化水田土壤。

(2) 排水不良の有機質土壤。

老朽化水田土壤は表層から下層への鉄、マンガ、燐、加里、苦土などの溶脱によって特徴づけられ、分析結果は遊離鉄、還元性マンガ、有効態珪酸、塩基置換容量がいずれも低い値を示す。日本では、秋落ちは一般に西南暖地に認められ、夏季の高温は秋落ちを促進すると考えられている<sup>6)</sup>。

秋落ちの原因については非常に多くの研究がなされているが、老朽化水田土壤における原因は、溶脱によって土壤の加里、マンガ、苦土、珪酸などの供給が少ない<sup>59)</sup>上に、硫酸根を含む肥料を施与することによって生育中期に遊離の硫化水素が発生し、これが水稻根の機能

を低下させて加里、マンガ、珪酸などの吸収をさらに低下させる<sup>65)</sup>ことによると考えられている。また、硫酸の還元によって硫化水素が生成しても活性鉄が充分にあれば直ちに鉄と結合して、硫化鉄として沈澱するために害がないが、老朽化水田土壤では活性鉄が少ないために硫化水素が発生しやすいと考えられている<sup>59,60)</sup>。しかし、TANAKAら<sup>117)</sup>は高濃度の鉄溶液中にSulfideが添加された場合、水稻による鉄吸収が促進されることから、添加されたSulfideが全部FeSとして沈澱するわけではなく、その一部はSulfideイオンとして溶存し、根の機能を阻害し、鉄過剰吸収の促進をもたらすと考え、湛水土壤中では2価鉄およびSulfide濃度が共に上昇する場合に鉄過剰症が起り易い可能性を論じている。実際、韓国に広く分布する秋落ちの主要因は鉄過剰症であるという報告<sup>84)</sup>もあり、老朽化水田土壤における秋落ちの原因として鉄過剰症が関与している可能性は非常に大きい。

排水不良の有機質土壤における秋落ちの原因の一つとして、蟻酸、酪酸、プロピオン酸、酪酸などの有機酸による生育阻害が指摘されている<sup>66,68)</sup>。瀧島ら<sup>109,112)</sup>によると、泥炭土壤溶液中有機酸濃度は7月下旬から8月上旬に最高濃度になり、その最高濃度は酪酸 $1 \times 10^{-4}$  N、酢酸 $1.6 \times 10^{-3}$  N、蟻酸+フマル酸 $3.6 \times 10^{-4}$  N、乳酸+コハク酸 $0.5 \times 10^{-4}$  Nという。また、生育時期別の水稻の新根発生および新根伸長に及ぼす酪酸の阻害作用は、移植期、分けつ期、および出穂期により顕著に認められ、 $1 \times 10^{-4}$  Nで既に軽い阻害作用を示す<sup>111)</sup>。さらに、水稻幼植物に対する酪酸の生育阻害も $1 \times 10^{-3}$  Nで著しく、各要素吸収の中で特に燐、加里および珪酸の吸収が抑制されることが示されている<sup>111)</sup>。瀧島らはまた、秋落ちが発生する泥炭質湿田における水稻の根系障害の発生と作土または泥炭層における $Fe^{2+}$ 、 $S^{2-}$ 、および有機酸の濃度上昇との間に強い対応性を認めており、この種土壤においても老朽化水田土壤の場合と同様に、秋落ちに対して鉄過剰が関与している可能性がある。

**于拓土壤の酸性化にともなう生育障害：** 塩成干拓土壤および海水の影響下にあった湖成干拓土壤においては、干拓当初ナトリウムおよびマグネシウム塩が多量に集積しているのが特徴的であり、また、しばしば多量の硫化物を集積している<sup>138)</sup>。これらの土壤においては、干拓年次が進むにともなって塩基の溶脱が進み、同時に硫化物の酸化が進行するために、当初中性ないしアルカリ性であった土壤pHは強酸性になり、いわゆる硫酸塩酸性土壤となる<sup>71,72,138)</sup>。そして、そこに栽培される水稻は

著しい生育障害をうける<sup>72,118)</sup>。

TANAKAら<sup>118)</sup>はこの種土壌における水稻の生育障害の原因を検討し、アルミニウムは湛水によって土壌溶液中の濃度が低下し、水稻にアルミニウム過剰症をもたらすに至らず、マンガンの体内含有率も高まらないのに対し、土壌溶液中の鉄濃度は湛水によって著しく高くなり、体内含有率も極めて高いことから、硫酸塩酸性土壌における生育障害の主要な原因を鉄過剰症に帰している。また、村上<sup>72)</sup>も鉄過剰症が主要な原因であるとしている。

干拓当初の塩濃度が高い土壌を湛水した場合の鉄吸収に関する研究は認められないが、TANAKAら<sup>115)</sup>は南部ヨーロッパに分布する水稻栽培地帯の調査結果から、土壌溶液中に NaCl と 2 価鉄が共に高濃度で存在する場合、水稻の生育が阻害される可能性を指摘している。

### 3) 鉄吸収の機作

植物根によるイオン吸収の機作に関してはこれまでに著しく多数の研究が行なわれて来たが、未だ充分には解明されていない。しかし、それらの結果を総合すると、積極的吸収と受動的吸収の 2 種類の機作が存在すると推論される<sup>25)</sup>。

積極的吸収においてはエネルギーを消費して吸収が行なわれるのであって、そのエネルギーは根の好気呼吸によって生産される。このことは、培地に対する酸素の供給<sup>32,98)</sup>、培地温度<sup>41,105,124)</sup>、呼吸阻害剤の添加<sup>33,41,57,67)</sup>などがイオン吸収におよぼす影響を検討した諸実験結果から明らかである。しかし、作物根がエネルギーをどのような機作によって利用してイオンを吸収しているかについては現在のところ未だ推論の域を脱していない。

一方受動的吸収にはイオン置換と拡散の両者が考えられている。作物がカチオン置換能を持つことは DRAKEら<sup>23)</sup>や位田ら<sup>39)</sup>を始めとする多くの研究者によって示されており、この置換能によるカチオンの置換吸着がカチオン吸収において果す役割についても種々の議論がなされている<sup>13,25)</sup>。拡散については、植物根には外溶液が自由に入出入り出来る部分があることが知られており、HOPEら<sup>36)</sup>はこれを“apparent free space”と名付け、さらに SUTCLIFFE<sup>99)</sup>は“apparent free space”は“water free space”と“Donnan free space”とからなると考えている。EPSTEIN<sup>24)</sup>によると、この“apparent free space”の容積は、大麦根の場合には全容積の 23%にも達するという。

さて、地上部において蒸散作用がおこると、根における水吸収が促進され、それにもなつて水に溶存してい

るイオンの吸収も促進される<sup>37,38,44,47)</sup>が、水吸収の増加にともなうイオン吸収の増加機作としては 2 通りの機作が提唱されている。すなわち、HYLMÖ<sup>37,38)</sup>は水吸収とイオン吸収の間に直線的な比例関係を認め、蒸散の増加によって Xylem 中への水のとりこみが増加するが、その水に溶存するイオンもエネルギーを消費することなく、Xylem 中へ受動的に吸収されると考察している。このような仮説は大麦根の基部では <sup>32</sup>P が受動的に吸収されて、培地から直接地上部へ達しうることを示した WIEBE および KRAMER<sup>132)</sup>の実験結果によっても支持される。一方、BROUWER<sup>12)</sup>は水吸収の増加にともなうイオン吸収の増加は、蒸散量の増加によって Xylem 中に引圧を生じ、これが水吸収を増加させるとともに、イオンの積極的吸収をも増加させることによるとした。Xylem 中へのイオンのとりこみが積極的な機作によっても行なわれることは、水吸収速度が遅い時には Xylem 中のイオン濃度が培地中の濃度より高濃度になるという実験結果<sup>94)</sup>から確かであると考えられる。しかし、その後、培地中イオン濃度が低い場合には、水吸収とイオン吸収の間に関係が認められず<sup>35)</sup>、高濃度の場合にのみ、水吸収の増加にともなうイオン吸収が増加することが示された<sup>94)</sup>。したがって、mass flow によって受動的に Xylem 中へイオンがとりこまれる機作の存在は明らかであり、低濃度の場合に水吸収とイオン吸収の間に関係が認められないのは、積極的吸収による吸収量が mass flow によって吸収される量に比して著しく多いことに起因すると考えることが出来よう。

一方、上述したようなイオン吸収と関連し、作物根は培地中イオン濃度が高濃度になった場合には、これが根に入らないように排除する機能を持つことが示されている<sup>114)</sup>。したがって、培地中イオン濃度が高い場合に主要な吸収機作となる水吸収にともなうイオン吸収は、培地中イオン濃度がある一定濃度以上になった場合には、水よりも遅い速度で行なわれることになると考えられる。さらに、イオン排除能が発現される限界培地濃度は、イオンの種類によって異なることも示されている<sup>114)</sup>。

稲の鉄吸収に関する研究を見ると、鉄吸収力は他作物に比べて弱いことが古くより指摘されて来た。湛水条件下では、土壌の還元にともない Fe<sup>2+</sup>濃度が上昇するために、陸稲や他の畑作物に比べて水稻の鉄欠乏症はあまり問題にならない。しかし、根の 2 価鉄酸化力のために水稻は鉄欠乏症にかかりやすいとも考えられる<sup>102,119)</sup>。

TANAKAら<sup>119)</sup>は培養液の pH が鉄欠乏症発現におよぼす影響を検討し、添加 Fe<sup>2+</sup>濃度が 10 ppm Fe 相当の

場合、pH 4~6の間では正常な生育をするが、pHが高くなるにつれて根による鉄の酸化が強まり、根の鉄保持力が増加し、また、地上部への鉄の移動も困難になり、pH 7以上では、上位葉にクロロシスがおこることを示した。

また、GILEら<sup>28,29)</sup>は陸稲は石灰クロロシスを起しやすいため、その原因が稲では鉄吸収力が弱いためであると考え、さらに、培養液のpHや鉄源の形態がクロロシス発現におよぼす影響を調べて、石灰クロロシスがカルシウムの過剰や培養液の塩基性反応そのものによるのではなく、高pHにともなう鉄濃度の低下に起因すると報告している。

したがって、pH上昇によるクロロシス発現の作中には水稲根の酸化力上昇と土壤溶液の鉄濃度低下の両面が関与していると考えられるのであるが、還元的な湛水土壤条件下では、pHが高くて鉄濃度自体が水稲の鉄要求量を満たさない程低下することは稀であると推測されよう。

高城<sup>103)</sup>はpH 6.7の合成土壤培地で鉄濃度を低く保って稲を培養した場合、土壤水分の増加にともなって葉身のクロロフィルおよび鉄含有率が低下し、上位葉に鉄クロロシスが発現すること、および、鉄とクロロフィル含有率の間には直線的な正の相関があることを認め、土壤水分を増加して行った場合におこる稲のクロロシスは葉身における鉄含有率の低下によるものであり、その原因は土壤水分の増加による根における鉄吸収の低下にあると考えた。さらに、高城<sup>103)</sup>は高pHの水耕条件下で認められる鉄クロロシスは、断水処理や液面低下処理によって軽減されることから、このような効果は処理実施中における根面の沈着鉄の溶解、吸収に起因するものであり、この鉄溶解は根から分泌されるキレート物質によってなされると考え、これを実証しつつある<sup>104)</sup>。

一方、三井<sup>70)</sup>は13種類の作物を用いて、それらの硝酸還元力を調べた結果、どの作物にも硝酸還元力が認められ、その強さはいずれも開花期前後に最高になること、水稲根の還元力は小麦や大麦根に比べると小さいことを示した。作物根の還元力が低鉄濃度の場合に $Fe^{3+}$ に働きかけて、これを $Fe^{2+}$ にする可能性についてもBROWNら<sup>16~18,34)</sup>が大豆を用いて明らかにしている。

このような実験結果から、水稲根は培地中の鉄濃度がきわめて低い場合には難溶性鉄塩を溶解する物質を根から放出したり、根の還元力によって $Fe^{3+}$ を $Fe^{2+}$ に還元することによって培地中鉄濃度を高めることが推測される。

一方、高鉄濃度培地に対する水稲の適応性が他作物に比べて著しく高いことも、一般に経験されている所である。

このような水稲の特異性は根の酸化能との関係で論ぜられている。すなわち、水稲は酸素を根から外部へ放出し、その酸素が $Fe^{2+}$ を酸化して難溶性の $Fe^{3+}$ にし、根に対する鉄の侵入を低下させると考えられている。

三井<sup>59)</sup>は水稲幼植物根によるleucomethylen blueの酸化を観察した結果、一次根だけでなく二次根の生長点および伸長中の部位で、特に著しい酸化を認めた。熊田<sup>52)</sup>は、極微量の酸素の存在によって発光する性質を持つ発光バクテリアを1.5%寒天培地に加え、そこに水稲幼植物の根を挿入して、寒天表面は1cmの流動パラフィンで覆った。これを暗所に放置すると、30分後には寒天培地と流動パラフィンの界面ならびに根系で発光が認められ、この発光は6時間後においても明瞭であった。この実験結果から、熊田は根の酸化力の少なくとも一部は根から分泌される酸素ガスによるものであると推定している。熊田<sup>52)</sup>はさらに、水稲を湛水状態にした根箱で生育せしめ、根の生育を観察した結果、まず、水稲根の伸長帯付より根の基部にむかって水酸化鉄様黄色沈澱が根に直接附着することなく根と水層をへだてて生じ、さらに時間がたつと酸化帯の色は順次濃くなり、黄色より橙黄色化し、赤色を混えるに至り、遂には赤褐色になることを認め、これらの沈澱は $Fe^{2+}$ が根から出る酸素によって酸化されて出来たものであると報告している。

根から放出される酸素の給源については、1940年、VAN RAALTE<sup>127)</sup>は稲の根組織中のガスを分析して、2.1~14.0%の酸素、1.9~6.9%の炭酸ガスを含むことを認め、さらに培地中の酸素が微生物によって消費しつつも、そこに生育する稲の根の中には3%の酸素が含まれていることから、地上部から根に酸素が移動すると考えた。

有門<sup>2)</sup>は湛水下に生育する6種類の作物と5種類の畑作物を供試して、それらの根を基部から1cmのところまで切除し、茎葉をつけたままの根部の密閉容器に移して容器を減圧にし、根の切断面から気泡が出始める時の気圧を測定した。その結果によると、畑作物の平均通気圧は23.0 cmHgであるのに対し、湛水下に生育する作物のそれは2.62 cmHgであることを認め、このような差異は湛水下で生育する作物においては畑作物に比べて破生通気組織の発達程度が大きいことに起因することを示した<sup>3)</sup>。

山田<sup>133)</sup>も、水稲体内各部位に含有される酸素濃度

を測定した結果、酸素濃度は葉身>葉鞘>根の順になり、光合成によって発生した酸素の一部はただちに破生通気組織を通して根に送られると説明している。

JENSEN ら<sup>44)</sup> や BARBER ら<sup>11)</sup> は  $O^{18}$  あるいは  $O^{15}$  を含む空气中に水稻の地上部において、根部に対するこれらの移動量を測定し、 $O^{18}$  あるいは  $O^{15}$  が地上部から根部へ明らかに移動すること、さらに、とうもろこしや大麦より水稻においてその移動量がはるかに大きいことを認めた。

このようにして地上部より根に送られた酸素は、根で好気呼吸に使用され、さらにその一部は直接根の外部に放出されると考えることが出来る。

この酸素の根よりの放出については、酸素が一度分子状酸素でない形態となり、その後放出される場面も考えられている。すなわち、三井らは水稻根中には acetic acid の他に formic acid, oxalic acid, glycolic acid も存在することを明らかにし<sup>69)</sup>、このことから、水稻根中には“Glycolic acid pathway”が存在することを推定した<sup>64)</sup>。そしてまた、水稻根中には catalase や peroxidase が存在することを認め、これらの酵素が“Glycolic acid pathway”で生じる  $H_2O_2$  を  $H_2O$  と  $O_2$  に分解し、この酸素が根の外に放出されて酸化力を発揮すると考えた<sup>64)</sup>。

さらに、根には酸素による2価鉄の酸化を促進する酵素系が存在することも指摘されている。すなわち、YAMADA ら<sup>134)</sup> は水稻根を摩砕して得た extract は  $Fe^{2+}$  の  $Fe^{3+}$  への酸化を促進する能力を持つことを認めた。そして、この能力は KCN,  $NaN_3$  や  $100^\circ C$  加熱によって阻害され、p-nitrophenol や diethyl dithiocarbamate によっては影響されないこと、アセトンなどを用いて粗酵素を抽出出来ることなどから、この水稻根の  $Fe^{2+}$  酸化促進能を酵素作用に帰し、この酵素は一種の peroxidase か、ある種の鉄酵素であると推定した。

以上のような諸研究から、光合成で生じた酸素の一部が空气中的酸素あるいはその両者が葉を出発点として茎を通して根へ移動して行き、根からその一部が酸素以外の何等かの酸化物質が外部へ放出され、これが培地中の2価鉄を難溶性の3価鉄化合物にすることによって、根に対する高濃度鉄の侵入を防いでいると考えることが出来る。

さらに、根の中に侵入した2価鉄の一部も根組織内で酸化されて3価鉄化合物として沈澱すると予測され、このような根内外における酸化力の発揮が湛水によって培地中の鉄濃度が高くなった場合でも、その濃度が著るし

く高くならない限り、水稻がほぼ正常に生育出来る原因の一つであると推測される。

#### 4) 鉄過剰症とその発現

水稻を水耕培養して、その培養液中の鉄濃度を高めると、ある濃度以上で稲の生育が異常になり減収する。田中ら<sup>116)</sup>によると、栄養生長期に培養液中の  $Fe^{2+}$  濃度を高めると、葉は巻き上り、褐色になって死に至る。この現象は下位葉から始まり、順次上位葉へと上昇して行く。穂朶期から出穂期にかけて鉄濃度を高めると、ある品種ではまず下位葉に褐色の斑点が生じ、日がたつにつれてこの斑点は大きくなり、葉全面に広がり遂には死に至る。また、ある品種では下位葉の先端がまず黄化し、その後褐色斑点が生じて同様に葉全面に広がって行くと云う。なお、栄養生長期の場合は培養液中  $Fe^{2+}$  濃度が 75 ppm で生育が大きな障害を受け、150 ppm では全く生育しなかった。また、生育後期に葉に過剰症が認められた最低濃度は pH 3.7 で 100 ppm Fe であったが、500 ppm Fe 以上の場合もあったという。

水稻に生育障害をおこす鉄の限界濃度に関しては、石塚ら<sup>42)</sup> は培養液に  $FeCl_3$  として 10 ppm Fe 以上加えた場合に生育障害がおこると報告し、馬場<sup>4)</sup> は 45 ppm Fe 相当の  $FeSO_4$  を培養液に添加すると根腐れが激化し、一穂穎花数および稔実歩合が減少して子実収量が著しく減少することを認めた。また、AIYER<sup>1)</sup> は  $Fe^{3+}$  50 ppm 以上で生育阻害がおこるとしている。このように、研究者によってその限界濃度が異なっているのは、水耕法のちがいや、実験を行なった場所の気象条件、用いた品種のちがいなどによって考えられよう。しかし、これらの実験結果から、水耕培養条件下で水稻生育に障害をもたらす鉄の限界濃度は 100 ppm Fe 以下であると推論される。

このような高鉄濃度に起因する水稻の生育障害が湛水土壤条件下でもおこることは前述の通りであるが、土壤溶液中の  $Fe^{2+}$  濃度が上昇しても水稻に生育障害が発生しない例も認められている。たとえば、高城<sup>101)</sup> は土壤に稲わらを添加して湛水状態に保った場合、土壤溶液中の  $Fe^{2+}$  の濃度は盛夏に 500 ppm に達したにも拘らず、そこに生育する水稻は当初根系の発達不良を示したのみで、終局的には殆んど異常を示さず、収量は稲わらを添加しないものに比べてやや増加したと述べている。また DE and MANDAL<sup>22)</sup> は硫酸第1鉄を土壤に添加することによって、湛水土壤溶液中の鉄濃度を最高時の濃度で 920 ppm にまで高めても、葉の色が濃くたっただけで最終的な茎葉重および子実重には影響がなかったと報告し

ている。したがって、湛水土壤条件下では土壤溶液中の鉄濃度と鉄過剰による水稻生育の阻害とは、必ずしも対応しない場合があると見ることが出来る。

一方、TANAKA ら<sup>116)</sup>は水稻根の先端を切って、もとの長さの2/3 および1/2 にして鉄溶液中につけると、鉄吸収は低濃度の場合には殆んど変わらないが、高濃度の場合には著るしく増加して鉄過剰症が発現することを認めている。さらに、TANAKA ら<sup>117)</sup>は培養液中に  $H_2S$  と過剰の  $Fe^{2+}$  を加えた場合に  $FeS$  の沈澱が生成するが、それでも根の呼吸は阻害され、さらに鉄吸収が増加することを示した。このような事実はまた、 $H_2S$  前処理をした場合にも認められた。これらの結果から、培地中の  $Fe^{2+}$  濃度が高い場合でも、添加した  $S^{2-}$  は  $FeS$  として完全には沈澱せず、その一部は根の機能を低下させて鉄過剰吸収をもたらすことを示し、さらに、このようなことが水田土壤でも実際に起こる可能性が考えられると論じている。

次に、水稻の鉄過剰に対する感受性が生育時期によって異なることが指摘されている。瀧嶋<sup>110)</sup>によると、水稻根の発生および伸長に対する高濃度鉄の影響は水稻の生育時期によって異なっており、特に分けつ初期と出穂期に阻害が著るしいと云われる。また、馬場<sup>7)</sup>も分けつ最盛期と穂朶期から出穂期にかけての阻害が著しいことを認めている。さらに、岡島<sup>76)</sup>は水稻根の *esculin* および  $H_2S$  酸化能を分けつ期、節間伸長開始期、出穂開花期の3時期に測定して、出穂開花期に最も小さく、分けつ期に最も大きいことを示した。また、分けつ初期から登熟期まで5時期に分けて *esculin* 酸化能を測定した結果では、分けつ初期にやや低く、幼穂分化期頃が最高であり、その後低下して行って出穂期から登熟期にかけて最低となったとしている。

以上記述して来た所から、培地中の鉄濃度が同一であっても、根の機能を阻害する物質の存否や、水稻の生育時期によって鉄過剰症発現の程度に差が生じることは当然予測される所である。

鉄が過剰に体内に吸収された場合、いわゆる鉄過剰症が発現するが、その枝作についてもある程度研究が進められている。

植物組織が、ある種の病菌に侵されると褐変現象が起り、その際、呼吸が増大する<sup>125)</sup>。この呼吸の増大は必ずしも ATP の生産と共役しない能率の悪いものと考えられ、爪谷<sup>125)</sup>は *uncoupler* を用いて黒斑病甘藷においてこのことを明らかにし、鈴木<sup>100)</sup>は紫紋羽病甘藷においてパストゥール効果の消失からこの点を論じている。ま

た、このような組織においては *peroxidase* 活性の増大<sup>126)</sup> や *dehydro ascorbic acid* の増加もおこる<sup>125)</sup>。爪谷<sup>125)</sup>はこのような *peroxidase* の活性化や *dehydro ascorbic acid* の増加などによって Embden-Myerhof の解糖作用の過程が Warburg-Dickens system に一部移行し、この過程において生成された芳香族成分が昂進した *peroxidase* などにより酸化され、さらに、このような状態で体内に増加したアミノ酸類がこれらと縮合して褐変を起すと説明している。Polyphenol 化合物の酸化物質が遊離のアミノ酸と結合してメラニン様物質を生産し、暗色を呈することは JAMES<sup>43)</sup> が記載している。

水稻体中には、*p-cumaric acid*, *p-hydroxy benzoic acid*, *ferulic acid*, *chlorogenic acid*, *flavonoids* などの phenol 化合物が存在することが知られている<sup>53,128)</sup>。また、野口<sup>74)</sup>は加里欠乏水稻葉に発生する褐色斑点は polyphenol の酸化物質と関連があることを指摘し、この変色は鉄を与えない場合には生じないことを示した。鉄過剰症を発現している水稻の葉身では、窒素および炭水化合物代謝が異常であり<sup>83)</sup>、呼吸の増加、可溶性窒素の増加、*peroxidase* 活性の増加などが認められており<sup>7)</sup>、病菌が侵入した場合の組織の褐変と似た現象が起っている可能性が大きい。

一方、TANAKA ら<sup>116)</sup>は葉身の褐色斑点部位に鉄が集積していることを示しており、褐色を示す化合物の中に鉄が含まれていると考えられる。

##### 5) 水稻の栄養状態と鉄過剰症発現

作物の無機栄養状態によって鉄過剰症に対する耐性が変化することについてはいくつかの報告があり、以下にこれらの研究を要約する。

加里：赤枯れ I 型的水稻は加里含有率が低く、鉄含有率が高い<sup>5,6)</sup>。同様な現象はセイロンの *Bronzing*<sup>46)</sup> や日本や韓国の秋落ち<sup>6,84)</sup> にも認められている。

培養液中の  $Fe^{2+}$  濃度が高い場合に加里吸収は低下する。馬場<sup>7)</sup>は培養液に対する  $Fe^{2+}$  添加量を 5 ppm Fe 相当から 600 ppm Fe 相当にすると、処理後 17 日間的水稻による加里吸収は 40% に低下すると報告し TANAKA ら<sup>116)</sup>も  $Fe^{2+}$  添加量を 2 ppm Fe 相当から 300 ppm Fe 相当に上昇させることによって、地上部加里含有率は 3.12% から 1.30% に低下することを認めている。

また、赤枯れ I 型の生育障害発現は加里の施与によって抑制されると云われる<sup>6)</sup>。加里欠乏水稻葉では *peroxidase* 活性が高まり、*cytochrome oxidase* 活性は低下し、その結果呼吸が増加する<sup>6,8)</sup> が、その呼吸の増加は加里欠乏植物では *phosphorylase* 活性が低下して *oxidative*

phosphorylation 作用が低下し<sup>27, 91)</sup>, そのために phosphorylation と oxidation の共役が断たれて oxidation だけが促進され、無駄な呼吸が活発になることによると考えられている。このような peroxidase 活性の高まりや、その他の酸化物質の増加が polyphenol 化合物の酸化をもたらす<sup>125)</sup>。そして、そこに過剰の鉄が共存すると、加里栄養状態が正常な場合よりもより容易に葉の褐変をもたらすと考えられる。

**磷酸:** 木村<sup>48, 49)</sup>は水耕用の培養液組成の検討に際して、水稲には従来の畑作物用培養液のそれよりも低い磷酸濃度が適することを認め、水稲は大麥に比べて培養液の磷酸濃度の上昇にともなう茎葉の磷酸含有率の上昇が著しく、磷酸が組織内で鉄と結合して、これを不活性化するため、クロロシスその他の生理的変調を来たしやすくと云う仮説をたてた。

その後、木村、岡島<sup>51)</sup>、岡島、木村<sup>77)</sup>は水稲および大麥体内に磷酸と鉄の化合物が存在することを示唆する実験結果を得、磷酸と鉄の結合による生理的な影響の出方が、水稲と大麥においては異なっていて、水稲では過剰の磷酸が鉄を不活性化して鉄欠乏をひきおこしやすく、大麥では鉄が磷酸に作用して磷酸欠乏をひきおこしやすくと考察している。

培地の磷酸濃度の上昇にともない鉄吸収が低下することは、水稲<sup>15, 112)</sup>、大豆<sup>16, 18)</sup>などでよく知られているが、磷酸濃度の上昇によって難溶性磷酸鉄化合物の生成量が増加し、その結果、培地の鉄濃度が低下すること<sup>50)</sup>も、その主要な原因になっていると考えられる。

田中<sup>113)</sup>は磷酸吸収の面から研究を行ない、培養液中の磷酸添加量を一定にしておいて鉄添加量を増加させた場合、培養液中の磷酸濃度が低下するとともに水稲による磷酸吸収量も低下することを認め、培地中の磷酸と鉄の関係も磷酸吸収に対して大きな影響を及ぼすことを示している。

一方、磷酸栄養と鉄過剰症発現の関係については、無磷酸培養液に高鉄濃度処理を加えた場合に、完全培養液の場合に比して鉄過剰症が発現しやすくなると云う馬場らの研究<sup>7)</sup>があるにとどまる。

**カルシウム:** 石灰質土壌に発現するクロロシスはカルシウムの過剰や培地の塩基性反応そのものによるものではなく、高 pH にともなう鉄溶解度の低下に起因すると考えられており<sup>28, 29, 31)</sup>、最近では BURTCH ら<sup>20)</sup>もそのような見解を報告している。その他、重碳酸過剰説<sup>55, 58, 93)</sup>、酸素欠乏説<sup>129)</sup>、カルシウムや磷酸の過剰吸収による植物体内での鉄不活性説<sup>14, 19)</sup>などが提唱されている

が、いずれも仮説の域を出ない。

このように、鉄とカルシウムの関係については、鉄欠乏症発現に対するカルシウム塩濃度の影響という観点に立った研究が多く、カルシウム栄養状態と鉄過剰症発現との関係については、ほとんど研究されていない。

**マンガン:** 培地の鉄濃度を高めると水稲のマンガン含有率が低下することは、石塚ら<sup>42)</sup>、馬場ら<sup>7)</sup>、TANAKA ら<sup>116)</sup>が認めており、マンガン濃度を高めた場合に鉄含有率が低下することは渡辺<sup>130)</sup>が陸稲について報告している。

JOHNSON<sup>45)</sup>は稲とパイナップルを低鉄濃度で、且つ Mn 濃度が高い条件下で培養すると鉄欠乏症が発現することを認め、この鉄欠乏症は培養液中の Fe/Mn 濃度比の低下に起因するとした。また、彼は鉄過剰障害はマンガン増施によって軽減されることを示している<sup>45)</sup>。

一方、体内の Fe/Mn 含有率比と鉄クロロシス発現の関係については、TANAKA ら<sup>119)</sup>は、35 日間正常な pH で育てた後、pH 7 の培養液に移して鉄クロロシスを発現させた水稲地上部の Fe/Mn 比が正常な水稲に比べて著しく小さくなることを認めているが、鉄クロロシス発現時の地上部 Mn 含有率は正常な水稲に比べてほとんど差がないのに対し、Fe 含有率が低下することから、マンガンは鉄の地上部移行を低下させるのであって Fe/Mn 含有率比の低下が直接的にクロロシス発現の原因になるのではないと考察している。マンガンが鉄の根から地上部への移行を阻害することは LINGLE ら<sup>56)</sup>も示している。

また、茅野ら<sup>21)</sup>は地上部へ移行した鉄を吸収された鉄と考え、このように考えた鉄吸収は Cu, Ni, Co, Zn, Mn などの重金属の共存によって阻害されるが、その阻害の程度は Cu, Co, Ni > Zn > Mn の順であると報告している。

このようなマンガンの直接的な鉄吸収あるいは移行抑制効果の他に、マンガンは  $Mn^{2+} \rightleftharpoons Mn^{4+}$  の酸化還元電位が  $Fe^{2+} \rightleftharpoons Fe^{3+}$  のそれよりも高いために、 $MnO_2$  を湛水土壤に多施する場合には土壤の Eh を高く保ち、 $Fe^{2+}$  濃度の上昇を抑制することが指摘されており<sup>84, 90)</sup>、これらの結果として  $MnO_2$  多施条件下では水稲の鉄含有率が低く維持され<sup>84)</sup>、鉄過剰症の発現が防止される可能性が指摘されているが、その場合、Mn 過剰症が発現する可能性は否定できない。

**珪酸:** 水稲栽培における珪酸施与の効果はしばしば指摘されている<sup>79, 139)</sup>。奥田ら<sup>80)</sup>は作物生育における珪酸の役割に関する一連の研究の中で、水稲の珪酸栄養と

鉄過剰症発現の関係をとり上げ、鉄過剰症の発現が珪酸の施与によって抑制されることを認め、その機作は珪酸吸収量の増加によって根の酸化力が強められ、その結果、地上部へ移行する鉄の量が減少することによると推定している。

鉄過剰症に起因すると考えられる秋落ち土壌に対する珪酸塩の施与が、水稻地上部の鉄含有率を著しく低下させ、生育を正常にし、且つ、増収をもたらすことは PARK<sup>84)</sup> も認めている。

**窒素：** 水稻の窒素栄養と鉄過剰症の関係については、供給される窒素の形態すなわち  $\text{NO}_3\text{-N}$  と  $\text{NH}_4\text{-N}$  の効果の比較において論じられている。すなわち、佐伯<sup>85)</sup> は  $\text{NH}_4\text{-N}$  で培養した水稻の体内酸化還元電位は  $\text{NO}_3\text{-N}$  で培養したものより低くなるとしており、TANAKA<sup>119)</sup> はこのような N 源による体内酸化還元電位の変化が  $\text{Fe}^{2+}$  酸化力に影響を及ぼす可能性について論じている。

一方、湛水条件下における  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$  への還元は  $\text{Mn}^{4+} \rightarrow \text{Mn}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{3+} \rightarrow \text{Fe}^{2+}$  や  $\text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{S}^{2-}$  への還元をもたらす酸化還元電位より高い電位で行なわれるために、 $\text{NO}_3^-$  の存在はこれら酸化型イオンの還元を遅延させる<sup>86,107)</sup>。そして、その結果、 $\text{NO}_3^-$  の施与は  $\text{Fe}^{2+}$  の生成を遅延、減少させ<sup>86)</sup>、鉄吸収を減少させると考えられる。

以上の既往の研究報告を綜括すると、湛水状態においては、畑状態に比べて大気から土壌への酸素供給がより抑制されるために、土壌微生物の活動にともない、土壌中の酸素分圧は低下し、引きつづき各種の還元現象が起り、3価鉄は2価鉄に還元され、その結果土壌溶液中の鉄濃度が上昇し、時には水稻生育に障害を与える程高濃度になる。例えばセイロンの Bronzing や我国の赤枯れは、鉄過剰と関係があると考えられており、さらに韓国における秋落ちもその原因の一場面として鉄過剰が関与している可能性が論じられている。

しかし、土壌溶液中の鉄濃度が極めて高い場合でも、そこに生育する水稻が健全である場合もあり、土壌溶液中の鉄濃度が、水稻の生育におよぼす影響は単純ではない。

水稻根は酸化力を持っており、根圏の2価鉄を酸化して難溶性の3価鉄化合物にすることにより体内への鉄の侵入を防ぐと考えられている。また、培地の加里、磷酸、珪酸、マンガ、硝酸、アンモニア等の供給状態が水稻による鉄吸収に影響をおよぼすと云う報告もある。

一方、水稻地上部における鉄過剰症の発現は、地上部

鉄含有率の上昇に直接的に起因する。

それ故、土壌溶液中鉄濃度と水稻生育との関係を解明するためには、培地の鉄濃度が高い場合の根における鉄の侵入を防ぐ機構と、吸収した鉄を根にとどめて地上部移行を抑制する機構について、さらに検討を加える必要がある。

本研究は培養液あるいは土壌溶液中の鉄濃度が高濃度になった場合に、水稻体内の鉄含有率が上昇して鉄過剰症が発現するのを阻止する水稻の鉄過剰制御機構を解明し、さらに、無機栄養状態や鉄濃度が上記機構におよぼす影響を明らかにして、鉄過剰症発現の機作を解明し、鉄過剰症に対する対策をたてるための基礎資料とすることを目的として行なったものである。

本研究は、北海道大学農学部田中明教授の御指導の下に開始したものであり、研究の実施、取りまとめ全般にわたり、終始御懇切な御指導を頂いた。心から感謝の意を表わします。

また、本論文の取りまとめに際して、御校閲を頂き、有益な御助言を頂いた北海道大学農学部岡島秀夫教授並びに岡沢養三教授に厚く感謝します。

## 第2章 水稻の生育および鉄吸収・体内分布におよぼす培地鉄濃度の影響

### 実験 I. 生育にともなう乾物重と鉄含有率の変遷に対する培地鉄濃度の影響

#### 実験方法

水稻品種「ユーカー」の苗を4ℓポットに6個体ずつ移植し、標準培養液と標準培養液に10ppm Feになるように  $\text{FeSO}_4$  を加えた培養液で15日間培養した後、これを10, 50 および 200 ppm Fe 処理に3分し、合計4区を作り、各区4ポットずつ設置した。標準培養液の組成は  $\text{N}(\text{NH}_4\text{NO}_3)$ 、 $\text{K}(\text{K}_2\text{SO}_4)$ 、 $\text{Ca}(\text{CaCl}_2)$  および  $\text{Mg}(\text{MgSO}_4)$  はそれぞれ40 ppm、 $\text{P}(\text{Na}_2\text{HPO}_4)$  は10 ppm、 $\text{Fe}(\text{FeSO}_4)$  および  $\text{Mn}(\text{MnSO}_4)$  はそれぞれ0.1 ppm である。培養液は一週間ごとに交換し、その都度 pH を5.0に調節した。

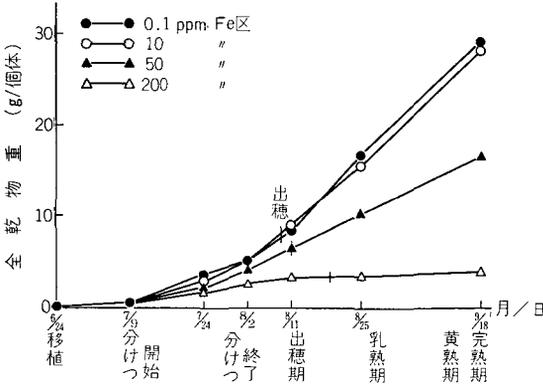
各区について、移植後登熟期まで各ポットより1個体ずつ、すなわち各処理4個体ずつ6回にわたって水稻を採取し、上位葉(各茎の最上位葉と次の位置の葉)・下位葉(第3位葉以下の葉)・稈・穂・根の5部分に分け、各部位について乾物重と鉄含有率の測定を行なった。

以下の実験においても、供試品種、標準培養液組成はすべて本実験と同じであり、実験はすべてガラス室内で実施した。

実験結果

200 ppm Fe 区では処理開始後下位葉が暗色化し、10 日目頃から下位葉先端部に褐色斑点が生じ、時間の経過とともに基部に向かって広がり、さらに進むと先端部から枯死を始め、この症状は漸次上位葉におよび、収穫期に

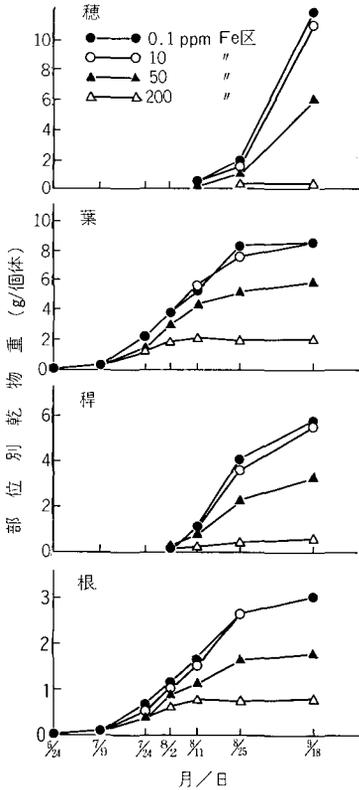
は上位葉 2~3 枚を残して枯死した。50 ppm Fe 区でも処理開始後 20 日目頃から軽微な褐色斑点が下位葉先端部に発生した。根は 0.1 ppm および 10 ppm Fe 区では全生育期間にわたって明白色を呈していたが、50 ppm および 200 ppm Fe 区では鉄処理後赤褐色になり、新根の発生が減退し、根の生育障害は地上部の生育障害に先行した。



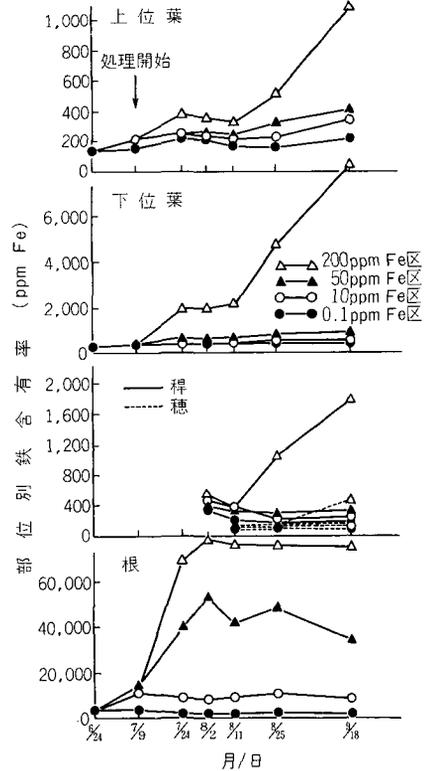
第1図 鉄濃度を異にする培養液における水稻の生育経過

全乾物重は 0.1 ppm Fe 区と 10 ppm Fe 区とはほぼ同様に経過し、50 ppm Fe 区、200 ppm Fe 区と Fe 濃度の上昇で低下した(第1図)。部位別乾物重は 0.1 ppm Fe 区と 10 ppm Fe 区では各部位ともに差がなく、50 ppm Fe 区では全部位ともに低濃度区に比べて低下し、200 ppm Fe 区ではさらに低下し、特に穂重の低下が著しかった(第2図)。

各部位の鉄含有率は、鉄濃度の上昇にもなって上昇し、この上昇は根部で特に著しかった(第3図)。地上部各部位を比較すると、0.1 および 10 ppm Fe 区では、下位葉で上位葉より高く、稈は生育初期には地上部各部位中最も高い含有率であったが、生育後期に至ると上位葉より低くなり、穂は常に最も低い含有率であった。50



第2図 部位別乾物重



第3図 部位別鉄含有率

第1表 培養液中Fe濃度が収穫期における部位別Fe含有率におよぼす影響

Fe濃度 (ppm)	上位葉		下位葉		稈		穂		根	
	ppm	比	ppm	比	ppm	比	ppm	比	%	比
0.1	203	1.0	345	1.0	143	1.0	83	1.0	0.10	1.0
10	340	1.7	513	1.5	250	1.8	120	1.5	0.85	8.5
50	405	2.0	863	2.5	278	1.9	150	1.8	3.33	33.3
200	1093	5.4	8250	23.9	1800	12.6	445	5.4	7.63	76.3

および200 ppm Fe区の地上部では、全生育期間にわたって下位葉の鉄含有率が最も高く、稈では50 ppm Fe区において初期には上位葉より高く、後期に低下したのに対し、200 ppm Fe区では常に上位葉より高く経過した。穂の含有率は穂形成後全期間にわたって各部位中最低であった。

下位葉に褐色の鉄過剰症が発現した時点における下位葉の鉄含有率は8月2日の50 ppm Fe区において553 ppm、7月24日の200 ppm Fe区において1850 ppm Feであった。

収穫期における200 ppm Fe区の鉄含有率の0.1 ppm Fe区のものに対する比は根部で76倍、下位葉で24倍、稈で13倍、上位葉および穂で約5倍であった(第1表)。

200 ppm Fe区の地上部鉄含有率の生育ともなう変遷をみると、生育と共に上昇傾向をたどったが、この上昇は生育初期と出穂期以後に特に顕著で、7月25日から8月11日にかけては、ほとんど上昇しなかった(第3図)点が注意をひく。50 ppm Fe区の葉部でも、この傾向が認められた。

実験 II. 高铁濃度処理直後における鉄の

吸収と体内分布

実験方法

(a) 窒素ガスを2時間通気して溶存酸素を除去し、pHを6.0に調節した無リン酸培養液に0.1 ppmあるいは300 ppm Feになるように<sup>59</sup>FeをラベルしたFeSO<sub>4</sub>を加え(以下0.1 ppmあるいは300 ppm <sup>59</sup>Feと記す)。これらを300 ml容三角フラスコに準備し、標準培養液で35日間培養した水稻を1個体ずつ、この三角フラスコに移植し、ガラス室内に放置して、時間の経過ともなう鉄吸収と体内分布を30分から30時間にわたって調査した。なお、同様に調整した300 ppm Fe培養液を加えて、水稻を移植しない三角フラスコを設けたが、30時間後にもFe<sup>3+</sup>の生成量は無視し得る程度量であった。培養液中で所定の時間を経過した水稻体は、採取後ただちに上位葉・下位葉・稈・根の4部位にわけ、乾燥・細断・灰化し、<sup>59</sup>Feをガスフローカウンターで測定し、<sup>59</sup>Feのカウ

ント数と処理溶液の比放射能から実験期間中に吸収した鉄の量を算出して<sup>59</sup>Fe含有率および<sup>59</sup>Fe吸収量とした。実験結果は2反復の平均値で示した。

以下の実験においても、三角フラスコを用いた吸収実験の場合には、窒素ガスによる溶存酸素の除去、無リン酸培養液の使用、pH調節および供試水稻の前培養期間は特記しないかぎり本実験に準じた。

(b) 標準培養液で培養した水稻を、0.1 ppmまたは300 ppm <sup>59</sup>Feを含む無リン酸培養液を加えた300 ml容三角フラスコに移し、10, 20, 30および60分後に種子直下より切断し、その根を軽く脱塩水で洗滌後、根の一部について<sup>59</sup>Feの定量を行ない、残りの根は別に準備した<sup>59</sup>Feを含まない100 ppm Feまたは600 ppm Fe溶液300 mlを加えた三角フラスコに移し、時々振盪しながら30分間放置して根の<sup>59</sup>Feと溶液中のFeを交換させて後、再び根の<sup>59</sup>Fe含有率を測定した。

(c) 標準培養液に移植後20日間(分けつ開始期)および45日間(穂朶期)培養した水稻を用いて、次の実験を行なった。

すなわち、分けつ開始期では2個体ずつ、穂朶期では1個体ずつ、10, 100, 300, および600 ppm Fe培養液を加えた三角フラスコに移植した。24時間後、水稻を採取して根を軽く水洗し、先端から前者では3 cmごとに5部位に、後者では5 cmごとに5部位に手早く切断し、それぞれを2N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>溶液50 mlを加えた100 ml容三角フラスコに入れ、時々振盪しながら5時間暗所に放置し、濾過後、その濾液中のFe<sup>3+</sup>と過マンガン酸カリで酸化後全Feをロダンカリ法によって定量した。

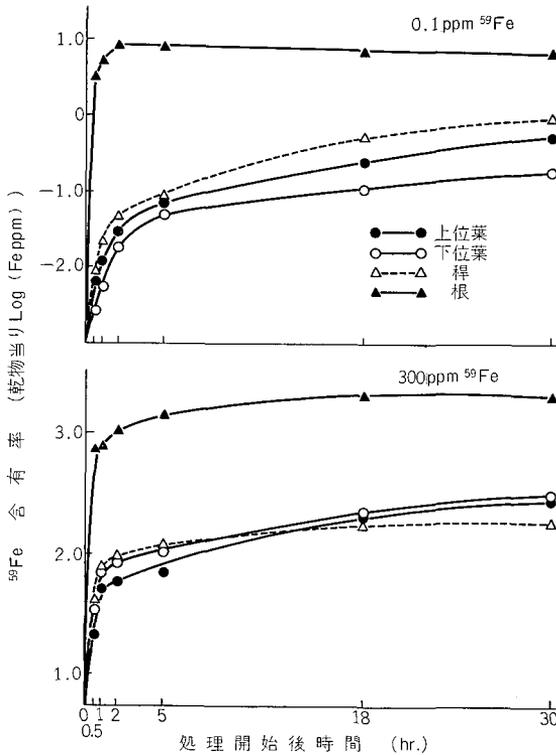
実験結果

(a) 0.1 ppm <sup>59</sup>Fe培養液から<sup>59</sup>Feを吸収した場合、<sup>59</sup>Fe含有率は上位葉、下位葉、稈ともに時間の経過とともに上昇し、稈で最も高く、上位葉がそれに次ぎ、下位葉で最も低かった(第4図)。また、根の<sup>59</sup>Fe含有率は実験開始後30分間急上昇し、2時間までゆるやかに上昇し、それ以後やや低下した。

300 ppm <sup>59</sup>Fe培養液の場合は、地上部では吸収初期5

時間までは稈で最も高く、下位葉でそれに次ぎ、上位葉では下位葉より低かった。しかし、5時間を過ぎると、下位葉で稈より高くなり、18時間後では上位葉も稈より高くなった。根の<sup>59</sup>Fe含有率は実験開始後30分間急上昇し、18時間までゆるやかに上昇し、その後はほとんど変化がなかった。なお、参考のために18時間後の<sup>59</sup>Fe含有率を実数で第2表にしめた。

(b) 10~60分間、0.1 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液から<sup>59</sup>Feを吸収した水稻の切断根を100 ppm Fe 溶液で30分間処理することによって除去される<sup>59</sup>Fe (交換態<sup>59</sup>Fe)の量は



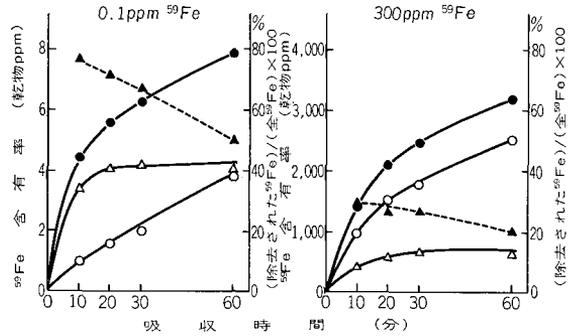
第4図 時間の経過ともなう水稻体各部位の<sup>59</sup>Fe含有率の推移

第2表 0.1および300 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液に移植後18時間目の水稻部位別<sup>59</sup>Fe含有率(乾物 ppm)

部 位	0.1 ppm 区	300 ppm 区
上 位 葉	0.26	203
下 位 葉	0.11	217
稈	0.52	169
根	6.49	1,980

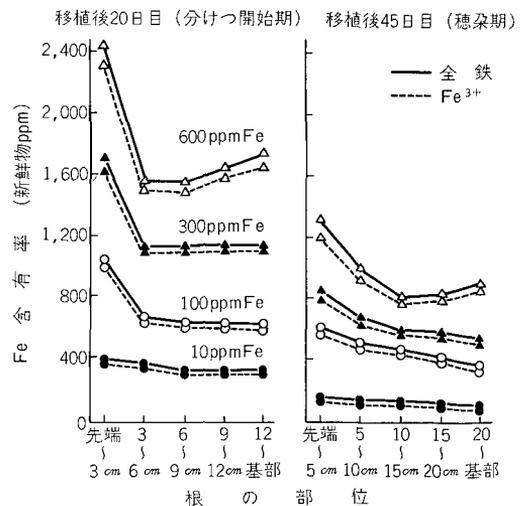
<sup>59</sup>Feの吸収開始後急激に増加して30分間で最高値に達し、その後は増加しなかった(第5図)。また、非交換態の<sup>59</sup>Feは60分間増加しつづけ、その結果、全<sup>59</sup>Feに対する交換態<sup>59</sup>Feの割合は吸収時間10分間の場合の78%から60分間の場合の51%まで時間が経過ともなって低下した。

300 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液から<sup>59</sup>Feを吸収した水稻切断根を600 ppm Fe 溶液で処理することによって測定された交換態<sup>59</sup>Feの量は、30分までゆるやかに増加し、その後一定になったが、非交換態<sup>59</sup>Feの量はこれに比して



第5図 初期吸収鉄の分画

- 全<sup>59</sup>Fe
- △—△ 100 ppm (0.1 ppm <sup>59</sup>Fe) あるいは 600 ppm Fe (300 ppm <sup>59</sup>Fe) 処理で除去された<sup>59</sup>Fe
- 除去されなかった<sup>59</sup>Fe
- ▲—▲ 除去された<sup>59</sup>Fe / 全<sup>59</sup>Fe × 100



第6図 培地中铁濃度の変動ともなう根の部位別Fe<sup>2+</sup>, Fe<sup>3+</sup>含有率

初期から著しく多く、その後も時間の経過とともに増加した。その結果、全  $^{59}\text{Fe}$  に対する交換態  $^{59}\text{Fe}$  の割合は 0.1 ppm  $^{59}\text{Fe}$  処理の場合に比して著しく低く、処理時間 10 分間の場合で 30% であり、処理時間の経過とともにゆるやかに低下した。

(c) 根の鉄の存在形態は分けつ開始期、穂朶期ともに  $\text{Fe}^{3+}$  が大部分をしめ、分けつ開始期で穂朶期より高い含有率であった(第 6 図)。部位別に比較すると、鉄含有率は両時期ともにどの Fe 濃度でも先端部で最も高く、その他の部位では 10~300 ppm では大差ないが、あるいは基部に近くなるにつれて低下し、600 ppm Fe では基部でやや上昇した。また、先端部の含有率と中位部のその差は培地中鉄濃度が高くなるにつれて大きくなった。

実験 III. 鉄の吸収および体内分布に対する

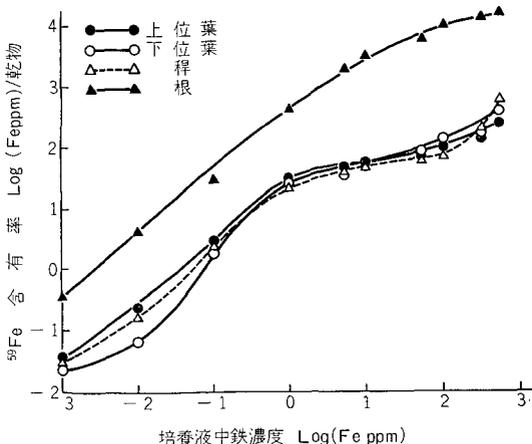
培地鉄濃度の影響

実験方法

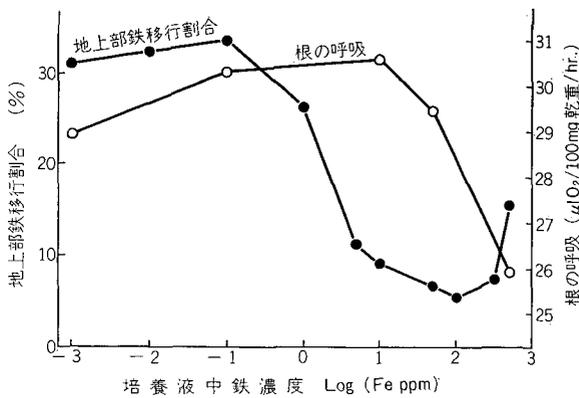
0.001 ppm から 500 ppm  $^{59}\text{Fe}$  まで 10 段階の鉄濃度培養液を 300 ml 容三角フラスコに準備し、それぞれに水稻を 1 個体ずつ移植し、24 時間後に水稻体を取って各部位の  $^{59}\text{Fe}$  含有率を測定した。また、生根 1g をとって標準培養液に浮遊させた状態でワールブルグ検圧計で、その呼吸速度を測定した。

実験結果

低鉄濃度の場合には上位葉の方が下位葉より高い  $^{59}\text{Fe}$  含有率をしめし、高鉄濃度になるとその関係は逆転した(第 7 図)。そして、この逆転がおこる培養液中鉄濃度は 10~50 ppm の間にあった。また、鉄濃度の上昇にともなう各部位の  $^{59}\text{Fe}$  含有率上昇曲線を見ると、根では培養液中鉄濃度の上昇に平行して上昇したが、上位葉、下



第 7 図 培養液中鉄濃度と水稻体各部位の  $^{59}\text{Fe}$  含有率の関係 (吸収時間: 24 時間)



第 8 図 培養液中鉄濃度と地上部鉄移行割合および根の呼吸との関係

位葉および稈では 1 ppm Fe まで急激に上昇し、1~100 ppm Fe の間ではゆるやかな上昇になり、それ以上の濃度で再度上昇度合が大きくなり、特に稈では急激に上昇した。

地上部移行割合 (全鉄吸収量に対する地上部鉄含有量の割合) は 0.1 ppm Fe まで高く、それ以上の濃度では 100 ppm Fe まで濃度の増加にともなって低下し、500 ppm Fe で再度上昇した(第 8 図)。

根の呼吸速度は 0.1 ppm と 10 ppm Fe ではほぼ同じであるが、50 ppm Fe で若干低下し、500 ppm Fe では明らかに低下した。

実験 IV. 切断した主稈各葉位葉による鉄吸収

実験方法

標準培養液で 35 日間培養した水稻の主稈各葉位葉を葉身の基部から切断し、その基部を 0.1 ppm および 300 ppm  $^{59}\text{Fe}$  溶液 100 ml に一枚ずつ浸漬し、室内に 3 時間放置した後各葉の  $^{59}\text{Fe}$  含有率を測定した。実験は 3 反復で行なった。

第 3 表 主稈各葉位葉の切断葉による鉄吸収 (3 時間)

葉位*	$^{59}\text{Fe}$ ppm (乾物当)	
	0.1 ppm 区	300 ppm 区
I	0.033	566
II	0.054	857
III	0.072	1,066
IV	0.145	1,115
V	0.214	1,526

\* 葉位は上位葉から順に I, II, III, IV, V と命名した。

**実験結果**

0.1 ppm <sup>59</sup>Fe の場合も、300 ppm <sup>59</sup>Fe の場合も、ともに下位葉ほど <sup>59</sup>Fe 含有率が高かった (第3表)。

**実験 V. 各生育時期における高铁濃度培養液からの鉄の吸収と地上部移行**

**実験方法**

直径 35 cm, 高さ 47 cm のポリエチレン製 40ℓ 容器のふたに、直径 10 cm の穴を 6 個あけ、それぞれの穴にそれと同じ大きさの竹ざるを設置して 5 月 25 日に第 1 のざるに 3 葉期の苗を 1 個体移植し、その後、6 月 6 日、26 日、7 月 11 日、31 日、8 月 20 日に第 2 以下のざるに順次 1 個体ずつ移植した。標準培養液を用いて 2 反復で培養を行ない、2 週間に一度培養液を交換した。8 月 25 日には、各水稻の移植後の生育期間は、それぞれ 95, 80, 60, 45, 25, および 5 日間になったが、この時点で容器中の培養液を無磷酸培養液と交換し、窒素ガスで溶存酸素を除去してから 300 ppm <sup>59</sup>Fe を加え、ゆるやかに窒素ガスを通気して液の容器内移動が常に行なわれるようにした。2 日間放置後、各個体を採取して <sup>59</sup>Fe 含有率の測定に供した。

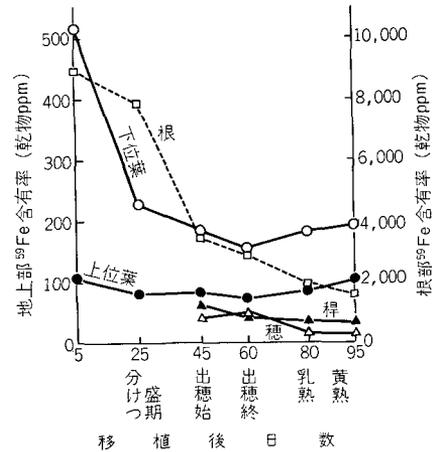
なお、移植後 5 日目の水稻は移植直後、25 日目は分けつ盛期、45 日目は出穂開始期、60 日目は出穂終了期、80 日目は乳熟期、95 日目は黄熟期に当たった。

**実験結果**

<sup>59</sup>Fe 含有率は下位葉では移植後 5 日目で最も高く、生

育が進むにつれて低下し、出穂後やや上昇した (第 9 図)。上位葉では、生育時期による含有率の変動は小さかったが、変動の傾向は下位葉に準じた。根では生育が進むにつれて低下し、移植後 45 日目以後の稈および穂の含有率も登熟期にむかって低下した。

<sup>59</sup>Fe の地上部移行割合は生育が進むにつれて上昇し、さらに根部 <sup>59</sup>Fe 含有率に対する地上部 <sup>59</sup>Fe 含有率の比も生育初期に低く、後期に高かった (第 4 表)。



第 9 図 生育期間を異にする水稻による鉄吸収 (300 ppm <sup>59</sup>Fe, 40ℓ 容器, 2 日)

第 4 表 生育期間を異にする水稻における鉄の地上部移行 (300 ppm <sup>59</sup>Fe, 処理期間: 2 日)

移植後日数	5 日	25 日	45 日	60 日	80 日	95 日
<sup>59</sup> Fe 地上部移行割合* (%)	5.5	5.1	13.3	14.9	24.9	28.7
$\frac{\text{地上部 } ^{59}\text{Fe 含有率}}{\text{根部 } ^{59}\text{Fe 含有率}} \times 100$	2.2	2.0	3.2	2.8	4.0	4.3

\*  $\frac{\text{地上部 } ^{59}\text{Fe 含有量}}{(\text{地上部} + \text{根部}) ^{59}\text{Fe 含有量}} \times 100$

**実験 VI. 生育にともなう根の水および鉄吸収能の変遷**

**実験方法**

15, 35, 55, 70 および 90 日間標準培養した水稻を、100 ppm Fe を含む無磷酸培養液 330 ml を加えた 300 ml 容三角フラスコに移植してガラス室に放置した。なお、この際フラスコ当りの水稻重量を出来るだけ近似させるために、移植後 15 日目の水稻はフラスコ当り 3 個体、35 日目のものは 1 個体、55 および 70 日目のものは分けつの一部を根も一緒に除去して約 1/2 個体、90 日

目のものは約 1/3 個体を各フラスコに移植した。移植直前と 24 時間後に吸水量および培養液の Fe<sup>3+</sup> 濃度と全 Fe 濃度を測定した。

**実験結果**

実験終了時に培養液中に Fe<sup>3+</sup> が検出されたのは 15 日区においてのみであり (第 5 表)、この区においてのみ実験終了時に培養液が淡赤色を呈していた。一方、実験終了時の培養液中 Fe<sup>2+</sup> 濃度は開始時に比較して 15 日区ではほとんど変化せず、35 日以後では 23~37 ppm の上昇

第5表 生育期間を異にする水稲根の鉄排除能 (100 ppm Fe, 24時間)

生育期間 (日)	供試水稲乾重 (g/フラスコ)	水吸収量 (mℓ/フラスコ)	実験終了時の鉄濃度 (ppm)		鉄排除能*
			Fe <sup>3+</sup>	Fe <sup>2+</sup> +Fe <sup>3+</sup>	
15	0.80	41	7	107	49
35	4.89	110	0	137	73
55	5.33	80	0	124	75
70	7.51	114	0	132	60
90	8.09	96	0	123	55

\*  $\left\{ \left( \frac{b-a}{a} \right) / \left( \frac{A-B}{B} \right) \right\} \times 100$ : a=実験開始時の鉄濃度 (100 ppm), b=実験終了時の鉄濃度 (ppm),  
A=実験開始時の水量 (330 mℓ), B=実験終了時の水量 (mℓ)

を示した。

この培養液中鉄濃度の上昇は、水吸収速度に比べて培養液中に溶存する鉄の吸収される速度が小さいためにおこるものであり、これは根の鉄を排除する機能によると考え、その相対強度を

$$\text{鉄排除能} = \left\{ \left( \frac{b-a}{a} \right) / \left( \frac{A-B}{B} \right) \right\} \times 100$$

但し、a: 実験開始時の培養液中鉄濃度 (ppm)

b: 実験終了時の培養液中鉄濃度 (ppm)

A: 実験開始時の培養液量 (mℓ)

B: 実験終了時の培養液量 (mℓ)

として算出した。排除能は生育初期に低く、中期で高く、出穂後再び低下した。

### 考 察

水稲に鉄過剰症が現われ、生育が阻害される限界の培養液中鉄濃度は 10 ppm と 50 ppm の間にあると推定される (第1, 2図)。

根で吸収された鉄の体内分布状態は培養液中の鉄濃度によって異なる。すなわち、培養液中の鉄濃度が低い場合は、最初、根に急速に鉄が吸収 (一部根に吸着または沈澱保持される鉄も含む) され、ついで地上部への移行が活発に行なわれる。また、地上部へ移行した鉄は稈に最も多く分布するが、下位葉に比較して生長中の上位葉へ優先的に移行して行く (第4図)。一方、培養液中の鉄濃度が高い場合には、最初、根に急速に鉄が吸収され、ついで地上部へ移行するが、まず稈にたまり、さらに下位葉に多くとりこまれ、上位葉へ入って行く量は比較的少ない (第4図)。

水稲根を鉄を含む培養液につけた場合に認められる根における初期の急速な鉄含有率の上昇は、低鉄濃度の場合には Fe<sup>2+</sup> によって容易に交換される形で根に保持さ

れる鉄が主体をなしており、時間の経過とともに酸化および根組織内へのとりこみによって、Fe<sup>2+</sup> では交換し難い鉄が増加する (第5図)。一方、高鉄濃度の場合には、吸収初期から非交換態で根に保持される鉄が主体をなしており、この鉄の全鉄含有率に対する割合は時間の経過とともに増加する (第5図)。なお、24時間吸収後の根における鉄の主要形態は Fe<sup>3+</sup> であり、特に先端部において多かった (第6図)。

培養液中鉄濃度の高低による体内分布の最も対照的な相違は、低濃度の場合には上位葉に優先的に鉄が移行し、高濃度の場合には下位葉に優先的に移行することである (第4, 7図)。この関係が逆転する限界鉄濃度は 10~50 ppm の間にあり (第7図)、鉄過剰症が現われる鉄の限界濃度と一致する。

主稈各葉の鉄吸収力を、各葉を主稈から切り離して比較してみると、溶液中の鉄が高濃度の場合も、低濃度の場合も、下位葉ほど強い (第3表)。したがって、根および稈の媒介を除いて、全く同じ条件で鉄が葉に供給されるならば、鉄は下位葉に多く集積すると考えることが出来る。

高鉄濃度培養液から水稲が鉄を吸収する場合は、この切り取った葉の上下位間に見られる傾向と一致する。これは、根より地上部への鉄の移行に対する根や稈の影響が相対的に小さく、根で吸収された鉄の大部分は鉄に対する葉の吸収しやすさにしたがって移行することによるものと推定される。

低鉄濃度の場合には、吸収された鉄は上位葉に多く移行し、切り取った葉の場合とは逆になっている。すなわち、根より葉への鉄の移行が、根または稈の作用によって支配されていることを示すものである。

また、全生育期間鉄処理をした場合の鉄の体内分布では、低鉄濃度区でも下位葉に上位葉より多く分布してお

り(第3図, 第1表), 短期間鉄処理をした場合とは異なっているが, これは前者では下位葉の生育期間が上位葉のそれより長期にわたっているため, 吸収された鉄の単位時間当り移行量は上位葉の方が多にしても, その集積量は単位時間当り移行量と集積時間の積で決定されることから, 下位葉の鉄含有率が高くなると理解される。

高鉄濃度培養液で長期間水稻を培養した場合に, 地上部で最初に褐色の鉄過剰症が現われるのは下位葉であり, この部位における軽微な鉄過剰症は550 ppm程度の鉄含有率で発現した(第3図)。TANAKAら<sup>116)</sup>は, 300 ppm Fe以上の鉄含有率で鉄過剰症が発現することがあると報告しているが, 本実験の結果はそれより高い含有率であった。

一方, 50 ppm Fe以上の高鉄濃度培養液に水稻が長期間培養された場合には, 先ず, 根の生育および新根の発生が抑制され, それにやや遅れて地上部生育の劣悪化がおこった。したがって, 培養液中鉄濃度の上昇にともなう水稻生育の異常は, 先ず根に現われ, ついで地上部における生育の異常がもたらされると考えられる。

また, 培養液中鉄濃度が500 ppmでは根の呼吸が低下し, それとともに水稻体内への鉄のとりこみと, 地上部への移行性が上昇して, 地上部鉄含有率は急激に高くなった(第7, 8図)。このことは, 高濃度の2価鉄による根の活性の低下と水稻体内への鉄の侵入および地上部移行性の間に何らかの関係があることを示唆している。

以上のことから, 水稻地上部における鉄過剰症の発現は, 勿論根そのものの障害も関与してはいるが, 地上部における高鉄含有率に起因する可能性が強く, この地上部鉄含有率は, 主として根の培地からの鉄侵入を阻止する能力, すなわち, 鉄排除能と根に侵入した鉄の地上部の各葉への移行性によって決定されると考えることが出来る。

根の鉄排除能および鉄の根より地上部への移行性は, ともに生育にともなって変動する。すなわち, 根の鉄排除能は生育初期に低く, 中期に高く, 出穂後再度低下する(第5表)。なお, 生育初期では, 培地の2価鉄に対する酸化能も発現されている。しかし, 3価鉄化合物は極めて難溶性であるから, 実際には鉄排除能は3価鉄にはほとんど機能せず, したがって, 実際にはこの時期の根の鉄排除能は第5表に示した値よりもさらに低いと推定される。一方, 鉄の地上部移行性は初期に小さく, 生育が進むにつれて大きくなる(第4表)。

以上の結果, 標準培養液での生育期間を異にする水稻を, 短期間高鉄濃度培地で培養した場合の地上部鉄含有

率は, 生育初期に高く, 中期に低く, 出穂後やや高くなる(第9図)。

TANAKAら<sup>116)</sup>は, 栄養生長期, 生殖生長期および登熟期の水稻生育におよぼす高鉄濃度処理の影響を検討し, その生育阻害効果は栄養生長期に最も著しく, 地上部鉄含有率は生殖生長期に比べて栄養生長期と登熟期により高くなると報告しているが, このような結果は, 主に上述した根の鉄排除能と鉄の地上部移行性の生育にともなう変動に起因したと考えられる。

また, 長期間高鉄濃度培地で生育した水稻地上部の鉄含有率の変遷(第3図)は, 生育時期を異にする水稻における鉄の吸収・移行様式が累積されて得られた結果であり, 第3図に示した実験の200 ppm Fe区において登熟期の地上部鉄含有率が急激に上昇するのが特徴的であるが, これは, 本来この時期の根の鉄排除能が弱く, 鉄の地上部移行性が大きいことその他に, この時期までの高鉄濃度処理による根の機能の低下や乾物重がほとんど増加しないことにも起因すると考えられる。

これらの結果より, 水稻の鉄過剰抵抗性は本来生育初期に弱く, 中期に強く, 出穂後やや弱いと考えられるが, 生育初期より生育全期間にわたって高鉄濃度が維持される場合には, 生育後期ほどそれまでの累積効果を強く受けることになる。

### 第3章 高鉄濃度培地における水稻の鉄吸収・地上部移行制御機作

#### 実験 I. 水吸収と鉄吸収との関係

##### 実験方法

(a) 無色透明なアクリル樹脂製の底辺が80×80 cmで高さが150 cmの無底箱を2個準備した。これらの箱の一方は, 底部に70×70 cmで, 高さ5 cmの水槽を置いて, 箱内が高湿度(日中相対湿度96~98%, 25.8~34.2°C)になるようにし, 他方の箱は空気の流通が出来るように, 床との間に約3 cmの隙間をあけてコンクリートの床の上に置き, 箱内の湿度が低く(日中相対湿度43~63%, 22.8~34.0°C)なるようにした。0.1あるいは300 ppm <sup>59</sup>Feを含む培養液を300 ml容三角フラスコに加え, 夫々のフラスコに水稻を1個体ずつ移植し, これらを前記高湿および低湿箱内に設置した高さ25 cmの台に各鉄濃度区2反復で計4個ずつ置き, 40時間後に水吸収量を測定し, 作物体を上位葉・下位葉・稈・根の4部位にわけて乾燥・秤量し, <sup>59</sup>Fe含有率を定量した。

(b) 1, 10, 50, 100, および300 ppm Fe培養液を330 mlずつ加えた300 ml容三角フラスコに水稻を1個体

ずつ移植し、20時間放置してから水稻を除去し、ただちに濃硫酸10mlを加えてよく攪拌し、10分間静置後、フラスコ内の残存培養液の量とFe<sup>2+</sup>およびFe<sup>3+</sup>濃度を測定した。

**実験結果**

(a) 0.1 ppm Fe の場合、低湿度区の水吸収量は高湿度区の約2倍であり、<sup>59</sup>Fe 吸収量は両区間でほぼ同じであった(第6表)。しかし、部位別の<sup>59</sup>Fe含有率を見ると、高湿度区では上位葉で下位葉に比べて高く、低湿度区では上下両葉位間の差が小さかった。また、高湿度区では稈の含有率が低湿度区より高く、下位葉の含有率は低湿度区より著るしく低かった。一方、300 ppm Fe の場合には、水吸収量は低湿度区で高湿度区の約2倍であり、低湿度区の<sup>59</sup>Fe含有率は高湿度区のそれに比べて上位

葉、下位葉、稈で夫々191%、177%、および184%と、どの部位でも著るしく上昇した。ただし、根においてはむしろ低かった。

(b) 異なる鉄濃度の培養液から標準状態で吸収が行なわれた場合、残存培養液中のFe<sup>2+</sup>濃度は実験開始時の濃度が1および10 ppm では低下し、50 ppm 以上の濃度では上昇した(第7表)。したがって、水稻根による鉄の吸収速度は水の吸収速度に比して低鉄濃度培養液からは早く、高鉄濃度培養液からは遅いと考えられ、鉄排除能が発揮される限界鉄濃度は、健全根では10 ppm と50 ppm との間にあると見ることが出来る。なお、残存培養液中には300 ppm Fe 区を除きFe<sup>3+</sup>は認められなかった。

**第6表** 蒸散が鉄の吸収および体内分布におよぼす影響

処 理	水吸収量	<sup>59</sup> Fe 含 有 率				<sup>59</sup> Fe 含 有 量	
		上 位 葉	下 位 葉	稈	根	地 上 部	根
Fe 湿度	mℓ/ 個 体 比	ppm 比	ppm 比	ppm 比	ppm 比	mg/個 体 比	mg/個 体 比
0.1ppm 高湿	40 100	0.84 100	0.51 100	1.77 100	7.41 100	3.81×10 <sup>-3</sup> 100	5.73×10 <sup>-3</sup> 100
0.1ppm 低湿	75 188	0.91 108	0.89 175	1.57 89	7.94 107	3.76×10 <sup>-3</sup> 99	5.98×10 <sup>-3</sup> 104
300ppm 高湿	40 100	97 100	199 100	125 100	2351 100	0.368 100	1.908 100
300ppm 低湿	83 208	185 191	353 177	230 184	2113 90	0.761 207	1.786 94

**第7表** 水稻の水吸収にともなう培養液中鉄濃度の変化 (20時間)

培養液中鉄濃度 (ppm Fe)	根 重 (g・生重/個体)	水 吸 収 量 (mℓ/個体)	培養液中鉄濃度 (ppm)			
			Fe <sup>3+</sup>		Fe <sup>2+</sup>	
			実験前	実験後	実験前	実験後
1	7.4	57	0	0	1.0	0.7
10	7.3	57	0	0	10.0	9.5
50	9.3	72	0	0	50	53
100	9.0	66	0	0	99	109
300	9.2	47	0.5	0.3	298	318

**実験 II. KCN が鉄吸収および地上部移行に**

**およぼす影響**

**実験方法**

(a) 300 ml 容三角フラスコを用い、0.1 および300 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液に10<sup>-3</sup>M KCNを加えた区と加えない区を作り、水稻を1個体ずつ移植し、24時間後水稻を採取し、根の一部をとってその呼吸を測定するとともに、水稻体各部位の<sup>59</sup>Fe含有率を測定した。

(b) つぎに、前記実験と同様な方法で、10<sup>-5</sup>、10<sup>-4</sup>、および10<sup>-3</sup>Mの三段階のKCN濃度処理を加えた300

ppm <sup>59</sup>Fe 培養液からの鉄吸収実験を行なった。

(c) さらに、標準培養液または標準培養液に10<sup>-3</sup>M KCNを加えた溶液で5時間前処理を行なった水稻の根を脱塩水でよく洗滌した後、300 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液を加えた300 ml 容三角フラスコに移し、24時間後に水稻を採取して、葉、稈、根の三部位にわけて<sup>59</sup>Fe含有率を測定した。

**実験結果**

(a) KCNの添加で根の呼吸は阻害された(第8表)。また、0.1 ppm Feの場合には、KCN添加によって<sup>59</sup>Fe

の地上部への移行が阻害され、地上部の<sup>59</sup>Fe含有量は対照区の場合のわずか4%であった。一方、300ppm Feの場合には、逆に<sup>59</sup>Feの地上部への移行が著しく増加

し、対照区の約4倍に達した。そして、その増加割合は葉部で特に大きかった。根に保持されている鉄の量は両濃度区ともKCN処理によって増加した。

第8表 KCN処理が鉄の吸収および体内分布におよぼす影響

処 理		根の呼吸		<sup>59</sup> Fe含有率(乾物当ppm)				<sup>59</sup> Fe含有量(個体当mg)			
Fe	KCN	$\mu\ell\text{O}_2/100\text{mg}$ 乾重/br	比	上位葉	下位葉	稈	根	地上部	比	根	比
0.1ppm	—	35.5	100	0.33	0.24	0.86	6.9	$20.0 \times 10^{-4}$	100	$5.44 \times 10^{-3}$	100
0.1ppm	$10^{-3}\text{M}$	8.6	24	0.02	0.03	0.04	12.6	$0.84 \times 10^{-4}$	4	$7.95 \times 10^{-3}$	146
300ppm	—	30.0	100	195	291	222	2545	0.69	100	1.67	100
300ppm	$10^{-3}\text{M}$	1.3	4	1460	1770	556	4655	2.71	392	2.69	161

第9表 KCNの濃度処理が根の呼吸、水吸収および部位別<sup>59</sup>Fe含有率におよぼす影響(300ppm<sup>59</sup>Fe, 24時間)

阻 害 剤	濃 度 (M)	根の呼吸		水吸収量		<sup>59</sup> Fe含有率							
		$\mu\ell\text{O}_2$ 指数 <sup>2)</sup>		ml/個体 指数 <sup>2)</sup>		上位葉		下位葉		稈			
		ppm	指数 <sup>2)</sup>	ppm	指数 <sup>2)</sup>	ppm	指数 <sup>2)</sup>	ppm	指数 <sup>2)</sup>	ppm	指数 <sup>2)</sup>		
無処理	—	39.3	100	49	100	148	100	252	100	215	100	2890	100
KCN	$10^{-5}$	40.0	102	49	100	128	86	223	88	189	88	2395	83
	$10^{-4}$	26.6	68	36	73	253	171	507	200	471	219	5775	200
	$10^{-3}$	2.6	7	30	61	1126	761	1771	703	1091	507	8260	286

- 1)  $\mu\ell\text{O}_2/100\text{mg}$  乾重/hr
- 2) 無処理区を100とした指数

第10表 KCNの濃度処理が<sup>59</sup>Feの体内分布割合におよぼす影響(300ppm<sup>59</sup>Fe, 24時間)

阻 害 剤	濃 度 (M)	体内分布割合(%)*			
		上位葉	下位葉	稈	根
無処理	—	4.9	3.6	10.6	80.9
KCN	$10^{-5}$	5.1	4.3	11.4	79.2
	$10^{-4}$	4.1	4.6	12.6	78.7
	$10^{-3}$	12.9	8.9	12.8	65.4

\* 各処理の総吸収量を100とした場合の各部位分布割合

第11表 KCNの濃度処理が<sup>59</sup>Fe吸収量および根の鉄排除能におよぼす影響(300ppm<sup>59</sup>Fe, 24時間)

阻 害 剤	濃 度 (M)	吸収した水に 溶存した <sup>59</sup> Fe (mg/個体) (a)	<sup>59</sup> Fe吸収量 (mg/個体) (b)	$\frac{b}{a} \times 100$	Fe % 排 除 $\left(\frac{a-b}{a}\right) \times 100$
無処理	—	14.7	1.93	13.1	87
KCN	$10^{-5}$	14.7	1.62	11.0	89
	$10^{-4}$	10.8	3.34	31.0	69
	$10^{-3}$	9.0	5.73	63.7	36

**第12表** KCNの前処理が<sup>59</sup>Fe吸収におよぼす影響  
(前処理：5時間，鉄吸収：24時間)

前 処 理	葉		稈		根	
	ppm	比	ppm	比	ppm	比
無 処 理	180	100	228	100	3030	100
10 <sup>-3</sup> M KCN	994	552	556	244	4336	143

(b) KCN濃度を変えた場合、根の呼吸速度は10<sup>-5</sup>M区で無処理区とほぼ同じであり、それ以上の濃度ではKCN濃度の上昇につれて急激に低下した(第9表)。また、水吸収量も減少した。水稻各部位の<sup>59</sup>Fe含有率は10<sup>-5</sup>M区で若干低下したが、10<sup>-4</sup>M区では無処理区の約2倍になり、10<sup>-3</sup>M区になるとさらに高まって茎葉部では5~7倍、根で3倍弱の含有率となった。これら含有率より部位別<sup>59</sup>Fe含有量を算出し、総吸収量を100とした場合の各部位における分布割合を第10表に示した。根に保持された鉄の割合はKCN濃度が上昇するにつれて減少し、地上部へ移行した割合は増加した。

$$\text{鉄排除能} = \frac{a-b}{a} \times 100$$

但し、a： 水稻に吸収された水に溶存していた<sup>59</sup>Fe量

b： 水稻に吸収された<sup>59</sup>Fe量

として算出した鉄排除能は10<sup>-5</sup>M KCNでは無処理区とほぼ同じであるが、10<sup>-4</sup>Mでは低下し、10<sup>-3</sup>Mではさらに著しく低下した(第11表)。

(c) KCNで前処理した場合にも高鉄濃度培養液からの鉄吸収量は増加した(第12表)。

### 実験 III. 高濃度 NaCl が鉄の吸収および地上部移行におよぼす影響

#### 実験方法

(a) 標準培養液を含む14ℓ容ポットに苗を移植して10日間培養後、0, 200, 500, および1000 ppm Na相当のNaClを添加した区を作り、さらに20日間培養した。これらの水稻を、それぞれポット培養時と同じ濃度のNaClを含み、さらに300 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液を加えた500 ml容三角フラスコに移植し、24時間後に水稻を採取して地上部と根部とにわけ、乾燥、秤量後、<sup>59</sup>Feの測定に供した。別に、移植後25日間標準培養液で培養した水稻を、上記実験と同じ処理培養液を加えた500 ml容三角フラスコに移植し、24時間放置して<sup>59</sup>Fe吸収を測定した。

(b) つぎに、0または100 ppm Fe 培養液を330 ml加えた300 ml容三角フラスコを用意し、それぞれをさら

に1000 ppm Na-NaCl添加区と無添加区に分けた。これらに水稻を1個体ずつ移植し、24時間後に培養液残存量と培養液中鉄濃度とを測定した。さらに、各区の根を長さ約1 cmに切断してよく混合し、これより生根1 gずつを採取して標準培養液に浮遊させた状態で Warburg 検圧計で呼吸能を測定した。実験は4反復で行なった。

(c) 標準培養液で30日間培養した水稻を300 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液およびこれに30 mM NaCl (690 ppm Na), 30 mM KCl, 15 mM および30 mM MgCl<sub>2</sub>, あるいは15 mM および30 mM CaCl<sub>2</sub>を添加した培養液を加えた500 ml容三角フラスコに移植し、24時間放置した後採取して、地上部と根部とに分けて<sup>59</sup>Fe含有率を測定した。

(d) 標準培養液で30日間培養した水稻の生根約30 gに脱塩水100 mlを加えて Waring blender で5分間摩擦し、ガーゼで濾過後、濾液を3000 r.p.m. で10分間遠心分離し、上澄液に脱塩水を加えて350 mlとした。この根浸出液48 mlを100 ml容試験管にとり、最終Na濃度が1000 ppmになるようにNaClを加えた区と加えない区とをつくり、窒素ガスで溶存酸素を除去した後、300 ppm FeのFeSO<sub>4</sub>溶液24 mlを加えてKOHでpHを5.5に調節後75 ml定容とした。別に、根浸出液のかわりに脱塩水を加えてNaClおよびFeは前の2区と等濃度にした区を設けた。これらの試験をラバーフォームで栓をして、通気しつつ25°Cの恒温水槽中で2時間インキュベートし、実験開始時、1時間後、および2時間後にそれぞれ10 mlずつ溶液を採取してロダンカリ法によりFe<sup>3+</sup>の濃度を測定した。

(e) 別に、水稻の根を約1 cmに切断して、生重で4 gを秤取し、これを100 ppm Fe 培養液450 mlを加えた500 ml容三角フラスコに加え、25°Cの恒温水槽中で3時間通気しつつインキュベートした。この際、1000 ppm NaのNaClを添加した区と添加しない区とを設けた。実験終了後、根を300 ml容ビーカーにとり、出来るだけ速く脱塩水を加えて3度洗滌し、濾紙で根の表面に付着した水を除去してから、2N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 70 mlを加えた200 ml容三角フラスコに移してときどき振盪しつつ5時間放置してFe<sup>3+</sup>を溶出させ、ロダンカリ法でFe<sup>3+</sup>濃度を測定した。

#### 実験結果

(a) NaCl前処理をした場合でも、しない場合でも、地上部<sup>59</sup>Fe含有率は200 ppm Na-NaCl処理によりやや上昇し、500 ppm Na以上のNaCl処理でさらに上昇した(第13, 14表)。一方、根部<sup>59</sup>Fe含有率は高NaCl

濃度処理により低下し、 $^{59}\text{Fe}$ の地上部移行割合はNaCl濃度の上昇ともななって上昇した。個体当り $^{59}\text{Fe}$ 吸収量はNaCl濃度の上昇ともななって減少し、水吸収量も減少した。吸収した水に溶存していた $^{59}\text{Fe}$ 量のうち、吸収しなかった $^{59}\text{Fe}$ 量の割合として算出した鉄排除能はNaCl濃度によって影響されなかった。

(b) 水吸収量はNaCl添加区で無添加区より少なく、

実験終了時の培養液中鉄濃度もNaCl添加区で低かったが、水吸収量および鉄濃度の上昇割合から算出した鉄排除能はNaCl添加区とNaCl無添加区とではほぼ等しかった(第15表)。また、根の呼吸能は処理により、ほとんど影響されなかった。

(c) どの塩も、高濃度で高濃度鉄と共存する場合には地上部 $^{59}\text{Fe}$ 含有率が上昇し、根部のそれは低下し、地上

**第13表** 高鉄濃度培地からの鉄の吸収および地上部移行に対する高濃度NaCl共存の影響  
(移植後10日目より20日間、表に示すNaCl濃度処理を加えた後、前処理と等濃度のNaClと300ppm $^{59}\text{Fe}$ 共存培養液で24時間培養)

NaCl 処理濃度 (ppm Na)		乾物重 (g/個体)	$^{59}\text{Fe}$ 含有率 (ppm)				$^{59}\text{Fe}$ 吸収量 (mg/個体)	地上部 移行割合 (%)	水吸収量 (ml/個体)	鉄排除能*
前処理	本処理		地上部 指数		根部 指数					
0	0	1.57	92	100	4150	100	1.01	12.3	24	86
200	200	1.38	110	120	3200	77	0.76	17.1	20	87
500	500	1.34	150	163	3150	76	0.77	22.2	18	86
1000	1000	1.08	156	170	2400	58	0.57	24.5	16	88

\*  $\left(\frac{a-b}{a}\right) \times 100$  [a: 吸収した水に溶存していた鉄量 (mg), b: 吸収した鉄量 (mg)]

**第14表** 高鉄濃度培地からの鉄の吸収および地上部移行に対する高濃度NaCl共存の影響  
(移植後25日間標準培養した後、NaClと300ppm $^{59}\text{Fe}$ 共存培養液で24時間培養)

NaCl 処理濃度 (ppm Na)	$^{59}\text{Fe}$ 含有率 (ppm)				$^{59}\text{Fe}$ 吸収量 (mg/個体)	地上部 移行割合 (%)	水吸収量 (ml/個体)	鉄排除能*
	地上部 指数		根部 指数					
0	166	100	7180	100	2.36	8.7	53	85
200	228	137	6580	92	2.08	13.0	49	86
500	241	145	6030	84	1.93	14.4	40	84
1000	315	190	5880	82	1.86	19.5	35	82

\*  $\left(\frac{a-b}{a}\right) \times 100$  [a: 吸収した水に溶存していた鉄量 (mg), b: 吸収した鉄量 (mg)]

**第15表** 根の鉄排除能および呼吸能におよぼす1,000ppm Na-NaClの影響

処 理	NaCl	Fe (ppm)	水 吸 収 量 (ml/個体)	培養液中Fe濃度 (ppm)		鉄排除能*	根 の 呼 吸 能 ( $\mu\text{l O}_2/100\text{mg 乾物/hr}$ )
				開始時	終了時		
-		0	—	—	—	—	36.3
		100	187	100	191	69	36.0
+		0	—	—	—	—	37.7
		100	127	100	143	68	34.4

\*  $\left\{ \left( \frac{b-a}{a} \right) / \left( \frac{A-B}{B} \right) \right\} \times 100$  但し、a=実験開始時の鉄濃度 (ppm)

b=実験終了時の鉄濃度 (ppm)

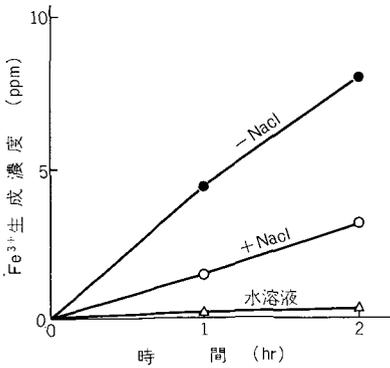
A=実験開始時の培養液量 (330 ml)

B=実験終了時の培養液量 (ml)

部移行割合は上昇した(第16表)。地上部  $^{59}\text{Fe}$  含有率に対する各塩基の影響の強さを比較すると、当量濃度が等しい 30 mM NaCl, KCl, および 15 mM  $\text{MgCl}_2$ ,  $\text{CaCl}_2$  では地上部  $^{59}\text{Fe}$  含有率は  $\text{MgCl}_2$  区で最も高く、ついで NaCl 区, KCl 区,  $\text{CaCl}_2$  区の順であった。また、塩基

**第16表** 高鉄濃度培養液からの鉄の吸収および地上部移行に対する高濃度 NaCl, KCl,  $\text{MgCl}_2$  および  $\text{CaCl}_2$  の共存の影響 ( $^{59}\text{Fe}$  濃度: 300 ppm, 処理期間: 1 日)

処 理	$^{59}\text{Fe}$ 含有率 (ppm)		地上部移行割合 (%)		
	地上部 指数	根部 指数	地上部 指数	根部 指数	
無 処 理	219	100	7210	100	13.6
30mM NaCl	367	168	5730	79	26.3
30mM KCl	322	147	5190	72	23.8
15mM $\text{MgCl}_2$	432	197	5880	82	26.5
30mM $\text{MgCl}_2$	673	307	4880	68	40.9
15mM $\text{CaCl}_2$	273	125	5680	79	19.3
30mM $\text{CaCl}_2$	412	188	6110	85	25.1



**第10図** 根浸出液の2価鉄酸化能におよぼす 1000 ppm Na-NaCl 共存の影響 ( $\text{Fe}^{2+}$  処理濃度: 100 ppm, 処理温度: 25°C, 根浸出液: 水抽出法により採取)

**第17表** 切断根の2価鉄酸化能におよぼす 1000 ppm Na-NaCl 共存の影響 ( $\text{Fe}^{2+}$  処理濃度: 100 ppm, 処理時間: 3 時間, 25°C)

処 理	$\text{Fe}^{3+}$ 生成量 (mg $\text{Fe}^{3+}/4$ g 生根)
-NaCl	0.97
+NaCl	0.32

のモル濃度が等しい 30 mM NaCl, KCl, および 30 mM  $\text{MgCl}_2$ ,  $\text{CaCl}_2$  区では Cl 濃度が  $\text{MgCl}_2$  区および  $\text{CaCl}_2$  区で NaCl 区および KCl 区の 2 倍であるが、地上部  $^{59}\text{Fe}$  含有率は  $\text{MgCl}_2$  区で最も高く、ついで  $\text{CaCl}_2$  区, NaCl 区, KCl 区の順であった。さらに等透透圧で比較する場合には、どの塩も完全に解離していたと仮定すると、30 mM NaCl および KCl に対して 22.5 mM  $\text{MgCl}_2$  および  $\text{CaCl}_2$  を比較しなければならないが、この場合でも地上部  $^{59}\text{Fe}$  含有率は  $\text{MgCl}_2$  区で最も高いとが第16表の結果より明らかであり、 $\text{CaCl}_2$  区では NaCl 区よりやや低いと推定される。地上部移行割合は 15 mM  $\text{MgCl}_2$  区で 30 mM NaCl 区とほぼ等しく、30 mM  $\text{MgCl}_2$  区では著しく上昇した。KCl 区では NaCl 区よりやや小さく、 $\text{CaCl}_2$  区では 30 mM 区で 30 mM NaCl 区よりやや小さく、15 mM 区では極めて小さかった。

(d) 根浸出液についての実験では、実験開始時の  $\text{Fe}^{3+}$  濃度は根浸出液添加区で 1.1 ppm, 水溶液区で 0.2 ppm であったので、これらの濃度を差しひいて結果を示した(第10図)。

水溶液区の  $\text{Fe}^{3+}$  濃度は NaCl 添加区, 無添加区ともに 2 時間後でも 0.2 ppm しか上昇しなかった。一方、根浸出液を添加した区では  $\text{Fe}^{3+}$  濃度が上昇するが、NaCl 添加区では無添加区の半分以下の  $\text{Fe}^{3+}$  生成速度であった。

(e) 切断根を用いた実験では、供試根の  $\text{Fe}^{3+}$  含有率は 0.10 mg  $\text{Fe}^{3+}/4$  g 生根であったので、実験結果はその量を差しひいて示した(第17表)。

NaCl 添加区の  $\text{Fe}^{3+}$  生成量は、無添加区のほぼ 1/3 であった。

**実験 IV. 根の部位別水および鉄吸収**

**実験方法**

(a) 30 日間標準培養した水稻を実験直前に若い分けつを除去し、さらに短い根は基部から切除して根の長さを約 30 cm に揃えて実験に供した。0.1 および 300 ppm  $^{59}\text{Fe}$  培養液を 1 l のメスシリンダーに 400, 550, 700, 850, および 1000 ml ずつに加え、これらに上記水稻を 3 個体ずつ移し、それぞれ根の先端から 5, 10, 15, 20, および 25 cm が培養液中に入るように固定した。24 時間後、水稻を採取して地上部と根部とに分け、根部はさらに先端から 5 cm ずつ 6 部分に切断して各部位の  $^{59}\text{Fe}$  含量の測定に供した。

(b) 別の実験で、1 l シリンダーに 300 ppm  $^{59}\text{Fe}$  培養液を適量ずつに加え、前記実験と同様の水稻を移植した、そして、培養液と接触する根の部位を変えることに

よって下記の区を作った。なお、各区の説明の末尾にある( )内の数字はシリンダー中の培養液量を示す。

第1区: 根の先端より5 cm だけが培養液の中に入る (400 ml)。

第2区: 根の先端約5 cm のところをひもでゆるく結んで先端部を上方に持ち上げ、根の先端から10~15 cm の部位が培養液の中に入る (700 ml)。

第3区: 第2区と同様な方法で20~25 cm の部位が培養液の中に入る (1000 ml)。

第4区: 根全体が培養液の中に入る (1000 ml)。

第5区: 根のほぼ半数を宙ずりにして、残りの半数の根の先端5 cm だけが培養液の中に入る (400 ml)。

このような状態で、蒸散による水位の低下につれて時々水稲の位置を下にずらして、実験開始時に培養液の中に入っていた根の位置を保ち、24時間ガラス室内に放置してから水稲を採取し、各部位の<sup>59</sup>Fe含量を測定した。

#### 実験結果

(a) 根の乾物重は25 cm~基部, 20~25 cm, 15~20 cm の部位で大きく、それより先端に近づくにつれて小さくなった(第18表)。根の部位別<sup>59</sup>Fe含有率は培養液との接触部位(以下接触部位と呼ぶ)で高く、非接触部位

で低く、その傾向は0.1 ppm Fe区で著るしかった。接触部位中では各処理共通して先端部位の鉄含有率が最も高く、培養液に接触する根(以下接触根と呼ぶ)の量が増加するにつれて低下した。

0.1 ppm Fe区では、地上部の鉄含有率は接触部位が先端5 cm のみの場合に最も低く、接触根量が増加するにつれて上昇した(第11図)。水吸収量も接触根量が増加するにつれて大きくなった。全鉄吸収量、地上部鉄含有量および地上部鉄移行割合は、いずれも接触根量の増加で大きくなった(第12図)。なお、この区における実験開始時の培養液中鉄含有量に対する実験終了時の鉄残存量の割合は43~59%であり、実験終了時でもまだ充分量の鉄が培養液に残存していた。

300 ppm Fe区では、地上部鉄含有率は接触部位先端5 cm 区で最も高く、接触根量が増加するにつれて低下し、15 cm 区で最低となり、その後ふたたびゆるやかに上昇した(第11図)。水吸収量は0.1 ppm Fe区の場合に比べてどの接触部位区でも少なく、接触根量が増加するにつれて増大した。全鉄吸収量は先端5 cm 区で著るしく多く、他の区はほぼ同じであった(第12図)。鉄の地上部移行割合と地上部含有量は先端5 cm 区で高く、15 cm 区まで低下し、15, 20 および 25 cm 区間には大差なかった。

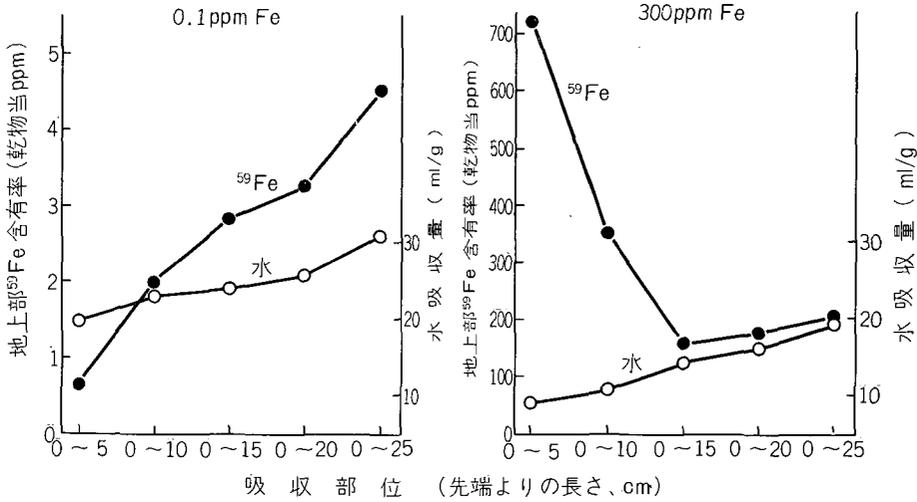
第18表 根の部位別<sup>59</sup>Fe含有率

接 触 部 位	部 位 別 <sup>59</sup> Fe 含 有 率 (ppm)					
	先端~5 cm	5~10 cm	10~15 cm	15~20 cm	20~25 cm	25 cm~
0.1 ppm Fe						
先端より 0~5 cm	(183)	19.6	4.4	0.69	0.26	0.53
0~10 cm	(142)	(58.7)	9.3	2.84	0.89	1.82
0~15 cm	(101)	(70.4)	(38.4)	6.58	1.78	2.26
0~20 cm	(58.7)	(48.2)	(43.4)	(27.0)	4.89	2.22
0~25 cm	(51.3)	(46.1)	(36.9)	(29.0)	(13.7)	4.78
300 ppm Fe						
先端より 0~5 cm	×10 <sup>3</sup> (22.1)	×10 <sup>3</sup> 9.15	×10 <sup>3</sup> 8.65	×10 <sup>3</sup> 6.70	×10 <sup>3</sup> 0.80	×10 <sup>3</sup> 0.90
0~10 cm	(20.0)	(12.3)	5.35	4.05	3.10	0.50
0~15 cm	(11.4)	(10.1)	(7.30)	4.30	3.60	2.05
0~20 cm	(11.1)	(10.1)	(8.45)	(5.60)	3.90	2.50
0~25 cm	(11.1)	(9.30)	(7.50)	(6.15)	(3.25)	2.80
部位別乾物重* (mg/個体)	10.9	33.0	53.4	68.4	83.0	76.9

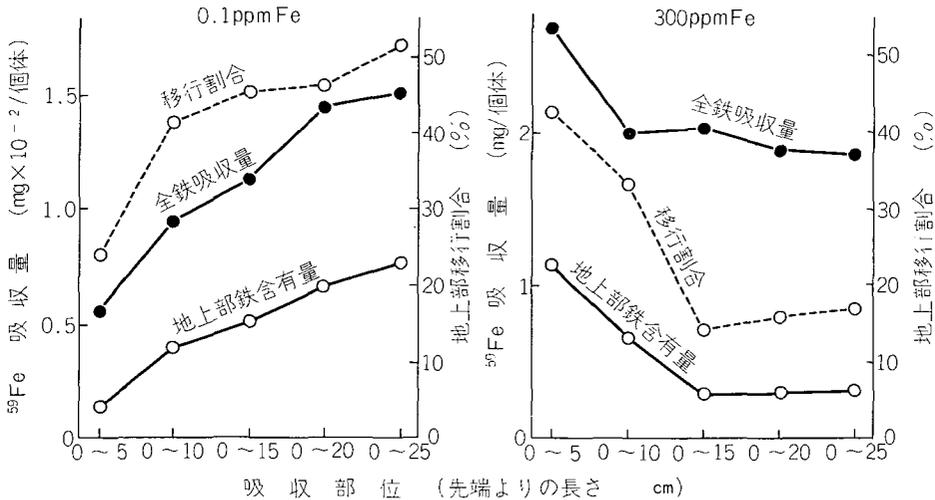
\* 全供試作物体の根の平均部位別乾物重。

平均地上部乾物重: 1.82 g。

( ): 培地に直接接触した部位。



第11図 培養液に対する根の接触部位を異にする水稲の地上部鉄含有率および水吸収量



第12図 培養液に対する根の接触部位を異にする水稲の全鉄吸収量、地上部鉄含有量および地上部移行割合

これらの結果から接触根 100 mg 当りの水吸収量、鉄吸収量および地上部移行鉄量を算出して第19表に示した。0.1 ppm Fe 区では、接触部位 25 cm 区に比べて 5 cm 区では接触根 100 mg 当りの水吸収量は約 11 倍であるのに対し、全鉄吸収量は 5.2 倍、地上部へ移行した鉄量は 2.5 倍であった。一方、300 ppm Fe 区では水吸収量が約 9 倍になるのに対して全鉄吸収量は 26 倍、地上部移行鉄量は 64 倍にも達した。接触部位 10 cm 区あるいは 10 cm 以上の区では 25 cm 区に対する倍率は小さい

が、0.1 ppm Fe 区では水吸収量の増加割合より鉄吸収量の増加割合が常に低く、300 ppm Fe 区では鉄吸収量の増加割合が水吸収量のそれより常に高かった。

(b) 長さ 5 cm の接触根の重量は基部が最も大きく、先端になる程小さかった(第20表)。水吸収量は第4区(接触部位 0~25 cm)で多く、第2区(10~15 cm)および第3区(20~25 cm)でそれに次ぎ、第1区(0~5 cm)では少なく、第5区(根の1/2の0~5 cm)では著るしく少なかった。地上部<sup>59</sup>Fe含有率は第1区~4区中では

第19表 培養液に接触していた根部 100 mg 当り水吸収と鉄吸収

接 触 部 位	0.1 ppm Fe						300 ppm Fe					
	水 吸 収 量 ml 比		全鉄吸収量 $\times 10^{-4}$ mg 比		地上部移行鉄量 $\times 10^{-4}$ mg 比		水 吸 収 量 ml 比		全鉄吸収量 mg 比		地上部移行鉄量 mg 比	
先端より 0~5cm	288	11.1	326	5.2	79	2.5	156	9.2	22.47	26.1	9.65	64.3
0~10cm	89	3.4	156	2.5	65	2.0	63	3.7	5.41	6.3	1.82	12.1
0~15cm	55	2.1	122	1.9	56	1.8	33	1.9	2.11	2.5	0.31	2.1
0~20cm	34	1.3	78	1.2	36	1.1	22	1.3	1.30	1.5	0.21	1.4
0~25cm	26	1.0	63	1.0	32	1.0	17	1.0	0.86	1.0	0.15	1.0

第20表 培養液に対する根の接触部位を異にする水稲の水吸収量, 地上部鉄含有率および地上部鉄移行割合 (300 ppm Fe)

区 名	接 触 部 位	乾 物 重 (g/個体)				水吸収量 (ml/個体)	地上部 $^{59}\text{Fe}$ 含 有 率 (ppm)	地上部鉄 移 行 割 合 (%)
		根		地上部	計			
		接触部	非接触部					
第 1 区	先端より 0~5 cm	0.028	0.402	2.46	2.89	29	731	39.3
第 2 区	10~15 cm	0.079	0.345	2.39	2.81	48	132	14.8
第 3 区	20~25 cm	0.111	0.290	2.23	2.63	43	200	18.2
第 4 区	0~25 cm	0.352	0	2.05	2.40	53	182	19.2
第 5 区	根の 1/2 の 0~5 cm	0.012	0.354	2.16	2.53	17	804	59.8

第21表 培養液に接触していた根 100 mg 当りの水および鉄吸収量と鉄排除能 (300 ppm Fe)

区 名	接 触 部 位	水 吸 収 量 ml 比		全 鉄 吸 収 量 mg 比		吸収した水の中 に含まれていた鉄量 (mg)	鉄排除量 (mg)	鉄排除能 (%)
第 1 区	先端より 0~5 cm	106	7.1	16.25	25.4	31.8	15.55	48.9
第 2 区	10~15 cm	60	4.0	2.67	4.2	18.0	15.33	85.2
第 3 区	20~25 cm	39	2.6	2.23	3.5	11.7	9.47	81.0
第 4 区	0~25 cm	15	1.0	0.64	1.0	4.5	3.86	85.8
第 5 区	根の 1/2 の 0~5 cm	148	9.9	25.24	39.4	44.4	19.16	43.2

第1区で極めて高く、第2区で最も低く、第3区と第4区では大きな差が無かった。また第5区の $^{59}\text{Fe}$ 含有率は第1区のそれより高かった。地上部鉄移行割合は地上部鉄含有率とはほぼ同じ傾向であった。

接触根 100 mg 当りの水吸収量は第4区に対して第1区で約7倍、第2区では4倍、第3区では2.6倍となり、第5区では約10倍であった(第21表)。一方、接触根 100 mg 当りの鉄吸収量は第4区に対して第1区で約25倍、第2区では4.2倍、第3区では3.5倍、第5区では約39倍にも達した。

鉄排除能は第5区で最少で、第1区がこれに次ぎ、第

2区で高く、第3区ではやや低く、第4区では第2区とほぼ同じであった。

### 考 察

水稲根によって鉄が吸収される場合、培養液中の鉄濃度によってその吸収様式が異なると推論される。

低鉄濃度培地からの鉄吸収は蒸散量によってほとんど影響を受けず(第6表)、また、KCN処理で低下する(第8表)ことから、主に根の代謝活性との関連で鉄吸収が行なわれる。すなわち、低鉄濃度培地からの鉄吸収は主に積極的吸収に依存している。

一方、高鉄濃度培地からの鉄吸収は蒸散量の増加で増加し(第6表)、蒸散流とともに培地中の鉄イオンが体内に入ることを示している。しかし、例えば第6表の300 ppm Feの場合、低湿度処理では高湿度処理より個体当たり45 ml多く水を吸収し、この体積の培養液中には12.9 mgの鉄が溶存していたのであるが、実際の鉄吸収量の増加は0.271 mgであって、上記鉄量に対してわずかに2%にすぎない。したがって、鉄濃度が高い場合には、水に溶存して水とともに根に入ろうとする鉄を何らかの機作で排除していると推論される。

すなわち、培地中鉄濃度が低い場合には、水稻根は鉄を積極的に吸収するために、培地中の鉄濃度は低下するが、高鉄濃度の場合には鉄を排除するために培地中の鉄濃度は上昇する(第7表)。そして、その鉄排除能が発現する限界鉄濃度は正常な水稻にあっては10 ppmと50 ppm Feの間にあると考えられる。

水稻根がこのようなイオン排除能を他のイオンに対しても示すことが最近認められている<sup>114)</sup>。

高鉄濃度条件下におけるKCN処理は、根の呼吸を阻害するとともに鉄の吸収量を増大させ(第8表)、KCN濃度の上昇で呼吸阻害の程度が強くなる(第9表)とともに鉄排除能が低下し(第11表)、鉄吸収量が増加する(第9、11表)。KCNの効果は根をKCNで前処理しても同様に認められる(第12表)。したがって、根の鉄排除機能は根の呼吸と密接に関連しており、根の呼吸が阻害される場合にはこの機能が破壊されて高鉄濃度培地からの鉄吸収が増加すると結論出来る。

さらに、KCN処理によって地上部への鉄移行性が増大すること(第10表)は、健全な水稻根にあっては吸収した鉄を根にとどめる機能—鉄保持力—を持つことを示しており、この鉄保持力もまた、根の代謝活性に依存していることを示唆する。また、培地中の鉄濃度が500 ppmになると根の呼吸が低下し、それとともに、地上部への鉄移行割合が上昇して(第8図)、地上部各部位の鉄含有率が急激に上昇した(第7図)が、このことは、2価鉄自身もある濃度以上で鉄排除能および鉄保持力を低下させることを示す。

低鉄濃度培地における根より地上部への鉄の移行は、KCN処理によって阻害された(第8表)。さらに、湿度処理実験(第6表)において葉の<sup>59</sup>Fe含有率は高湿度区では上位葉で下位葉より著しく高く、低湿度区では上下葉位間の差が小さかった。これらの結果は、前章において認められた低鉄濃度培地から鉄が吸収される際には、根より葉への移行が根または稈の代謝作用によっても支

配されることをさらに裏付けており、さらに、稈から葉への鉄の取りこみに際しては、下位葉では蒸散にともなうmass flowによる移行割合が上位葉より大きいと考えられることが出来る。

培地中の鉄濃度が高い場合には、高濃度のNaClの存在で水稻の地上部鉄含有率は著しく上昇し、逆に根の鉄含有率は低下し、鉄の地上部移行割合は上昇する(第13、14表)。このような高濃度NaClの共存による鉄の体内分布の特徴は200 ppm NaのNaCl濃度でもわずかに認められ、NaCl濃度がさらに上昇するにつれて著しくなる。

一方、根の呼吸能は1000 ppm NaのNaClの共存によって影響を受けず(第15表)、鉄排除能もNaClが共存しない場合とはほぼ同じであった(第13~15表)。これに対し、根の2価鉄酸化力は根浸出液を用いて測定した場合でも、また、切断根を用いて測定した場合でも、いずれも1000 ppm NaのNaClの共存によって低下した(第10図、第17表)。また、水吸収量は高濃度NaClの存在によって減少し(第13~15表)、全鉄吸収量も減少した(第13、14表)。

さらに、水稻根に存在する鉄の形態は、分けつ開始期の水稲においても、穂朶期の水稲においても、また、根のどの部位においても、Fe<sup>3+</sup>がその大部分をしめていた(第6図)。

すなわち、水稻による水吸収は高濃度NaClの存在によって減少するが、鉄排除能は変わらないために全鉄吸収量は高濃度NaClの存在によって低下する。それにもかかわらず、地上部鉄含有率が上昇するのは根の2価鉄酸化能の低下による鉄の地上部移行性の上昇に起因すると考えられる。

KCN処理によって根の鉄排除能と鉄保持力が低下することは前述したが、YAMADAら<sup>134)</sup>は、KCNやNaN<sub>3</sub>などを根浸出液に加えた場合に、根浸出液の2価鉄酸化能が低下することを示しており、KCN処理による根の鉄保持力の低下も2価鉄酸化能の低下に起因すると考えられる。

なお、KCN処理をした場合、地上部の鉄含有率が上昇するとともに根の鉄含有率も上昇した(第9表)が、これは根の鉄排除能の低下により極めて多量の鉄が根に入ったことによるものであり、KCNによって根の2価鉄酸化能が低下したことによる地上部移行性の上昇度合よりも、鉄排除能の低下による鉄吸収量の増加度合の方が大きいために根の鉄含有率が上昇したと考えられる。

また、高濃度NaCl処理により、2価鉄酸化能が低下

しても鉄排除能は変化しないと云う事實は、鉄排除能と2価鉄酸化能とは別々の機能であることを示唆する。

このような高塩濃度に起因する鉄の地上部移行性の上昇と、それにとまなり地上部鉄含有率の上昇は、高濃度NaClによって特異的にもたらされるものではなく、Mg, Ca, および、Kの塩化物によってももたらされる(第16表)。そして、その作用はMg > Na > Ca > Kの順に大きい。

低鉄濃度(0.1 ppm Fe)培養液からの鉄吸収は培養液に接する根の量が増加するにつれて増加する(第12図)。また、根で吸収された鉄の地上部移行性は吸収量が増加するにつれて大きくなり、その結果、地上部鉄含有率および含有量は接触根量の増加にとまなり増加する(第11, 12図)。

一方、高鉄濃度(300 ppm Fe)培養液からの鉄吸収量は、根の先端のみが培養液に接触した場合に著しく多かった(第12図)。また、地上部移行割合は接触根量が少ない場合に高く、増加すると低くなり、その結果、地上部鉄含有率および含有量は接触部位が先端5 cmの場合に著しく高く、先端10 cmの場合でも根全体を培養液に入れた場合より高かった(第11, 12図)。

高鉄濃度培養液に接する根の量が少ない場合に認められるこのような鉄吸収量の増加は、培養液と接する根量を制限すると、根の鉄排除能がより著しく破壊されることによると考えられる。すなわち、水稻根は培地鉄濃度が300 ppmであっても根全体が培地中に入っている状態では、かなり強い鉄排除能を発揮している(第21表)が、接触根量を少なくすることによって単位根重当りの水吸収量が增大すると、同じ濃度の培養液に接していても、その吸収部位に達するFe<sup>2+</sup>の量は水吸収量の増加に平行して増加することになる。したがって、先端5 cmだけが培養液に接しているような極端な条件下では、水とともに根に達するFe<sup>2+</sup>の量は根全体が培養液中に入っている場合の7~9倍(第19, 21表)となり、300 ppm Feの7~9倍の濃度の鉄溶液に全体の根が接している場合と同じ量になることになり、その結果、その部位の鉄排除能が破壊されて(第21表)、多量の鉄を吸収してしまうことになると考えられる(第11図, 第19, 21表)。このことは、培養液中鉄濃度が500 ppmという高濃度になると、根全体が培養液中に入っている根の呼吸速度が低下し、鉄吸収が急激に増加する(第7, 8図)ことと一致する。

このことは、過剰障害をおこす培地中の限界鉄濃度を検討する際に重要である。すなわち、実際に水稻に作用

するのは培地中鉄濃度と水吸収量の積であり、また、地上部重に対する根部重の割合であることを示していると考えることが出来る。したがって、同じ高鉄濃度培地条件下であっても、曇天下より晴天下において水稻に鉄過剰症が発現しやすく、また、地上部重に対する根部重の割合の小さい場合に鉄過剰症が発現しやすいという可能性が示唆される。

つぎに、部位別鉄排除能と水吸収量との関係を見ると、根中位部(10~15 cm)では単位根重当り水吸収量は根全体を培養液に入れた場合の4倍に達したにもかかわらず、鉄排除能はほぼ同じであった(第21表)。また、根基部(20~25 cm)では水吸収量が2.6倍になり、鉄排除能はやや低下した。一方、根先端部(0~5 cm)では水吸収量が約7倍になり、鉄排除能は著しく低下した。各接触部位の重量が同一でないので、鉄排除能の測定値からただちに各部位の鉄排除能の強さを判定することは出来ないが、単位根重当りの水吸収量を考慮に入れて判定するならば、鉄排除能は根中位部で強く、根基部では根中位部よりやや弱いと見ることが出来る。また、根先端部の単位重量当り水吸収量は、中位部の1.8倍、基部の2.7倍であるのに対し、鉄排除能は著しく低下したことから、この部位は多量の鉄が押しよせた場合に鉄排除能が破壊されやすい部位であると推定される。

#### 第4章 水稻の無機栄養状態が鉄吸収および地上部移行におよぼす影響

##### 実験 I. 要素欠乏水稻の鉄吸収および地上部移行性

###### 実験方法

(a) 4ℓポットに苗を4個体ずつ移植し、完全区と一要素濃度のみを低くして、各要素の欠乏が軽度におこるようにした5 ppm N区, 1 ppm P区, 2 ppm K区, 2 ppm Ca区, 2 ppm Mg区, およびMn欠除区の全部で7区を設けた。なお、これらの各要素濃度を低くした区を各要素欠区と呼ぶこととする。完全区には標準培養液を用い、各要素欠区では当該要素以外は完全区のそれに準じた。各区とも4ポットずつ設置し、移植後23日目にそのうちの2ポットに100 ppm Fe処理を加え、他の2ポットはそのまま同じ処理をつづけた。鉄処理後12日目に各ポットより2個体ずつ採取し、上位葉, 下位葉, 稈, 根の4部位にわけて乾燥, 粉碎して分析に供した。

(b) 前記実験の0.1 ppm Fe区の各ポットに2個体ずつ残した水稻を、移植後50日目に実験に供した。まず、300 ml容三角フラスコに磷酸以外は各ポットと全く同

じ組成であるが、Fe濃度は100 ppmとした培養液を加えた。ただし、磷酸は磷酸鉄の沈澱生成を防ぐために除去した。各フラスコに鉄以外についてはそれぞれ対応する培養液で培養した水稻を移植し、2反復で放置した。なお、完全区の水稲は要素欠区に比べて遙かに大きかったので、水吸収量を他区に近ずけるために適当量の分けつを除去した個体を用いた。実験開始後30時間目に水稻を採取し、ただちにフラスコ内の残存培養液の量および鉄濃度を測定した。この場合にも溶液中に沈澱は認められなかった。

(c) 鉄吸収に対する共存要素イオンの影響を見るために、300 ml 容三角フラスコに標準培養液あるいは各要素を欠除または50 ppm Mnを添加した培養液を加え、これらをさらに0.1 ppmあるいは300 ppm <sup>59</sup>Fe区に2分した。なお、N源としては(NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>を用いた。これらの三角フラスコに標準培養をした水稻を1個体ずつ移し、24時間後に採取して地上部と根部とに分け、<sup>59</sup>Fe含有率を測定した。この場合、300 ppm Fe区に対する10 ppm Pの添加は培養液中に沈澱の生成をもたらした。

**実験結果**

(a) 各区とも100 ppm Fe区では処理開始後約1週間目よりそれぞれ特有の鉄過剰症状を呈し始めたが、その症状は概略次の通りである。

- 完全区： 下位葉暗色化、ついで下位葉より葉脈間に軽微な褐色斑点が発現。
- N欠区： N欠乏による葉色の黄化がおこるが0.1 ppm Fe区に比較すると緑色が濃い。
- P欠区： 下位葉暗色化、ついで下位葉および中位葉に褐色斑点の発現。
- K欠区： 葉色下位葉より暗色化し、全葉におよぶ。ついで下位葉先端部より褐色斑点が生じ、さらに中、上位葉にも発現。症状が進むと下位葉より枯死。

Ca欠区： 下位葉および中位葉に鮮明な暗褐色斑点が生じ、症状が進むと各斑点が連なって条斑になる。下位葉より枯死。

Mg欠区： 下位葉暗色化、ついで下位葉より葉脈間に不鮮明な褐色斑点が多数発生、中位葉におよぶ。

Mn欠区： Mn欠乏特有の条斑が葉脈間に発生するが、その上に、鉄過剰によって下位葉、中位葉の葉脈間に褐色斑点が生じる。

鉄処理後12日目における100 ppm Fe区の生育を0.1 ppm Fe区のそれと比較すると、地上部ではK欠区が最も劣り、Mn欠区がそれに次いで劣るが、他の区では完全区の場合とほとんど差が無かった(第22表)。根部では0.1 ppm Fe区に比較してCa欠区でやや高く、Mn欠区でやや低かったが、他の区では完全区と大差なかった。

水稻体各部位の鉄含有率(第23表)をみると、100 ppm Fe処理による地上部鉄含有率の上昇はK欠区で最も著しく、Mg欠区、Mn欠区およびCa欠区でそれに次いで大きく、P欠区でも完全区よりやや高かったが、N欠区では完全区に比してほとんど増加が認められなかった。根部では、P欠区、Mg欠区とMn欠区の鉄含有率が明らかに低く、他の区は完全区よりやや低い値であった。

地上部移行割合は、0.1 ppm Fe区では高く(44~59%)、100 ppm Fe区では低かった(2.5~5.5%) (第23表)。また、0.1 ppm Fe区の場合には要素欠乏処理による地上部移行割合は完全区に比べてN欠区、K欠区、Mg欠区でやや小さくなり、Mn欠区ではやや大きくなった。それに対し、100 ppm Fe区では完全区に比較してN欠区で

**第22表** 鉄処理濃度を異にする各要素欠乏水稻の生育 (100 ppm Fe 処理開始後12日目、乾物重 g/個体)

処 理	地 上 部			根 部		
	0.1 ppm Fe	100 ppm Fe	指 数*	0.1 ppm Fe	100 ppm Fe	指 数*
完 全	3.03	2.76	91	0.77	0.81	105
N: 5 ppm	0.88	0.77	88	0.37	0.37	100
P: 1 ppm	1.92	1.65	90	0.67	0.72	107
K: 2 ppm	2.08	1.38	66	0.51	0.50	98
Ca: 2 ppm	2.32	2.12	91	0.46	0.54	117
Mg: 2 ppm	2.63	2.30	87	0.67	0.66	99
Mn: 0	2.00	1.62	81	0.52	0.49	94

\* 100 ppm Fe 処理の 0.1 ppm Fe 処理に対する指数

第23表 各要素欠乏水稻による鉄吸収(鉄処理後12日目)

処 理	Fe 含有率 (ppm)				Fe 吸収量 (mg/個体)			地上部移行割合 ( $\frac{\text{地上部}}{\text{合計}} \times 100$ )
	上位葉	下位葉	稈	根	地上部	根	合計	
0.1 ppm Fe								
完 全	249	395	225	865	0.80	0.67	1.47	54
N: 5 ppm	242	508	235	940	0.27	0.35	0.62	44
P: 1 ppm	222	530	190	655	0.48	0.44	0.92	52
K: 2 ppm	207	378	200	1080	0.51	0.55	1.06	48
Ca: 2 ppm	212	418	193	1135	0.55	0.53	1.08	51
Mg: 2 ppm	269	448	213	1285	0.71	0.79	1.50	47
Mn: 0	209	468	180	700	0.52	0.36	0.88	59
100 ppm Fe				$\times 10^3$				
完 全	423	732	390	48	1.29	35.8	37.1	3.5
N: 5 ppm	398	830	495	44	0.42	16.2	16.6	2.5
P: 1 ppm	458	864	407	34	0.82	21.4	22.2	3.7
K: 2 ppm	617	983	808	47	1.10	23.4	24.5	4.5
Ca: 2 ppm	544	910	413	43	1.10	23.0	24.1	4.6
Mg: 2 ppm	602	998	480	37	1.40	24.2	25.6	5.5
Mn: 0	601	826	570	39	1.03	18.1	19.1	5.4

第24表 各処理区における当該要素含有率と完全区の要素吸収量(鉄処理後12日目)

		N	P	K	Ca	Mg	Mn	
		(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(ppm)	
当該要素含有率 (0.1 ppm Fe 区)	地上部	完 全 区	3.02	0.65	2.61	0.13	0.41	85
		当該要素欠乏区	2.24	0.14	0.41	0.052	0.17	25
	根 部	完 全 区	1.77	0.49	1.17	0.074	0.24	42
		当該要素欠乏区	1.18	0.13	0.38	0.045	0.075	15
完全区の要素吸収量 (mg/個体)	0.1 ppm Fe (a)	105	23.4	88.1	4.59	14.2	0.29	
	100 ppm Fe (b)	95.3	17.8	64.8	3.54	6.9	0.20	
	$\frac{b}{a} \times 100$	91	76	74	77	49	70	

小さく、K 欠区、Ca 欠区でやや大きく、Mg 欠区、Mn 欠区で最も大きかった。

要素欠乏処理によって、どの区でも当該要素含有率は著しく低下した(第24表)。また、完全区の各要素吸収量は100 ppm Fe 処理によってMg 吸収が特に抑制され、Mn、K、P および Ca もその吸収量は23~30% 低下した。

(b)  $Fe^{3+}$  濃度は実験開始時、終了時ともに微量であったので、第25表に示した鉄濃度( $Fe^{2+} + Fe^{3+}$ )は $Fe^{2+}$  とほぼ一致する。水吸収量は植物体の大きさを反映して

いた、培養液中鉄濃度は、開始時に比べて終了時にはどの区でも上昇した。鉄排除能は完全区で明かに高く、N 欠区では完全区と差がないが、他の要素欠の場合にはいずれも低下した(第25表)。そして、その低下はK 欠区で最も著しく、Ca 欠区およびMg 欠区でそれに次いだ。

(c) 0.1 ppm Fe 区では地上部、根部ともいずれの共存イオンを欠除しても $^{59}Fe$  吸収が増加したが、特にP 欠除区の地上部とN 欠除区の根部でその増加が著しかった(第26表)。また、Mn 50 ppm 区では、根部では増加するのに対し、地上部では減少した。

第25表 各要素欠乏水稻による水吸収、培養液中鉄濃度の変化および鉄排除能 (100 ppm Fe, 30時間)

処 理	供試水稻重 (g 乾物/個体)	水 吸 取 量 (ml/個体)	実験終了時の鉄濃度 (ppm)	鉄 排 除 能*
完 全	7.1	127	137	60
N: 5 ppm	2.9	50	111	60
P: 1 ppm	6.5	75	109	30
K: 2 ppm	5.0	67	105	20
Ca: 2 ppm	5.3	78	107	22
Mg: 2 ppm	7.7	107	113	27
Mn: 0	8.3	118	121	38

\*  $\left\{ \left( \frac{b-a}{a} \right) / \left( \frac{A-B}{B} \right) \right\} \times 100$ : a = 実験開始時の鉄濃度 (ppm)  
 b = 実験終了時の鉄濃度 (ppm)  
 A = 実験開始時の水量 (ml)  
 B = 実験終了時の水量 (ml)

300 ppm Fe 区の地上部については、鉄含有量はP 欠除区で増加したが、他の要素欠除区では完全区とほぼ同じ含有量であった。また、根部では鉄含有量がP 欠除区で少なく、Mg 欠除区およびMn 欠除区でやや少なく、他の区では完全区と大差なかった。Mn 50 ppm 区では

根部で増加し、地上部で減少した。

実験 II. 珪酸栄養状態と鉄吸収および地上部移行性

実験方法

(a) イオン交換樹脂IR-120をつめたカラムにNa<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub> 溶液を通して得たH<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub> 溶液を用いてSi 濃度を0, 25, 100, および200 ppm にした標準培養液を4ℓポットに準備し、これに水稻苗を4個体ずつ移植した。移植後40日目に、Si を除去した100 ppm <sup>59</sup>Fe 培養液を加えた300 ml 容三角フラスコにこれら水稻を1個体ずつ移植し、24時間放置後採取して乾物重と<sup>59</sup>Fe 含量の測定に供した。また、実験開始時と終了時の鉄濃度と実験期間中の水吸収量を測定した。

(b) 0, 25, 100, 200 ppm Si を含む標準培養液を加えた4ℓポットに苗を4個体ずつ移植し、25日間培養後、それぞれのポットに100 ppm Fe 相当のFeSO<sub>4</sub> を加えて培養をつづけた。なお、この実験においては鉄処理後も処理前と同様にSi 供給をつづけた。鉄処理後10日目に水稻を採取し、ただちに培養液を一定量採取して培養液中のFe<sup>2+</sup> 濃度を測定し、採取した水稻の乾物重、Fe, Si 含有率を測定した。

実験結果

(a) 珪酸を加えて40日間培養した水稻の乾物重は、25 ppm Si 区で無添加区と差がなく、100 ppm Si 以上でわずかに増加した(第27表)。前処理珪酸濃度の上昇に伴って、鉄含有率は地上部では低下し、根部ではやや上昇し、地上部移行割合は低下した。一方、鉄排除能は前処理珪酸濃度によってほとんど影響を受けなかった(第28表)。

第26表 鉄吸収におよぼす培養液中共存イオンの影響 (24時間)

処 理	地 上 部		根 部	
	mg/個体	指数	mg/個体	指数
0.1 ppm Fe	×10 <sup>-4</sup>		×10 <sup>-3</sup>	
完 全	8.5	100	3.8	100
-N	11.5	135	9.2	241
-P	22.9	269	4.0	106
-K	11.9	140	5.7	149
-Ca	13.1	154	5.7	149
-Mg	15.4	181	6.0	157
-Mn	14.5	171	4.1	108
Mn: 50 ppm	1.4	16	5.0	131
300 ppm Fe	×10 <sup>-1</sup>			
完 全	2.56	100	7.4	100
-N	2.44	95	6.9	94
-P	3.14	123	4.6	62
-K	2.44	95	7.0	95
-Ca	2.41	94	6.8	92
-Mg	2.46	96	5.8	79
-Mn	2.45	96	5.9	81
Mn: 50 ppm	2.11	82	8.0	109

第27表 珪酸栄養を異にする水稻の鉄吸収と地上部移行割合  
(100 ppm Fe, 24時間)

前処理 Si 濃度 (ppm)	供試水稻乾物重 g/個体 指数		<sup>59</sup> Fe 含有率				地上部移行割合 (%)
			地上部		根		
			ppm	指数	ppm	指数	
0	3.51	100	90	100	2490	100	20.4
25	3.54	101	70	78	2610	105	14.4
100	4.08	116	48	53	2800	112	10.4
200	3.92	112	49	54	2820	113	10.7

第28表 珪酸栄養を異にする水稻の鉄排除能

前処理 Si 濃度 (ppm)	水 吸 収 量 <sup>1)</sup> (ml/個体)	実験終了時の 鉄濃度 <sup>2)</sup> (ppm) (b)	鉄濃度の増加割合 $\left(\frac{b-a}{a} \times 100\right)$	鉄 排 除 能 <sup>3)</sup>
0	76	122	17.3	58
25	78	123	18.3	59
100	93	129	24.0	61
200	82	125	20.2	61

1) 実験開始時のフラスコ当り水量: 330 ml (A)

2) 実験開始時の鉄濃度: 104 ppm Fe (a)

3)  $\left\{ \left( \frac{b-a}{a} \right) / \left( \frac{A-B}{B} \right) \right\} \times 100$  B=実験終了時の水量

第29表 珪酸栄養の相違が高鉄濃度条件下における生育と鉄吸収に  
およぼす影響 (Fe 濃度: 100 ppm, Fe 処理期間: 10日)

培養液中 Si 濃度 (ppm)	乾 物 重		Fe 含有率 (ppm)		SiO <sub>2</sub> 含有率 (%)		地上部鉄移行割合 (%)	実験終了時の培 養液中Fe <sup>2+</sup> 濃度 (ppm)
	g/個体	指数	地上部	根	地上部	根		
0	1.41	100	783	30600	1.20	0.37	10.2	65
25	1.82	129	450	27800	8.16	0.84	8.5	77
100	2.03	144	409	36700	12.59	1.52	6.0	74
200	2.01	143	317	34500	13.22	2.97	5.8	81

(b) 長期間珪酸と高濃度鉄が共存した場合には、鉄処理後7日目よりSi欠除区の水稲で下位葉から鉄過剰症が発現したが、Si添加区では葉色が暗色化するにとどまった。

実験期間中に培養液中にFe<sup>3+</sup>化合物の赤褐色沈殿が生成したが、培養液中に溶存していたFe<sup>2+</sup>濃度はSi濃度処理によって低下せず、むしろ上昇した(第29表)。

乾物重は100 ppm Si区までSi濃度の上昇にもなって増加し、200 ppm Si区では100 ppm Si区とほぼ同じであった。

地上部鉄含有率は培養液中珪酸濃度の上昇にもなって低下し、根の鉄含有率はやや上昇する傾向であった。

珪酸含有率は培養液中珪酸濃度の上昇にもなって上昇した。地上部への鉄移行割合は珪酸濃度の上昇にもなって低下した。

### 実験 III. 加里・鉄栄養を異にする水稻の

#### 鉄および加里吸収

#### 実験方法

(a) 4ℓポットを用いて標準培養液で35日間培養した水稻を0, 5, 20, 200 ppm Kの培養液に移し、6日間培養した後、根の呼吸能を加里処理時と同じ培養液を加えたワールブルグ検圧計で測定した。さらに、これら水稻をそれぞれ0.1 ppm および300 ppm <sup>59</sup>Feを含む無加里・無磷酸培養液を加えた300 ml容三角フラスコに1個体

ずつ移植し、24 時間後採取して  $^{59}\text{Fe}$  含有率を測定した。

(b) 前項の実験と同様な方法で無加里および 40 ppm K で水稻を 30 日間培養後、それぞれに 0.1, 10, および 300 ppm Fe の処理を加えて 2 週間生育させた。無加里区的水稻生育は著しく劣ったため、鉄処理を加える際 2 ppm K に変更した。このようにして準備した鉄および加里栄養状態の異なる水稻 2 個体ずつを 40 ppm K を含む標準培養液を加えた 1.6 l ポットに移し、5 日間にわたり毎日培養液の加里濃度を測定した。加里濃度の測定は、実験開始時に各ポットに 1.6 l の培養液を加えた状

態でポット壁に水位の標識をつけ、毎日その標識まで水を加えてよく攪拌した後、培養液 10 ml を採取して行なった。なお、実験中、毎日培養液の pH を 5.0 に調節した。加里吸収に供試した水稻の乾物重は 40 ppm K 区で 2 ppm K 区よりはるかに大きく、また、各加里濃度区とも鉄濃度の上昇でわずかに低下した。

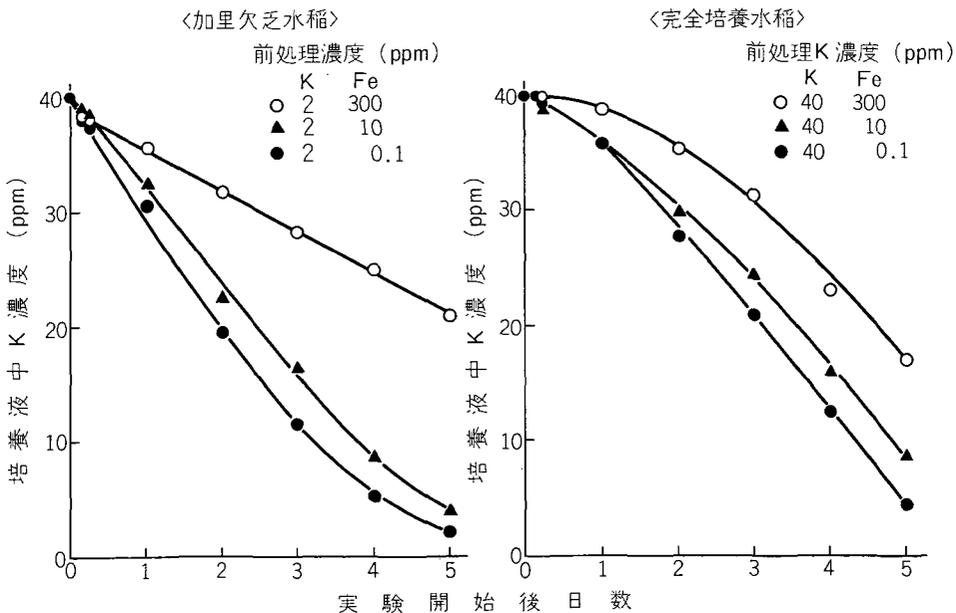
実験結果

(a) 前処理加里濃度の上昇で、生育量は若干増加したが、その差は小さかった。根の呼吸能は無加里区で低く、5 ppm 区で高くなり、より高い加里濃度でやや低下した

第 30 表 加里栄養を異にする水稻による鉄吸収 (24 時間)

Fe 濃度 (ppm)	前処理 K 濃度 (ppm)	根の呼吸* ( $\mu\text{lO}_2/100\text{ mg 乾重/hr}$ )	$^{59}\text{Fe}$ 含有率 (乾物 ppm)			
			上位葉	下位葉	稈	根
0.1	0	43	2.1	2.1	3.5	23.9
	5	51	2.3	2.9	3.7	24.3
	20	47	2.4	3.2	4.5	23.0
	200	48	2.2	3.0	3.8	22.2
300	0		893	1280	665	9230
	5		708	1130	422	9220
	20		750	1090	355	7790
	200		596	890	305	7380

\* 根の呼吸は前処理終了直後に測定した値である。



第 13 図 鉄栄養を異にする加里欠乏水稻と完全培養水稻による加里吸収

(第30表)。地上部の<sup>59</sup>Fe含有率は、0.1 ppm Feの場合は前処理加里濃度の上昇で上昇し、20 ppm Kの前処理区で最高になった。一方、300 ppm Feの場合は、前処理加里濃度の上昇で<sup>59</sup>Fe含有率はどの部位においても低下した。根の<sup>59</sup>Fe含有率は0.1 ppm Fe、300 ppm Feともに、前処理加里濃度の上昇にともなって低下する傾向であった。

(b) 前処理加里濃度が2 ppm Kの水稻による加里吸収速度は、前処理鉄濃度の上昇で低下した。この低下は、0.1 ppm Feと10 ppm Feとの間では小さかったが、300 ppm Feでは著るしく低下した(第13図)。同様な傾向が前処理加里濃度が40 ppm Kの場合にも認められたが、300 ppm Fe前処理水稻における加里吸収の低下は、前処理加里濃度が40 ppm Kの場合に比べて2 ppm Kの場合に特に著るしかった。

**実験 IV. 土壌に生育する水稻の鉄吸収におよぼす加里施用の効果**

**実験方法**

加里供給力の低い八郎潟干拓地の酸性土壌と美唄泥炭土壌を供試して土耕実験を実施した。

八郎潟土壌はpHが非常に低く、全炭素、全窒素ともに少なく、塩基置換容量が小さく、置換性塩基に乏しいが、塩酸(S.P. 1.10)可溶のSO<sub>3</sub>は多い。美唄泥炭土壌は全炭素、全窒素ともに多く、塩基置換容量大きく、pHはあまり低くない(第31表)。

**第31表 供試土壌の化学的性質**

	八郎潟土壌	美唄泥炭土壌
pH (H <sub>2</sub> O)	3.15	5.12
T-C (%)	0.77	24.10
T-N (%)	0.12	1.33
C/N 比	6.3	18.2
HCl 可溶 <sup>1)</sup> -Fe (%)	2.87	2.49
Mn (%)	0.014	0.008
K (%)	0.096	0.054
SO <sub>3</sub> (%)	0.40	0.15
活性 Fe <sup>2)</sup> (ppm)	5450	3825
C.E.C. (m.e./100g)	7.91	44.90
置換性 K (m.e./100g)	0.098	1.31
置換性 Ca (m.e./100g)	0.48	4.82
置換性 Mg (m.e./100g)	0.39	0.94

1) S.P. 1.10のHClで1時間加熱  
2) Na-hydrosulfite法による

八郎潟土壌については、2.5ℓポットを用い、各ポットに土壌2.5kgを入れ、消石灰0, 4, および8g/ポット施用による酸性矯正の異なる区(原土区, 消石灰I区, 消石灰II区)を作り、これらそれぞれにK:Oおよび1g/ポット施用を組み合わせ、全体で6処理を作った。

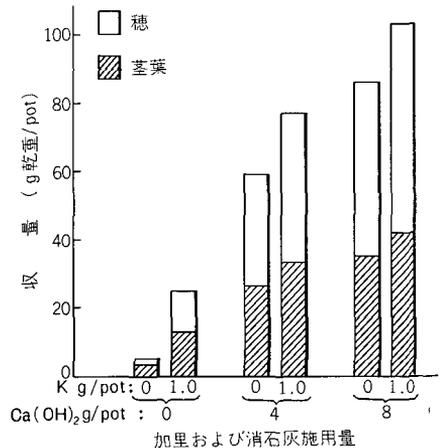
美唄泥炭土壌については、4ℓポットを使用し、各ポットに土壌1.7kgを入れ、0, 0.25, 0.5, および1.0g K/ポットの4段階の加里用量区を設けた。実験は2反復で行なった。

供試肥料は、Nは硫安、Pは過石、Kは硫加であり、硫安、過石はN, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>としてそれぞれ1g/ポットずつ全区に加えた。6月3日に苗を移植し、9月20日に収穫した。

さらに、実験期間中、各ポット底部に設置した土壌浸透液採水管より土壌浸透液を採取し、分析に供した。以後、この溶液を土壌溶液と呼ぶこととする。また、土耕試験と並行して八郎潟土壌では原土および2段階の消石灰施用土壌の加里添加区について、美唄泥炭土壌では0および1.0g K/ポット区について無栽培区を設け、同様に土壌溶液を採取して分析した。

**実験結果**

八郎潟土壌の酸性無矯正無加里区の生育は移植直後より極端に劣り、葉色は暗緑色を呈し、6月下旬より下位葉先端部に鉄過剰症類似の症状が発現し、その症状は次第に上位葉にまでおよんだ。酸性無矯正区の劣悪な生育は加里添加によって著るしく改善され、下位葉に現われる症状も軽減されたが、その生育は矯正区に比べると劣った。酸性矯正は下位葉の褐色斑点発現を抑制し、生育、収量を増加させたが、酸性矯正をしても無加里区の葉色



**第14図** 八郎潟土壌に対する加里施用および酸性矯正が水稻収量におよぼす影響

第32表 八郎潟土壌に対する酸性矯正および加里施用が水稻体各部位の加里および鉄含有率におよぼす影響

処 理		上 位 葉		下 位 葉		稈		穂	
Ca(OH) <sub>2</sub> (g/pot)	K (g/pot)	K (%)	Fe (ppm)	K (%)	Fe (ppm)	K (%)	Fe (ppm)	K (%)	Fe (ppm)
0	0	1.57	2770	1.16	3920	0.91	4310	0.60	210
	1.0	2.45	1160	2.79	2130	2.49	1030	0.77	190
4	0	0.76	840	0.11	1240	0.32	840	0.51	180
	1.0	2.50	860	2.84	990	2.37	810	0.64	170
8	0	1.21	1350	0.47	1850	0.67	840	0.54	160
	1.0	2.49	840	3.19	1190	2.57	690	0.56	160

は加里施用区に比べて暗色を呈し、収量も劣った。加里施用による増収割合は、酸性無矯正区で大きかった(第14図)。

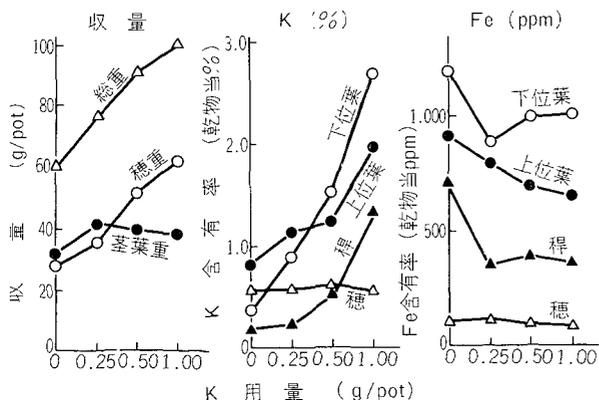
水稻体各部位の鉄含有率は酸性無矯正区で特に高く、酸性矯正によって全ての部位で低下した(第32表)。酸性無矯正区における加里の施用は鉄含有率を著しく低下させた。また、酸性矯正区でも加里の施用で鉄含有率は低下したが、その低下の程度は酸性無矯正区で大きかった。

6月27日における水稻体の加里含有率は酸性矯正によって上昇した。すなわち、最も差が大きかった稈部について見ると、無加里区では無矯正区で0.86%、消石灰I区で1.94%、消石灰II区で2.47%と上昇し、加里施用区でもそれぞれ2.51%、4.77%、4.97%であった。

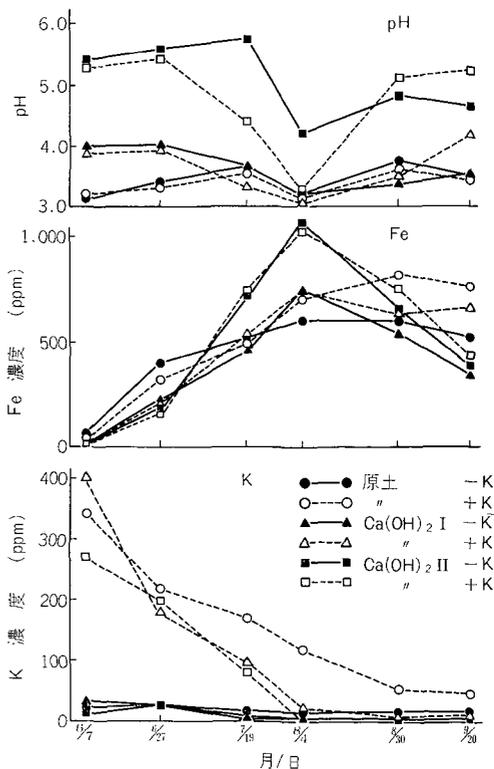
美唄泥炭土壌については、初期生育は各区ともほとんど差がなかったが、7月20日頃に無加里区の下位葉に濃褐色の鮮明な斑点が生じ、7月下旬には0.25g K区にも

同様な斑点が発現した。そして、この時期から加里用量区間に生育の差が開始した。収穫期における穂重は加里用量の増加で著しく増加した(第15図)。

水稻体各部位の鉄含有率は、穂では加里用量間に差がないが、その他の部位では無加里区でいずれも最も高く、加里施用によって低下した。加里含有率は穂以外ではど



第15図 美唄泥炭土壌に対する加里用量が水稻の収量と加里および鉄吸収におよぼす影響



第16図 八郎潟栽培土壌溶液中のpH, FeおよびK濃度の推移

の部位でも加里用量の増加によって上昇した。

八郎瀉栽培土壌では pH は消石灰施用量の増加ともななって上昇したが、生育最盛期である7月19日から8月4日にかけて、どの区においても pH の低下が認められた(第16図)。鉄濃度は湛水初期には pH の低い区ほど高濃度であったが、湛水後日数の経過によってこの関係は逆転した。各区の最高濃度は8月4日ないし8月30日に認められ、消石灰 II 区では 1000 ppm 以上におよんだ。K 濃度は水稲生育が進むに伴って低下したが、消石灰 II 区で低下速度が最も速かった。

無栽培区の pH は初期には栽培区と同じであるが、栽培区と異なり、中期における pH 低下は認められない(第17図)。どの区においても、湛水後日数の経過とともに pH はゆるやかに上昇した。鉄濃度は栽培区とはほぼ一致する傾向であったが、8月4日の濃度は栽培区より低い。加里濃度は初期から後期にむかって漸減した。

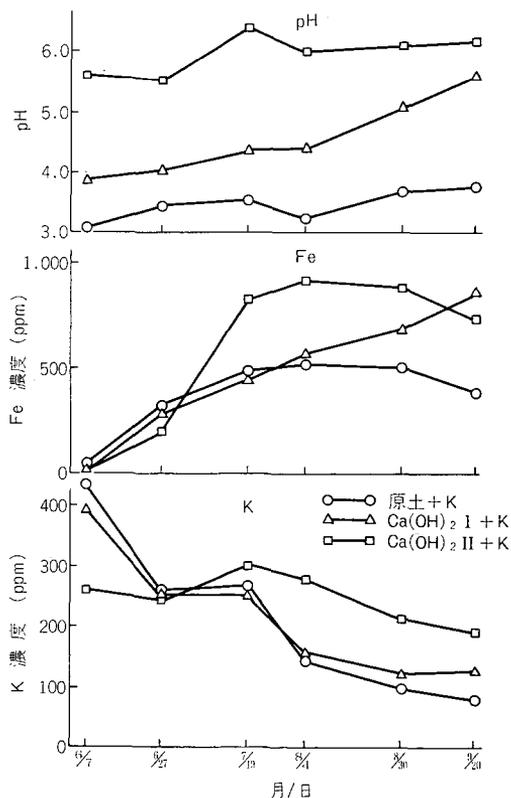
美明泥炭栽培土壌の場合も、pH は生育盛期に低下したが、その程度は小さかった(第18図)。低下の程度は

加里施用量が多い程大きく、7月31日以後は上昇にむかった。鉄濃度も湛水後日数の経過によって上昇し、6月22日から7月31日にかけて最高濃度に達したが、その濃度は八郎瀉土壌と比較すると低く、最高で無加里区の 105 ppm であった。加里濃度は水稲生育が進むにつれて低下し、各区とも7月31日には 2 ppm 以下になった。無栽培土壌では、pH は日数の経過とともに次第に上昇し、5.4から6.6に達した(第19図)。鉄濃度は栽培土壌と似た傾向を示すが、最高濃度には6月22日に達した。加里濃度は八郎瀉土壌の場合と同様、日数の経過ともななって漸減した。

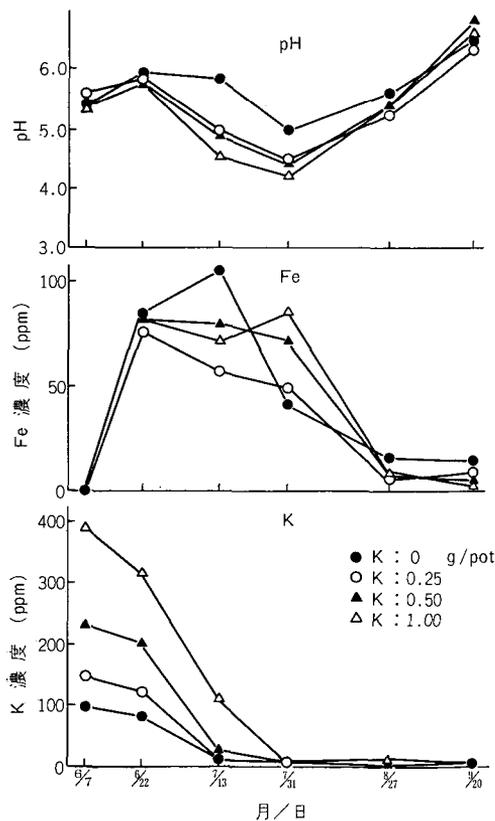
考 察

100 ppm Fe 処理後 12 日目の地上部各部位の鉄含有率の上昇は K 欠乏水稲で最も著しく、Ca, Mg および Mn 欠乏水稲でそれに次ぎ、P 欠乏水稲でもやや増加した(第23表)。

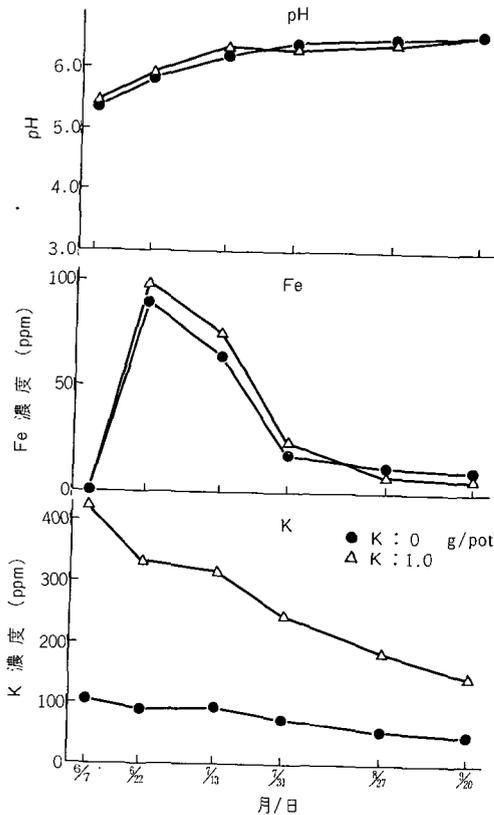
一方、高鉄濃度培地からの 24 時間の鉄吸収に対する



第17図 八郎瀉無栽培土壌土壌溶液中の pH, Fe および K 濃度の推移



第18図 美明泥炭栽培土壌土壌溶液中の pH, Fe および K 濃度の推移



第19図 美唄泥炭無栽培土壌土壌溶液中の pH, Fe, および K 濃度の推移

共存要素イオンの影響をみると、燐酸が欠除すると地上部鉄含有率は高まるが、他の要素が欠除してもほとんど影響がない(第26表)。この実験は、標準培養液で培養した水稻を用いて短期間に行なわれたものであり、したがって、体内の無機栄養状態がほぼ一定な場合の各種イオンの鉄吸収に及ぼす影響を見たものであるから、第23表に見られる要素低濃度処理による地上部鉄含有率の上昇は、P欠区以外は培養液における各種イオンと鉄イオンの直接的相互作用の結果とは考えられない。すなわち、水稻の栄養状態が劣悪になったことが鉄含有率上昇の原因と考えるべきであろう。P欠区については、地上部の鉄含有率の上昇は培地中P濃度が低いこと自体も関与していると考えられる。

水稻根の鉄排除能は、水稻の無機栄養状態によって影響を受ける(第25表)。すなわち、この機能はK栄養状態の劣悪化によって著しく低下し、Ca, Mg, P, Mnの栄養状態の劣悪化によっても低下する。また、地上部への鉄移行性も水稻の無機栄養状態によって影響を受け、

高鉄濃度条件下ではMg欠およびMn欠によって増大し、K欠およびCa欠でもやや増大し、N欠ではやや低下する(第23表)。そして、その結果、高鉄濃度培地からの鉄吸収はK欠乏水稻で最も著しく、Ca, Mg, およびMn欠乏水稻でそれに次ぐ。P欠乏水稻の場合には、これら要因の他に培地中のP濃度が低いこと自体も鉄吸収に影響をおよぼしていると考えられる。

さらに、培地中の鉄濃度の上昇はMg, Mn, K, P, およびCaの吸収を低下させ、これら要素の栄養状態の劣悪化をもたらす。鉄の過剰吸収をまねく原因になる可能性がある。

また、高鉄濃度条件下で50 ppm Mnが共存した場合に、根の鉄含有量が増加し、地上部の含有量が減少したが、このことは鉄過剰症対策としてのMn施与の効果を示唆するものである。

高鉄濃度条件下における水稻の珪酸栄養の劣悪化は、地上部鉄含有率を高め、鉄過剰症の発現による生育の劣悪化をもたらす。

低鉄濃度条件下で水稻に珪酸を供給した場合、その生育は良好になる(第27表)。しかし、高鉄濃度条件下で同じ様に珪酸を供給した場合の珪酸無添加区に対する乾物重指数は、この珪酸本来の効果を更に上まわる(第29表)。したがって、珪酸栄養状態の改善が地上部鉄含有率を低下させ(第27, 29表)、水稻生育を良好に維持する原因になると考えることが出来る。

このような珪酸栄養の改善による地上部鉄含有率の低下は、主に鉄の地上部移行性を低下させることに起因する(第27, 29表)。すなわち、水稻根の鉄排除能は珪酸栄養の改善によってほとんど変化せず(第28表)、これに対して地上部移行割合は短期間の実験においても、長期間のそれにおいても、いずれも著しく低下した。

水稻の加里栄養状態の改善によって、低鉄濃度の培養液からの鉄吸収は増大し、逆に高鉄濃度の培養液からの鉄吸収は低下した(第30表)。

第1章および第2章の実験において、培養液中鉄濃度が低い(0.1 ppm)場合、水稻根はその鉄を主に積極的に吸収し、培養液中鉄濃度が高い(300 ppm)場合には、蒸散流にともなうmas flowによって根の中にとりこむ機作が主要な吸収様式であることを示した。さらに、高濃度の鉄溶液においては、水稻根は鉄排除能を発現し、この機能は根の代謝活性に起因することを明らかにした。

これらの知見と上記実験結果から考えて、加里栄養の正常化は体内の代謝を活発にし、その結果、鉄濃度が低い場合(0.1 ppm)には積極的に鉄吸収を増加させ、鉄濃

度が高い場合 (300 ppm) には、鉄排除能を強化して鉄吸収を低下させると見ることが出来る。

加里がやや不足の状態 (5 ppm K 前処理) の水稻では、根の呼吸が旺盛である (第30表) が、この種の呼吸は鉄吸収と無関係であると考えられる。このことは、この段階の加里栄養状態では oxidative phosphorylation が阻害されて、ATP 生産をとまなわない呼吸がおこり<sup>91)</sup>、この種の呼吸は鉄の積極的吸収や鉄排除能に無関係であるためと考えられる。

一方、水稻による加里吸収は、水稻が鉄過剰の場合には低下し、この傾向は培養液中加里濃度が低い場合に特に著るしかった (第13図)。これは、鉄過剰の水稻では第1章に示したように根の呼吸が低下し、そのために加里の積極的吸収が低下することによって考えられる。したがって、加里供給が小さく、これに加えて培地中の鉄濃度が高い土壌では、水稻の加里不足が一段と強められ、その結果、水稻の鉄過剰が発現しやすくなる可能性が考えられる。

また、培地中の鉄濃度が高い場合には、正常な加里栄養を保つためには、より高濃度の加里の存在が必要になる。

加里供給力が小さい八郎潟土壌と美唄泥炭土壌を供試した土耕実験の結果によると、加里の施用あるいは酸性矯正は、いずれも体内の加里含有率の上昇と、鉄含有率の低下をもたらし、生育量を増加させた (第14, 15図, 第32表)。また、加里の施用は、八郎潟土壌では強酸性条件下で下位葉先端部から始まって上位葉にひろがる褐色斑点の発現を軽減し、酸性矯正下でも葉色の暗緑色化を軽減した。また、酸性矯正もこれらの症状を軽減した。さらに、美唄泥炭土壌では、0.5 g K/ポット以上の加里施用は濃褐色の鮮明な斑点の発現を皆無にした。

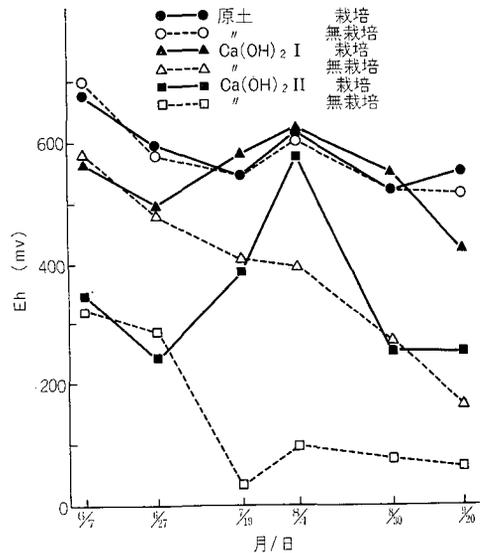
これらの結果から、湛水土壌条件下でも水稻の鉄吸収と土壌の加里供給力との間には密接な相互関係があって、加里供給力が低い場合には鉄吸収が増大し、これがさらに水稻の加里吸収を阻害して、その結果、鉄の過剰吸収を助長すると考えることが出来る。

さて、これら土壌試験において、栽培区と無栽培区とを作ったのであるが、これら両者あるいは各処理について土壌の Eh を知れば、これらの差が根の生理的活性に起因すると考えることが出来る。そこで、先に述べた土壌溶液の pH および鉄濃度より、 $Eh = 1.058 - 0.059 \log [Fe^{++}] - 0.177 pH$  なる式<sup>89)</sup> を用いて土壌溶液の Eh を試算した。なお、本実験で得られた鉄の濃度範囲では土壌溶液中の鉄の activity とモル濃度の間に大きな差がない

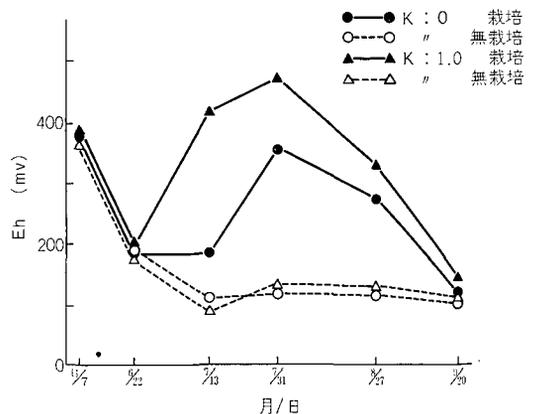
と考えられるので、 $[Fe^{++}]$  として鉄のモル濃度を用いた。

八郎潟土壌原土区では栽培区と無栽培区との間に Eh の差がないが、消石灰 I 区になると栽培区が無栽培区より高い Eh であり (第20図)、消石灰 II 区ではその差がさらに大きくなった。消石灰施用量間で比較すると、無栽培区では原土区が最も高く、消石灰 I 区がそれに次ぎ、消石灰 II 区が低くなり、栽培区でもその傾向にはほぼ準じた。

美唄泥炭土壌では、栽培区と無栽培区とを比較するといずれも栽培区で高い Eh であった。また、無加里区と 1.0 g K 区の比較においては、無栽培区ではほとんど差



第20図 八郎潟土壌の Eh の推移



第21図 美唄泥炭土壌の Eh の推移

がないが、栽培区では1.0 g K区で6月22日以後Ehが高くなった(第21図)。なお、Eh<sub>7</sub>として算出しても基本的に同じ傾向が認められた。

以上のことから、水稲根は土壌を酸化的に保つ能力があり、その能力は加里の施用や酸性矯正で高まると結論出来る。このような水稲根の土壌を酸化的に保つ能力は、土壌溶液中鉄濃度を低く維持する結果をもたらす。すなわち、八郎潟土壌の酸性矯正区および美瑛泥炭土壌では、土壌溶液のpHは水稲生育の極く初期を除いて栽培区で無栽培区より著しく低下した(第16~19図)。それにもかかわらず、土壌溶液中鉄濃度は、栽培区と無栽培区との間で明瞭な差がなかった。もし、栽培区における土壌のEhが無栽培区のそれと同じであったならば、栽培区の土壌溶液中鉄濃度はより高くなったと考えられる。したがって、健全な水稲根は土壌の還元が進むような条件下では、土壌のEhを高く保って培地の鉄濃度を低める能力を発揮するのであり、この機能も水稲が鉄過剰症になるのを防ぐ機能の1つであると考えることが出来る。

一方、加里不足の土壌に対する加里施用や、酸性土壌に対する酸性矯正が土壌溶液中鉄濃度を無加里区あるいは酸性無矯正区より低めはしなかった(第16, 18図)のに対し、地上部鉄含有率を低下させ、乾物重の増加をもたらした(第14, 15図, 第32表)。また、これらの区において、無栽培土壌より土壌のEhが高まったことは根の生理的活性が高まったことを反映しており、根の生理的活性が高い場合には、根の鉄排除能や鉄保持力が高まることは、これまでの水耕実験ですでに実証されている。したがって、pHが極端に低いといった特異的な状態を除くと、一般に高鉄濃度条件下における水稲による鉄吸収を支配する要因としては、土壌溶液中の鉄濃度のみでなく、水稲根の鉄排除能や鉄保持力を維持する根の生理的活性も重要であることが、土耕条件下でも確認された。

## 第5章 総合考察

湛水条件下に栽培される水稲は、土壌中における三価鉄化合物の還元にもなる土壌溶液中鉄濃度の上昇によって、畑作物に比して著しく高濃度の鉄を含む培地に接する場合が多い。

実際、土壌溶液中の鉄濃度が湛水条件下では著しく高くなって、数百ppmから1000ppm以上にも及ぶことがあることは、しばしば認められており<sup>86, 88, 118)</sup>、本研究でも八郎潟土壌で1070ppm Fe(第16図)という高鉄濃度が認められた。

土壌溶液中の鉄濃度が極端に高くなった場合、水稲は鉄過剰のために生育が阻害され、収量が低下することは当然予測されることであり、稲作各国においてその例が報告されている。

鉄過剰が関与していると考えられる水稲の生育障害に対して、これまでに講ぜられている対策としては、酸性矯正、加里の多施、磷酸の多施、二酸化マンガンの施用、珪酸カルシウムの施用、排水、無硫酸根肥料の施用、客土などがある。

これらの対策は下記の二つの側面からその意義を論ずることが出来る。

- (a) 土壌溶液中の鉄濃度および硫化水素や有機酸など根の生育に対して有害な物質の濃度を低く維持するための方策
- (b) 水稲の生理状態を改善して、高鉄濃度に対する水稲の抵抗性を高めるための方策

本研究は、後者に問題をしぼり、水稲の高鉄濃度抵抗性の本質を明らかにし、その結果から上記各種対策の可否を論じ、さらにより有効な対策を考案せんとしたものである。

水耕条件下において、水稲が生育阻害を受ける培地中鉄の限界濃度は、10ppm<sup>42)</sup>、45ppm<sup>4)</sup>、50ppm<sup>1)</sup>など各種の濃度がこれまでに報告されており、本研究においても10~50ppmの間にあることが認められた。すなわち、少なくとも50ppm Feで明らかな生育阻害を受けると考えてよい(第1, 2図)が、各種の条件によってこの限界濃度に変化すると考えられる。一方、湛水土壌条件下では500ppm Fe<sup>10)</sup>あるいは920ppm Fe<sup>22)</sup>に達しても鉄過剰症が発生しなかった例もあり、培地中鉄濃度と鉄過剰症発現の関係は単純ではない。

以上の現象は、水稲の生理状態によって鉄過剰抵抗性に変化が生じることに起因する可能性が考えられる。さらに、培地中の鉄濃度そのものが如何なる形で水稲根と係り合いを持つかについても再検討をする必要があることを指摘したい。

高鉄濃度培地からの水稲根による鉄吸収は、根の一部を切除した場合<sup>116)</sup>やH<sub>2</sub>Sを処理した場合<sup>117)</sup>に著しく増加することが知られている。このことは、健全な水稲の根は培地の鉄濃度が高い場合に、水稲が鉄過剰症におちいらないように制御する機能を持つことを示唆する。

以下に、本研究の結果明らかにされた高鉄濃度条件下で発現される水稲の鉄過剰制御機作と、鉄過剰制御能を低下させて、水稲に鉄過剰症をもたらす要因について論じ、さらに、鉄過剰対策としてこれまでに講ぜられてい

る対策の可否とより有効な対策について考察を加えることとする。

### 1. 水稻の鉄過剰制御機作

鉄過剰症は培地中の鉄が根によって吸収され、根より地上部へ移行し、その結果、ある器官、例えば葉の鉄含有率が限界含有率以上になった場合に発生すると考えることが出来る。

水稻は他の作用に比べて鉄過剰症に対する抵抗性が強いのであるが、この特性は水稻根の鉄過剰制御能によるものであり、その制御能は次の三種の機能からなると考えられる。

- 1) 培地中の鉄濃度を低く維持する機能
- 2) 根表面に達した鉄が根に侵入するのを阻止する鉄排除能
- 3) 根で吸収した鉄が地上部へ移行するのを阻止する鉄保持力

次にそれぞれの機能について論じることとする。

#### 1) 培地中の鉄濃度を低く維持する機能

美明泥炭土壌や酸性矯正をした八郎潟土壌を湛水した場合、培地の Eh は無栽培区では急激に低下するが、水稻栽培区では無栽培区より明らかに上昇した(第20, 21図)。両土壌とも、水稻栽培区では生育が進むにつれて pH が低下し、生育盛期には無栽培区よりも極めて低い pH であったが、土壌溶液中鉄濃度は水稻栽培区と無栽培区に明瞭な差が無かった(第16~19図)。水稻栽培区で無栽培区より pH が低下したにもかかわらず、両区の鉄濃度に大きな差が無かったのは、水稻栽培区の Eh が高く維持されたことに起因すると考えられる。したがって、水稻根は培地の Eh を高め、鉄濃度を低く維持する機能を持つと考えることが出来る。

水稻根は培地に酸素を分泌し、2価鉄を難溶性の3価鉄に酸化するということが既に報告されている<sup>52)</sup>。水稻根が培地に酸素あるいは何らかの酸化物質を分泌して培地の2価鉄を3価鉄に酸化することは、本研究でも水耕条件下で生育初期に認められ(第5表)、水稻根がそのような機能を持つことは確かである。しかし、水稻根が培地の Eh を高く維持する機能を発揮することによって、土壌中における3価鉄から2価鉄への還元速度を低下させることもまちがいないと考えられる。

#### 2) 鉄排除能

水稻根による鉄吸収は、低鉄濃度培地からの場合には根の代謝によって生産されたエネルギーを用いる積極的吸収に依存していると考えられる(第6~8表)。

一方、高鉄濃度培地からの場合には、蒸散流にともな

う吸収が全鉄吸収の主体をなすと考えられる(第6表)。すなわち、この場合には鉄吸収量は培地中の鉄濃度の他に、水吸収量とも関係がある。

高鉄濃度条件下においては、蒸散にともなうて吸収される水の中に溶存していた鉄の量に対して、実際に根によって吸収された鉄の量は極めて少ない(第6表)。また、水稻を培養している培地中の鉄濃度は、水稻による培地よりの水および鉄吸収速度の相違により変化し、実験開始時の濃度が1~10 ppm Fe では、培養期間中に低下するのに対し、50 ppm Fe 以上では逆に上昇する(第7表)。したがって、高鉄濃度培地からの水稻根による鉄吸収は、主に蒸散流にともなう mass flow によって行なわれるが、この場合、水の吸収にともない根に入ろうとする鉄に対して、根はそれを排除する機能を発揮していると考えられる。

この水稻根の鉄排除能は、呼吸阻害剤を用いた実験によって示されたように、代謝活性に起因し(第8, 9, 11, 12表)、低鉄濃度条件下で見られる積極的吸収とは丁度反対に、根が過剰の鉄の侵入を防ぐために呼吸によって生産されたエネルギーを用いて積極的に鉄を排除すると考えられる。鉄排除能を発現する培地中の限界鉄濃度は、正常な水稻にあっては10 ppm と 50 ppm Fe の間にある(第7表)。

根の鉄排除能は根の部位によってその強さを異にする(第21表)。すなわち、根中部位では強く、基部ではそれよりやや弱い。中部位や茎部に比較した先端部の排除能の相対的な強さを、本実験では十分に明らかにすることは出来なかったが、先端部は多量の鉄がその部位に達した場合には鉄排除能が破壊されやすい部位であると考えられる。

#### 3) 鉄保持力

根で吸収した鉄の一部は地上部へ移行し、他は根に保持される。この根の鉄保持力は、水稻が吸収した鉄全量中、地上部へ移行した鉄量の割合として表示した地上部鉄移行性を支配しており、それと逆の関係にある。すなわち、根の鉄保持力が小さい場合には地上部移行性が高く、大きい場合には低い。

地上部鉄移行性は低鉄濃度の場合に高く、鉄濃度の上昇で低下する(第8図)。すなわち、培地鉄濃度が高い場合には根の鉄保持力が大きくなって、地上部への鉄移行を抑制すると考えられる。

水稻を高濃度鉄と 200~1000 ppm Na の NaCl を共に含む培地で培養した場合、高濃度鉄を含み NaCl を含まない培地の場合に比べて、水吸収量、全鉄吸収量および

根の鉄含有率は低下するのに対して、地上部への鉄移行性が高まって、地上部鉄含有率は上昇する(第13, 14, 16表)。この場合、鉄排除能は影響を受けない(第15表)が、根の2価鉄酸化力は高濃度 NaCl の存在によって阻害される(第17表, 第10図)。

したがって、200~1000 ppm Na の NaCl の存在による地上部鉄含有率の上昇は、鉄排除能の低下によるものではなく、地上部鉄移行性の上昇によるものであり、地上部鉄移行性を決定する鉄保持力は主に根の2価鉄酸化力に起因すると考えることが出来る。

根に存在する鉄の大部分が3価の鉄であること(第6図)も、この考えを支持する。

また、地上部鉄移行性は KCN 処理によっても上昇する(第10表)。根の2価鉄酸化力が KCN や  $\text{NaN}_3$  によって阻害されることはこれまでに明らかにされており<sup>13)</sup>、したがって、根の鉄保持力も根の代謝活性と密接な関係を持つと考えられる。

以上の結果、培地鉄濃度が高い場合に水稻は上記3種の機能を発揮して鉄過剰症におちいることを制御していることが明らかにされた。

## 2. 水稻の鉄過剰制御能に影響をおよぼす要因

### 1) 生育時期

根の鉄排除能は生育初期にきわめて低く、分けつ後期から出穂期にかけて高く、出穂後登熟期にむかって再び次第に低下する(第5表)。生育初期には培地の2価鉄に対する酸化力も、ある程度発揮される。一方、根の鉄保持力は、生育初期に大きく、生育が進むにつれて小さくなる(第4表)。そして、これらの総合されたものとして、生育初期および出穂後に鉄過剰制御能の弱い時期が認められ(第9図)、これらの時期に鉄過剰抵抗性が弱い。

なお、水稻の実際栽培において、分けつ期と出穂期前後の2時期に鉄過剰症が出やすいと云われるが、土壌溶液中鉄濃度は移植直後には低く、その後時間の経過とともに高くなり、生育後期に至って低下する(第16, 18図)のが普通に見られる濃度変動形式であり、実際栽培においては、このような培地中鉄濃度の変遷も合わせ考えなければならぬ。

### 2) 水稻の無機栄養状態

根の鉄排除能は、K 栄養状態の劣悪化によって著しく低下し、Ca, Mg, P, Mn の栄養状態の劣悪化によっても低下する(第25表)。また、根の鉄保持力は Mg 欠乏、Mn 欠乏および Si 栄養の劣悪化によって低下し、K 欠乏および Ca 欠乏でもやや低下し、N 欠乏ではやや上昇する(第23, 27, 29表)。これらの機能が総合されて鉄過

剰制御能が決定され、その結果、鉄過剰抵抗性は K 欠乏水稻で最も弱く、Ca, Mg および Mn 欠乏水稻でそれに次ぎ、P 欠乏水稻でもやや弱まることになり(第23表)、Si 栄養の劣悪な水稻においても弱くなる(第27, 29表)。

なお、培地中鉄濃度の上昇は Mg, Mn, K, P および Ca の吸収を低下させ(第24表, 第13図)、これら要素の栄養状態を劣悪化するが、このことも鉄の過剰吸収をもたらす原因になる。

水稻の無機栄養状態が鉄過剰制御能におよぼすこのような影響は、土耕条件下においても認められた(第14, 15図)。したがって、無機栄養状態の変動にともなう鉄過剰制御能の変動は、湛水土壌条件下でも水耕条件下と同様におけると結論される。

さらに、湛水土壌条件下で、加里欠乏水稻や強酸性土壌で生育して根の生理的活性の劣悪な水稻では、根の培地 Eh 上昇機能が健全水稻に比べて低いことが確認された(第20, 21図)。このことも、加里欠乏土壌や強酸性土壌で生育する水稻が鉄過剰症になりやすい原因となる。

### 3) 培地における根の呼吸阻害物質の集積

水稻根を呼吸阻害剤で処理した場合、根の鉄排除能が破壊されるとともに、鉄保持力も低下し(第10, 11表)、地上部鉄含有率が著しく上昇する(第8, 9表)。このことから、土壌溶液中に根の呼吸を阻害する物質、たとえば  $\text{H}_2\text{S}$  や有機酸などが高濃度に集積した場合には、これと同じことが起ると考えられる。したがって、これら有害物質の集積も鉄過剰制御能に影響を与える重要な要因としてあげることが出来る。なお、根が機械的に障害を受けた場合にも、水稻が鉄過剰になりやすいことが知られている<sup>116)</sup>。

### 4) 高濃度 NaCl あるいは $\text{MgCl}_2$ の存在

培地に 8~40 mM 程度の高濃度 NaCl あるいは  $\text{MgCl}_2$  と高濃度鉄が共存する場合には、根の2価鉄酸化能が阻害され(第17表, 第10図)るために根の鉄保持力が低下し、地上部鉄含有率は上昇する(第13, 14, 16表)。KCl や  $\text{CaCl}_2$  が同程度の濃度で存在する時にも、程度は小さいが同じことが起る。

### 5) 極端な高鉄濃度

水稻根の鉄排除能および鉄保持力は、培地中の鉄濃度が極端に高い場合、鉄自身によっても阻害され(第7, 8図)、鉄過剰抵抗性が低下する。

### 6) 水稻の地上部重に対する根部重の割合

高鉄濃度条件下で根の単位重量当りの水吸収量が増加し、単位重量当りの根に対して水と共に到達する鉄の量が多量になると、鉄排除能が低下し、多量の鉄が根に侵

入し、かつ地上部移行性も上昇して、水稻の鉄過剰抵抗性は低下する(第11, 12図, 第19~21表)。すなわち、極端な高鉄濃度条件下でなくても、蒸散が活発で、地上部重に対する根部重の割合が小さい水稻の場合には、極端な高鉄濃度培地に地上部重対根部重の割合の正常な水稻が生育しているのと同じ現象がおこるのである。

### 3. 水稻の鉄過剰対策

これまでの議論より、水稻根は培地の鉄濃度を低く維持する機能、鉄排除能および鉄保持力からなる3種の機能を発揮することによって、高鉄濃度培地条件下でも正常な生育をなし得るが、これら機能は根の生理状態が劣悪になると低下し、その結果、鉄過剰症をまねくことが明らかにされた。

水稻根の上記3機能のうち、培地の鉄濃度を低く維持する機能と鉄保持力は、主に根の酸化能に起因している。この酸化能は、根の呼吸能が低下しない場合でも高NaCl濃度条件下では低下することがある(第15, 17表, 第10図)が、酵素活性が関与する場面があることも報告されている<sup>64,134)</sup>。

一方、鉄排除能は本研究において初めて明らかにされた機能である。生育時期に関する実験において、生育初期の水稻は他時期の水稻より根の酸化能が強く、その結果、培地の鉄濃度を低く維持する機能と根の鉄保持力は他時期の水稻より大きいにもかかわらず、鉄過剰抵抗性が最も小さいのは、鉄排除能が最も低いことに起因している。この意味から、鉄過剰制御能における鉄排除能の重要性は明らかである。

この排除能は根の呼吸作用と関連した機能であるために、湛水条件下に生成する硫化水素、有機酸等の呼吸阻害物質によって破壊され、また、Kを始めとしてCa, Mg, Mn, Pなどの栄養状態の劣悪化によっても低下する等の事実は、培地の鉄濃度を低く維持する機能や根の鉄保持力が根の生理状態によって影響を受けるという事実とともに、これまでに提案されて来た鉄過剰症に対する対策の理論的基礎を与えるものであり、さらに新しい対策の提案を可能にするものである。

先ずこれまでに提案されて来ている鉄過剰防止対策の妥当性について検討することにする。

#### ① 酸性矯正

低pH土壌に対する炭酸カルシウム施与による酸性矯正は、土壌溶液中の鉄濃度を低下させて水稻生育を改善する<sup>73,118)</sup>という意義を持つとされて来たが、本研究の結果から、強酸性土壌に対する酸性矯正は上記効果の他に、水稻根の生理的活性を増強し、培地の鉄濃度を低く

維持する機能、鉄排除能、および鉄保持力をいずれも上昇せしめ、水稻の鉄過剰抵抗性を大きくする効果を持つことが明らかにされた。

#### ② 加里の多施

鉄過剰と関連があると考えられる赤枯れI型の生育障害発生土壌においては、これまで経験的に加里の施用が効果的であることが知られている<sup>5,6,78)</sup>が、加里供給力の小さい土壌に対する加里の多施は、水稻の鉄過剰制御能を構成する3機能をいずれも改善し、鉄過剰抵抗性を大きくすることが本研究で明らかにされた。また、培地の高濃度鉄は加里吸収を抑制し、加里欠乏を助長することから、鉄濃度が高くなりやすい土壌においては特に加里の多施が要求される。

#### ③ 燐酸の多施

燐酸の多施は、土壌溶液中鉄濃度を低下させるとともに、水稻体の鉄含有率を低下させ、生育を改善することが知られている<sup>118)</sup>が、燐酸多施による水稻体の鉄含有率の低下は、土壌溶液中鉄濃度の低下に起因するとともに、根の鉄排除能の強化にも起因する。

#### ④ 二酸化マンガンの施用

二酸化マンガンを施用することによって、土壌の酸化還元電位が高く維持され<sup>73)</sup>、土壌溶液中鉄濃度が低下し<sup>73,84)</sup>、水稻の鉄含有率の低下と生育の改善がもたらされると云われるが、そのような効果を期待するためには多量の二酸化マンガンの施用を必要とし、マンガン過剰症発現の可能性を内包する。しかし、マンガン供給力の小さい土壌に対するマンガンの施用は、根の鉄排除能と鉄保持力の上昇をもたらす、水稻の鉄過剰抵抗性を大にする。この場合、多量のマンガンを施用する必要はない。

#### ⑤ 珪酸カルシウムの施用

低pH土壌に対する珪酸カルシウムの施用は、炭酸カルシウムの施用と同様に土壌pHを上昇させ、土壌溶液中鉄濃度を低下させることが知られている<sup>84)</sup>。さらに、水稻による珪酸の多量吸収が鉄の過剰吸収を抑制する効果を持つことが報告されている<sup>80)</sup>。

本研究の結果、珪酸の多量吸収が鉄の過剰吸収を抑制するのは、根の鉄保持力の上昇に起因することが明らかにされた、また、低pH土壌に対する珪酸カルシウムの施用は、酸性矯正の項に述べたと同じ効果をもたらす、さらに、カルシウム供給力の小さい土壌に対するそれは、根の鉄排除能および鉄保持力の上昇をもたらして、水稻の鉄過剰抵抗性を大にする。

#### ⑥ 排 水

排水を良好にすると、土壤溶液中の sulfide と鉄濃度および水稻体の鉄含有率が著しく低下することが知られている<sup>84)</sup>。すなわち、排水不良田にあっては、これを改良して排水良好田とし、土壤の酸化還元電位を高く保つようにすることが鉄過剰防止対策として重要な意義を持つと云われる。

本研究の結果、排水に対するこのような意義づけは正当であると考えられる。さらに、排水のこのような意義は、排水不良田における sulfide や有機酸、あるいはあまりに高濃度にすぎると 2 価鉄の集積を排水によって減少させることが、これら有害物質による根の鉄排除能と鉄保持力の破壊を阻止することに起因することが鉄過剰症との関連において明らかにされた。

⑦ 無硫酸根肥料の施用

老朽化水田における秋落ちの原因は、硫酸の還元にとまって生成する sulfide の生育阻害作用にあると古くから指摘され<sup>60,97)</sup>、無硫酸根肥料の施用が推奨されて来た<sup>61,63)</sup>。その後、秋落ちの原因は sulfide 障害に起因する鉄過剰症であることが示されている<sup>84,117)</sup>。

老朽化水田における無硫酸根肥料の施用は、sulfide 生成量を減少させ、sulfide による鉄排除能と鉄保持力の破壊を阻止して、鉄過剰抵抗性の増大をもたらすと評価出来る。

⑧ 客 土

秋落ちが発生する老朽化水田に対する活性鉄を多量に含む土壌の客土は、土壤の還元によって生成する sulfide イオンを FeS として沈澱したり、根表面に附着する酸化鉄による sulfide イオンの酸化を促進し、その結果、sulfide 障害の発生を軽減するとされ<sup>60,62,63,97)</sup>、実施されて来ている。しかし、その後活性鉄の少ない秋落ち水田においても、土壤溶液中の鉄濃度は高くなることが認められており<sup>84)</sup>、老朽化水田に対する客土の効果は、むしろ、老朽化水田においてその供給力が小さい K, Ca, Mg, Mn, Si などを客土によって多量供給し、水稻におけるこれら要素の栄養状態を改善して、根の鉄排除能、鉄保持力、および培地鉄濃度を低く維持する機能をともに高め、鉄過剰抵抗性を大にする点にあると考えられる。

これら鉄過剰防止対策のうち、加里の多施、珪酸カルシウムおよび炭酸カルシウムの施用、二酸化マンガンの施用、燐酸の多施、客土などは、土壤の K, Ca, Mn, P, Si などの無機元素供給力が小さい土壌において、その効果が顕著であると考えられる。また、マグネシウムの多施が必要な場合もある。

したがって、湛水条件下で鉄濃度が上昇する土壤地帯においては、土壤のこれら要素供給力を調査し、その上でこれら対策のうちどの対策を採用するかを決定すべきである。

さらに、次の 2 つの対策が、本研究の結果から提案される。

① 塩成干拓地の開田時における NaCl および MgCl<sub>2</sub> の十分な洗脱

培地における高濃度 NaCl あるいは MgCl<sub>2</sub> と高濃度鉄の共存は、根の鉄保持力を低下させ、水稻の鉄過剰抵抗性を低下させる。したがって、塩成干拓地を開田する場合には、NaCl と MgCl<sub>2</sub> の洗脱を充分に行なって、土壤溶液中 Na あるいは Mg 濃度を少なくとも 100 ppm 以下にすることが必要である。

② 地上部重に対する根部重割合を高くすること

蒸散速度が大きい地帯の水稻栽培において、地上部重に対する根部重割合の低い品種や、これを低くする栽培法の採用は、根の単位重量当り水吸収を増大し、培地鉄濃度が高い場合には、単位重量当りの根に達する鉄の量が極めて多量になり、その結果、根の鉄排除能と鉄保持力の低下をもたらして、水稻の鉄過剰抵抗性が低下する。したがって、このような地帯においては、地上部重に対する根部重割合の高い品種あるいはこの割合を高めるような栽培を採用することが望ましい。

要 約

高鉄濃度培地条件下で発現される水稻の鉄過剰制御機構と、この制御能を低下させて水稻に鉄過剰症をもたらす要因を明らかにして、これに基づいた鉄過剰症対策を確立せんとして実験を実施し、下記の結果を得た。

1) 水稻根は培地濃度を低く維持する機能、鉄排除能、および鉄保持力を持っているために、培地鉄濃度がある程度高くても、地上部鉄含有率は極端な上昇を示さず、水稻が鉄過剰症におちいることが少ない。これら 3 機能が水稻の鉄過剰制御機構である。

2) 湛水土壌条件下で培地の Eh は、水稻無栽培区では時間の経過にとまって急激に低下するが、栽培区では無栽培区より明らかに高い。水耕条件下でも、生育初期の水稻では培地の 2 価鉄を酸化して 3 価鉄にする機能を発揮する。したがって、水稻根は培地の Eh を高く保って 2 価鉄を 3 価鉄に酸化するか、土壌中に存在する 3 価の鉄化合物の 2 価鉄への還元を阻止することによって、培地中の 2 価鉄濃度を低く維持する機能を持つ。

3) 低鉄濃度条件下では、水稻根は鉄を主に積極的

吸収する。一方、高鉄濃度条件下では、主に蒸散にとまなり mass flow によって吸収する。しかし、この場合、mass flow によって根に達する溶存鉄の一部は、根の鉄排除能によって根への侵入を阻止される。

根が鉄排除能を示す限界培地鉄濃度は、健全な水稲にあっては10~50 ppm Fe の間にある。鉄排除能は KCN で阻害され、根の生理的活性と密接な関係を持ち、呼吸によって生産されたエネルギーを消費しつつ機能していると考えられる。

4) 高鉄濃度条件下で、水稲根は吸収した鉄を地上部へ移行しにくくする鉄保持力を持つ。鉄保持力は根の2価鉄酸化力に起因する。根の2価鉄酸化力は KCN や 200~1000 ppm Na の NaCl の存在によって阻害されるが、鉄排除能は KCN のみで阻害され、NaCl では阻害されない。したがって、根の2価鉄酸化力と鉄排除能とは全く別な機能である。根の鉄保持力も根の生理的活性の影響を受ける。

5) 上記3機能からなる水稲の鉄過剰制御能は生育時期によって変動する。すなわち、根の鉄排除能は生育初期に極めて小さく、分けつ後期から出穂期にかけて大きく、出穂後再度次第に小さくなる。根の鉄保持力は生育初期に大きく、生育が進むにつれて小さくなる。培地中の2価鉄に対する酸化能は、生育初期にのみ認められる。その結果、水稲の鉄過剰抵抗性は、生育初期に小さく、分けつ後期から出穂期にかけて大きく、その後再度低下する。

6) 水稲の鉄過剰制御能は、無機栄養状態によっても影響を受ける。すなわち、根の鉄排除能は K 欠乏によって著しく低下し、Ca, Mg, Mn, P の欠乏によっても低下する。根の鉄保持力は Mg, Mn 欠乏および Si 栄養の劣悪化によって低下し、K および Ca 欠乏によっても低下する。

その結果、鉄過剰抵抗性は K 欠乏水稲で極めて小さく、Ca, Mg, Mn 欠乏水稲や Si 栄養の劣悪な水稲でも小さく、P 欠乏水稲でもやや小さい。

7) 水耕条件下で認められたこのような水稲の無機栄養状態と鉄過剰制御能との関係は、K について土耕条件下でも確認された。

また、土耕条件下で、加里欠乏水稲は培地の Eh を上昇させる機能が小さいことも認められた。

8) 根の鉄排除能は、培地中に根の呼吸を阻害する物質が存在する場合や、根に到達する鉄の量が多量にも多量になった場合に破壊される。根に到達する鉄の量を決定するのは水吸収量と培地鉄濃度である。このような

条件下では、根の鉄保持力も低下する。

9) 以上の結果から、これまでに提案されてきた水稲の鉄過剰防止対策は、次の2つの側面からその意義を論ずることが出来る。

(a) 土壤溶液中の鉄濃度および硫化水素や有機酸など根の生育に対して有害な物質の濃度を低く維持するための方策

(b) 水稲の生理状態を改善して、高鉄濃度に対する抵抗性を高めるための方策

すなわち、酸性矯正および排水は(a)の効果を持つとともに、根の生理状態を改善することによって(b)の効果をも併せ持っている。無硫酸根肥料の施用は(a)の効果を持つものであり、磷酸および珪酸カルシウムの施用は(a)および(b)両方の効果を持つ。経験的に鉄過剰防止対策として有効であることが知られている加里多施の効果は、本研究によって(b)に起因することが示された。

さらに、次の2つの対策が、本研究の結果から提案された。

(1) 塩成干拓地の開田時における NaCl および MgCl<sub>2</sub> の充分な洗脱。

(2) 地上部重に対する根部重割合を高めること。

## 引用文献

- 1) AIYAR, S. P. (1946): *Indian Farming*, **7**, 11.
- 2) 有門博樹 (1955): 日作紀, **23**, 285-286.
- 3) 有門博樹 (1956): 日作紀, **24**, 289-295.
- 4) 馬場 起 (1958): 農技研報, **D 7**, 1-157.
- 5) BABA, I. (1963): *Physiological Injury, Theory and Practice of Growing Rice*, Fuji Publishing Co. Ltd., Tokyo.
- 6) BABA, I., INADA, K. and TAJIMA, K. (1964): *Mineral Nutrition and the Occurrence of Physiological Disease., The Mineral Nutrition of the Rice Plant.*, Johns Hopkins, Baltimore.
- 7) 馬場 起・田島公一 (1960): 日作紀, **29**, 47-50.
- 8) 馬場 起・高橋保夫・稲田勝美 (1958): 日作紀, **26**, 190-192.
- 9) 馬場 起・高橋保夫・岩田岩保・稲田勝美 (1954): 日作紀, **22**, 111-112.
- 10) 馬場 起・高橋保夫・岩田岩保・稲田勝美 (1955): 日作紀, **23**, 273.
- 11) BARBER, D. A., EBERT, M. and EVANS, N.T.S. (1962): *J. Expt. Bot.*, **13**, 397-403.
- 12) BROUWER, R. (1954): *Acta Bot. Neer.*, **2**, 264-312.
- 13) BROUWER, R. (1965): *Ann. Rev. Plant Physiol.*,

- 16, 241-266.
- 14) BROWN, J. C. (1960): *Soil Sci.*, **89**, 246-247.
- 15) BROWN, J. C., HOLMES, R. S., SHAPIRO, R. E. and SPECHT, A. W. (1955): *Soil Sci.*, **79**, 363-372.
- 16) BROWN, J. C., HOLMES, R. S. and TIFFIN, L. O. (1959): *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **23**, 231-234.
- 17) BROWN, J. C., HOLMES, R. S. and TIFFIN, L. O. (1961): *Soil Sci.*, **91**, 127-132.
- 18) BROWN, J. C. and TIFFIN, L. O. (1960): *Soil Sci.*, **89**, 8-15.
- 19) BROWN, J. C., TIFFIN, L. O., HOLMES, R. S., SPECHT, A. W. and RESNICKY, J. W. (1959): *Soil Sci.*, **87**, 89-94.
- 20) BURTCH, L. M., THORNE, D. W. and WANN, F. B. (1948): *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **13**, 394-398.
- 21) 茅野充男・三井進午 (1967): *土肥誌*, **38**, 255-259.
- 22) DE, P. K. and MANDAL, L. N. (1957): *Soil Sci.*, **84**, 367-376.
- 23) DRAKE, M., VENGRIS, J. and COLBY, W. G. (1951): *Soil Sci.*, **72**, 139-147.
- 24) EPSTEIN, E. (1954): *Science*, **120**, 987-988.
- 25) EPSTEIN, E. (1956): *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **7**, 1-24.
- 26) ERIKSSON, E. (1952): *J. Soil Sci.*, **3**, 238-250.
- 27) 藤原彰夫・飯田修二 (1956): *東北大農研彙*, **7**, 85-101.
- 28) GILE, P. L. and CARRERO, J. O. (1916): *J. Agr. Res.*, **7**, 503-528.
- 29) GILE, P. L. and CARRERO, J. O. (1920): *J. Agr. Res.*, **20**, 33-61.
- 30) GOTOH, S. and YAMASHITA, K. (1966): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**, 230-238.
- 31) HAAS, A. R. C. (1942): *Plant Physiol.*, **17**, 27-51.
- 32) HOAGLAND, D. R. and BROYER, T. C. (1936): *Plant Physiol.*, **11**, 471-507.
- 33) HOAGLAND, D. R. and BROYER, T. C. (1942): *J. Gen. Physiol.*, **25**, 865-880.
- 34) HOLMES, R. S. and BROWN, J. C. (1955): *Soil Sci.*, **80**, 167-179.
- 35) HONERT, T. H., van Den, HOOYMANS, J. J. M. and VOLKERS, W. S. (1955): *Acta Bot. Neerl.*, **4**, 139-155.
- 36) HOPE, A. B. and STEVENS, P. G. (1952): *Aust. J. Sci. Res.*, [B] **5**, 335-343.
- 37) HYLMÖ, B. (1953): *Physiol. Plant.*, **6**, 333-405.
- 38) HYLMÖ, B. (1958): *Physiol. Plant.*, **11**, 382-400.
- 39) 位田藤久太郎・堀 士郎・奥田 東 (1958): *土肥誌*, **29**, 259-262.
- 40) INADA, K. (1965): *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, **33**, 315-323.
- 41) 石塚喜明・田中 明 (1963): *水稻の栄養生理*, 養賢堂, 東京.
- 42) 石塚喜明・田中 明・藤田 収 (1961): *土肥誌*, **32**, 97-100.
- 43) JAMES, W. O. (1953): *Plant Respiration*, Clarendon Press., Oxford, 193.
- 44) JENSEN, C. R., STOLZY, L. H. and LETEY, J. (1967): *Soil Sci.*, **103**, 23-29.
- 45) JOHNSON, M. O. (1924): *Hawaii Agr. Expt. St. Bull.*, **52**, 1-38.
- 46) KANDIAH, S. (1952): *Trop. Agriculturist*, **108**, 48.
- 47) KIHLMAN-FALK, E. (1961): *Physiol. Plant.*, **14**, 417-438.
- 48) 木村次郎 (1931): *農事試彙*, **1**, 375-402.
- 49) 木村次郎 (1932): *農事試彙*, **2**, 1-32.
- 50) 木村次郎・岡島秀夫 (1950): *東北大農研彙*, **D1**, 1-14.
- 51) 木村次郎・岡島秀夫 (1950): *東北大農研彙*, **2**, 163-178.
- 52) 熊田恭一 (1949): *土肥誌*, **19**, 119-124.
- 53) 鍛塚昭三・大島康義 (1961): *農化誌*, **35**, 67-71.
- 54) 久馬一剛・川口桂三郎 (1966): *土肥誌*, **37**, 354.
- 55) LINDSAY, W. L. and THORNE, O. W. (1954): *Soil Sci.*, **77**, 271-279.
- 56) LINGLE, J. C., TIFFIN, L. O. and BROWN, J. C. (1963): *Plant Physiol.*, **38**, 71-76.
- 57) MACHLIS, L. (1944): *Amer. J. Bot.*, **31**, 183-192.
- 58) MILLER, G. W. (1960): *Soil Sci.*, **89**, 241-245.
- 59) 三井進午 (1949): *農及園*, **24**, 173-176.
- 60) 三井進午 (1949): *農及園*, **24**, 245-249.
- 61) 三井進午 (1949): *農及園*, **24**, 319-320.
- 62) 三井進午 (1949): *農及園*, **24**, 385-387.
- 63) 三井進午 (1949): *農及園*, **24**, 453-454.
- 64) MITSUI, S. (1964): *The Mineral Nutrition of the Rice Plant*, 53, John's Hopkins, Baltimore.
- 65) 三井進午・麻生末雄・熊沢喜久雄 (1951): *土肥誌*, **22**, 46-52.
- 66) 三井進午・熊沢喜久雄・菱田 孝 (1959): *土肥誌*, **30**, 411-413.
- 67) 三井進午・熊沢喜久雄・石原達夫 (1953): *土肥誌*, **24**, 45-50.
- 68) 三井進午・熊沢喜久雄・向井 登 (1959): *土肥誌*, **30**, 345-348.

- 69) 三井進午・熊沢喜久雄・上田 実 (1961): 土肥誌, **32**, 11-14.
- 70) 三井進午・天正 清 (1952): 土肥誌, **22**, 301-307.
- 71) 村上英行 (1968): 土肥誌, **39**, 194-198.
- 72) 村上英行 (1968): 土肥誌, **39**, 514-519.
- 73) NHUNG, M. M. and PONNAMPERUMA, F. N. (1965): *Soil Sci.*, **102**, 29-41.
- 74) 野口弥吉・菅原友太 (1957): カリシンボジウム, 1957, 14-27.
- 75) OADES, J. M. (1963): *Soils and Fertilizers*, **26**, 69-80.
- 76) 岡島秀夫 (1960): 東北大農研彙, **12**, 1, 1-146.
- 77) 岡島秀夫・木村次郎 (1951): 東北大農研彙, **3**, 1-10.
- 78) 岡本 弘 (1950): 農及園, **25**, 437-439.
- 79) 奥田 東・高橋英一 (1961): 土肥誌, **32**, 481-488.
- 80) 奥田 東・高橋英一 (1962): 土肥誌, **33**, 1-8.
- 81) 大杉 繁 (1934): 土肥誌, **8**, 補冊, 75-76.
- 82) 太田保夫 (1968): 農技研報, **D 18**, 31-104.
- 83) OTA, Y. and YAMADA, N. (1962): *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, **31**, 90-97.
- 84) PARK, Y. D. and TANAKA, A. (1968): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **14**, 27-34.
- 85) PONNAMPERUMA, F. N. (1955): Ph. D. Thesis, Cornell Univ.
- 86) PONNAMPERUMA, F. N. (1964): *The Mineral Nutrition of the Rice Plant.*, 295-328, John's HOPKINS, Baltimore.
- 87) PONNAMPERUMA, F. N. (1964): *Int. Rice Res. Inst., Ann. Rep. for 1964*, Manila, Philippines.
- 88) PONNAMPERUMA, F. N., BRADFIELD, D. and PEECH, M. (1955): *Nature*, **175**, 265-266.
- 89) PONNAMPERUMA, F. N., TIANCO, E. M. and LOY, T. (1967): *Soil Sci.*, **103**, 374-382.
- 90) PONNAMPERUMA, F. N., YUAN, W. L. and NHUNG, M. T. M. (1965): *Nature*, **207**, 1103-1104.
- 91) PRESSMAN, B. C. and LARDY, H. A. (1955): *Biochem. et. Biophys. Acta*, **18**, 482-487.
- 92) REMY, H. (1956): "Treatise on Inorganic chemistry". Vol. II, Elsevier Publishing Co., Amsterdam.
- 93) REUTHER, W. and CRAWFORD, C. L. (1946): *Soil Sci.*, **62**, 477-491.
- 94) RUSSELL, R. S. and SHORROCKS, V. M. (1959): *J. Expt. Bot.*, **10**, 301-316.
- 95) 佐伯秀章・伊沢悟郎 (1952): 土肥誌, **22**, 264-268.
- 96) 塩入松三郎・青峰重範 (1940): 農技研特報.
- 97) 塩入松三郎 (1945): 農及園, **20**, 39-40.
- 98) STEWARD, F. C., BERRY, W. E. and BROYER, T. C. (1936): *Ann. Bot. (London)*, **50**, 345-366.
- 99) SUTCLIFFE, J. F. (1962): *Mineral salts absorption in Plants.*, New York.
- 100) 鈴木直治・富沢長次郎・豊田 栄 (1956): 植病報, **21**, 175-180.
- 101) 高城成一 (1958): 東北大農研彙, **10**, 13-28.
- 102) 高城成一 (1960): 東北大農研報, **D 11**, 77-96.
- 103) 高城成一 (1966): 東北大農研報, **18**, 1-158.
- 104) 高城成一 (1972): 近代農業における土壌肥料の研究, **3**, 66-72, 養賢堂, 東京.
- 105) 高橋治助・柳沢宗男・河野 通佳・矢沢 文雄・吉田 武彦 (1951): 農技研報, **B 4**, 1-83.
- 106) 高井康雄 (1961): 農業技術, **16**, 162-166.
- 107) 高井康雄・小山忠四郎・加村崇雄 (1955): 農化誌, **29**, 967-972.
- 108) 高井康雄・小山忠四郎・加村崇雄 (1957): 農化誌, **31**, 215-220.
- 109) 瀧嶋康夫 (1960): 土肥誌, **31**, 435-440.
- 110) 瀧嶋康夫 (1963): 農技研報, **B 13**, 117-252.
- 111) 瀧嶋康夫・塩島光洲・有田 裕 (1960): 土肥誌, **31**, 441-446.
- 112) 瀧嶋康夫・塩島光洲・今野喜一 (1962): 土肥誌, **33**, 331-334.
- 113) 田中 明 (1962): 土肥誌, **33**, 381-385.
- 114) 田中 明 (1970): 土肥誌, **41**, 457-460.
- 115) TANAKA, A., YAMAGUCHI, J. and KAWAGUCHI, K. (1973): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **19**, 161-173.
- 116) TANAKA, A., LOE, R. and NAVASERO, S. A. (1966): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**, 158-164.
- 117) TANAKA, A., RANJIT, P., MULLERIYAWA, R. P. and YASU, T. (1968): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **14**, 1-6.
- 118) TANAKA, A. and NAVASERO, S. A. (1966): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**, 107-114.
- 119) TANAKA, A. and NAVASERO, S. A. (1966): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**, 213-219.
- 120) 田中 明・下野勝昭・石塚喜明 (1969): 土肥誌, **40**, 415-419.
- 121) TANAKA, A. and YOSHIDA, S. (1970): *Nutritional Disorders of the Rice Plant in Asia*, IRRI Tech. Bull., No. 10.
- 122) TENSHO, K. and YEN, K. L. (1970): *Soil Sci. Plant Nutr.*, **16**, 30-37.
- 123) TENSHO, K. and Yen, K. L. (1970): *Redioisotopes*, **19**, 574-579.
- 124) ULRICH, A. (1942): *Amer. J. Bot.*, **29**, 220-227.
- 125) 瓜谷郁三 (1954): 農産加工技術研究会誌, **1**, 205-213.

- 126) 瓜谷郁三・村松敬一郎 (1952): 農化誌, **26**, 289-295.
- 127) VAN RAALTE, M. M. (1940): Annales du Jardin Botanique, **1**, 99-114.
- 128) WADA, S. (1961): Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. 4, **27**, 237-249.
- 129) WALLIHAM, E. F., GARBER, M. J., SHARPLESS, R. G. and WILMA, L. (1961): Plant Physiol., **36**, 425-428.
- 130) 渡辺敏夫 (1956): 農及園, **31**, 170-174.
- 131) WATANABE, I. and TENSHO, K. (1970): Soil Sci. Plant Nutr., **16**, 192-194.
- 132) WIEBE, H. H. and KRAMER, P. J. (1954): Plant Physiol., **29**, 342-348.
- 133) 山田 登・猪山純一郎 (1953): 日作紀, **21**, 197-198.
- 134) YAMADA, N. and OTA, Y. (1958): Proc. Crop Sci. Soc. Japan, **26**, 205-210.
- 135) YAMANE, I. (1958): Soil Plant Food., **4**, 25-31.
- 136) YAMANE, I. and SATO, K. (1963): Soil Sci. Plant Nutr., **9**, 28-31.
- 137) YAMANE, I. and SATO, K. (1964): Soil Sci. Plant Nutr., **10**, 127-133.
- 138) 米田茂男 (1958): 土肥誌, **28**, 416-420.
- 139) 吉田昌一 (1965): 農技研報, **B15**, 1-58.

### Summary

The iron concentration in the soil solution increases significantly when a soil is kept under submerged conditions. Thus, lowland rice frequently suffers from iron toxicity which is very rare in upland crops.

There are, however, instances of rice plants growing normally even when the iron concentration is fairly high, and there is no simple relation between the iron concentration in the soil solution and the iron status of the rice plants. Thus, the susceptibility of rice plants to iron toxicity appears to be influenced by the physiological status of the plants.

The purpose of these studies is to establish methods of preventing iron toxicity in lowland rice by understanding the physiological devices by which the rice plant tolerates high iron concentrations in the growth media and factors affecting these devices.

The results obtained are summarized as follows:

#### (I) Devices by which the Rice Plant Tolerates High Iron Concentrations in the Growth

#### Media

Rice roots have the following three devices to counteract iron toxicity.

##### (a) Oxidizing Power to the Growth Media

The Eh of the soil solution of a soil decreases after submergence. This decrease is interrupted when rice roots are growing in the soil because of their oxidizing power. By this oxidizing power ferrous iron in the solution is oxidized to ferric iron, and the iron concentration is kept at low levels.

##### (b) Iron-Excluding Power

When the iron concentration in the growth medium is low, the absorption of iron by the rice plant is faster than that of water, and is inhibited by respiratory inhibitors, such as KCN. Thus, under such conditions active absorption is the main mechanism to absorb iron.

On the other hand, when the iron concentration in the growth medium is high, the absorption of iron is slower than that of water, and is considerably increased by respiratory inhibitors, such as KCN. Thus, under such conditions healthy rice roots have the power to exclude the iron which reaches the roots along with the water absorbed by the plant or by diffusion, and this power is associated with the metabolic activity of the roots.

The critical iron concentration in the growth media for the operation of the iron-excluding effect is between 10 and 50 ppm Fe. This effect is impaired when a very large amount of iron reaches the roots.

##### (c) Iron-Retaining Power

Part of the iron entering the roots translocates to the shoots and the rest is retained in the roots. The translocation percentage of iron, i.e., the amount of iron translocated to the shoot expressed as a percentage of the total amount of iron absorbed by the plant, decreases with an increase of the iron concentration in the growth media and increases under the presence of KCN and NaCl at high concentrations in the growth media. With NaCl at high concentrations, the Fe<sup>++</sup> oxidizing power of the roots is decreased and the iron-excluding power is not affected. Thus, the rice roots have an iron-retaining power which is mainly derived from the Fe<sup>++</sup> oxidizing power of the roots. The iron-retaining power is also associated with the metabolic activity of the roots and is impaired by a very large amount of iron.

## (II) Factors Affecting the Devices by which High Iron Concentrations are Tolerated

### (a) Age of Plant

The devices described above, by which the roots tolerate high iron concentrations, change with the age of the plant. The iron-excluding power is low in the early stages of growth, increases with growth till the flowering stage, and then decreases gradually. The iron-retaining power is high in the early stages and decreases with the growth. The oxidizing power is high in the early stages. Through the combination of these changes with age, the rice plant is more susceptible to iron toxicity in the early and later stages, and more resistant in the middle stages of growth.

### (b) Nutritional Status of Plant

The devices by which the roots tolerate high iron concentrations are affected by the nutritional status of the plant. The iron-excluding power is lower in the plant deficient in calcium, magnesium, phosphorus, or manganese, and especially in potassium, than the normal or nitrogen-deficient plant. The iron-retaining power is lower in the plant deficient in magnesium, manganese, silica, potassium or calcium than the normal plant. By the combination of the influences of nutrients on these devices, the rice plant deficient in calcium, magnesium, manganese, phosphorus, or silica, and especially in potassium, is more susceptible to iron toxicity than the normal plant.

### (c) Ratio of Root Weight to Shoot Weight

The amount of water transpired by a rice plant is approximately proportional to the shoot weight. Thus, a decrease of the ratio of root weight to shoot weight results in an increase in the amount of water absorbed per unit weight of roots. This increase causes an increase in the amount of iron reaching and entering in a given unit weight of roots, even if the iron concentration in the growth medium is kept constant. When a very large amount of iron enters in a given unit weight of roots, the iron-excluding power and iron-retaining power of the roots are weakened. Thus, the ratio of root weight to shoot weight is an important factor affecting the devices by which high iron concentrations are tolerated.

### (d) Condition of Growth Medium

High iron concentrations above a certain level in the growth medium cause more severe iron

toxicity not only because more iron reaches the roots, but also because the iron-tolerating devices of the roots are impaired by the iron itself.

The iron-excluding power and the iron-retaining power are impaired when the roots are affected by respiratory inhibitors. Thus, an accumulation of respiratory inhibitors of the roots in the growth medium, such as hydrogen sulfide, organic acids, etc., causes a decrease of those powers of the roots.

The existence of high concentrations of NaCl or MgCl<sub>2</sub> in land reclaimed from the sea also causes a decrease of the Fe<sup>++</sup> oxidizing power of the roots. Thus, these salts weaken the iron-retaining power of the roots.

An extremely low pH, such as below 4.0, decreases the physiological activity of the rice plant, and thus weakens all of the devices by which rice roots tolerate high iron concentrations in the growth medium.

## (III) Methods of Preventing Iron Toxicity

On the basis of the results described above, methods of preventing iron toxicity in cultivator's fields are classified into two categories.

(a) Methods of keeping the concentration of iron and toxic substances in the growth medium low.

(b) Methods of improving the protecting devices by which the rice plant tolerates high concentrations of iron in the growth medium.

Methods such as the adjustment of pH and drainage or intermittent irrigation, which have been proposed up to this time, are reasonable because these have such effects as (a) and also as (b) by making the roots more healthy.

The use of fertilizers containing no sulphur, which has already been proposed, has the effect of (a).

Heavy applications of phosphorus and calcium silicate have the effect of both (a) and (b).

Heavy applications of potassium, which have been empirically proposed, have the effect of (b).

Furthermore, the following two methods, are proposed as (b) by the present studies.

(1) In soils high in sodium chloride and/or magnesium chloride, such as land reclaimed from the sea, removal of these salts by leaching.

(2) Increase of the ratio of root weight to shoot weight of the rice plant through cultural practices and breeding.