

## *Oryza glaberrima* 系統과 *Oryza sativa* 品種의 登熟期間中 SPAD值와 光合成速度의 變化

尹榮煥\* · 磯田昭弘\*\* · 野島 博\*\* · 高崎康夫\*\*

### Changes in SPAD Value and Photosynthetic Rate during Grain Filling of *Oryza glaberrima* Strains and *Oryza sativa* Cultivars

Young Hwan Yoon\*, Akihiro Isoda\*\*, Hiroshi Nojima\*\* and Yasuo Takasaki\*\*

**ABSTRACT:** The process of the senescence in *Oryza glaberrima* Steud. strains and *Oryza sativa* L. cultivars were examined in terms of SPAD value(chlorophyll content) and photosynthetic rate. SPAD values and photosynthetic rates of flag leaves for 10 genotypes of each species was measured at the 1, 3 and 5 weeks after heading. SPAD values and photosynthetic rates of *O. glaberrima* strains tended to decrease rapidly after heading. *O. sativa* cultivars showed slower decrease as compared to *O. glaberrima* strains, in particular during the period from 1 to 3 weeks after heading. Although there was no significant difference between the two species in the mean value of photosynthetic rate and SPAD value at 1 weeks after heading, *O. glaberrima* had lower values after 3 weeks after heading. There were significant positive correlation coefficients between the photosynthetic rate and the SPAD value at 1 and 3 weeks after heading for *O. glaberrima* strains, and at 1 and 5 weeks after heading for *O. sativa* cultivars. There were significant positive correlation between the decreasing rates of the photosynthetic rates and the decreasing rates of the SPAD values at the period from the 1 to 3 weeks after heading for both species. At the period from 3 to 5 weeks after heading, only *O. glaberrima* showed a significant correlation between two traits, indicating that rapid decrease in chlorophyll content would affect the photosynthesis in *O. glaberrima*.

**Key words:** *Oryza glaberrima* Steud., *Oryza sativa* L., Photosynthesis, Senescence, SPAD value (chlorophyll content).

20餘種의 벼屬중에서 栽培種이라고 알려진 *Oryza glaberrima* Steud.와 *Oryza sativa* L.를 比較하면 *O. glaberrima*는 生理生態의 特徵으로서 種子의 休眠性이 강하고, 成熟후 枯死하며<sup>9)</sup>, 形態의으로는 葉舌가 짧고<sup>9)</sup>, 穗數가 많으며, 一粒重이 적은<sup>13)</sup> 等の 差異點이 報告되어 있다. 光合

成速度는 *O. glaberrima*가 *O. sativa*에 比하여 낮으나<sup>1)</sup>, 施肥反應이 크고<sup>6)</sup>, 乾燥條件下에서도 어느 程度 維持<sup>4)</sup> 한다고 한다. 이와 같이 *O. glaberrima*에 對하여 몇 개의 研究結果가 報告되어 있으나 *O. sativa*에 比해서는 매우 적다. 本質의 으로 *O. glaberrima*는 一年生, *O. sativa*는 多年

\* 農村振興廳 技術協力官室(International Technical Cooperation Center, RDA, Suwon 441-707, Korea)

\*\* 日本 千葉大學 園藝學部(Faculty of Horticulture, Chiba University, Japan)

생으로<sup>9)</sup> 간주되고 있는데 이러한 생존年限의 差異點은 出穗後에 잘 나타나고 있다고 한다<sup>15)</sup>. 또한 開花後 *O. sativa* 系統은 比較的 長期間에 걸쳐 높은 光合成速度를 維持하지만 *O. glaberrima*를 포함한 다른 *Oryza*屬은 光合成速度의 急速한 低下를 보인다고 한다<sup>3)</sup>.

本 實驗에서는 出穗後의 葉綠素含量과 光合成速度의 推移로부터 兩種의 葉身老化 過程의 生理生態의 差異를 밝히려고 하였다.

## 材料 및 方法

供試品種·系統은 日本 國立遺傳學研究所로부터 提供받은 *O. glaberrima* Steud. 10系統 및 *O. sativa* L. 10品種 이었다(表 1). 1996年 4月 18日에 播種하고 4葉期인 5月 22日에 1/5,000a pot에 pot當 1本씩 移植하여 湛水狀態로 栽培하였다. 基肥는 分量으로 N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, K<sub>2</sub>O를 각각 pot當 0.6g, 追肥는 0.3g씩 7月 5日, 7月 12日, 7月 19日에 3회 分施하였다. *O. glaberrima* 10系統은 서아프리카 기니아에서 수집한 栽培種으로 日長 感應型이기 때문에 主稈 8葉期인 6月 15일부터 6月 29日까지 晝間 10時間, 夜間 14時間의 短日處理를 實施하였다.

試驗區는 品種別 完全任意配置 3反復으로 하였으며 調査는 각각의 系統·品種 3pot를 대상으로 主稈의 出穗後 1週, 3週, 5週의 3回 測定하였다. 葉綠素含量은 葉綠素計(日本 미놀타社 SPAD-502)를 사용하여 主稈 止葉의 10個 지점을 測定한 後 平均하여 SPAD值로 나타내었다. 光合成速度는 携帶用 光合成 測定計(美國 CID社 CI-301PS)을 사용하여 葉綠素含量을 測定한 同一葉 同一部位를 測定하였다. 光合成速度의 測定은 溫度 30±1℃, 照度 45klux로 設定한 growth cabinet 內에서 午前9시에서 12時까지 測定하였다. 收穫時에 主稈의 穗重 및 粒重을 調査하였으나 *O. sativa*의 3品種은 鳥類被害 때문에 測定을 못하였다. 또한 *O. glaberrima*의 大部分의 系統은 登熟期間중 脫粒이 많았으나 無視하였다.

Table 1. Heading date and the number of days of the main culm from planting to heading

Strains	Species	Heading date	Days to heading
<i>O. glaberrima</i>			
C7599		21 July	94±0.3*
W492		22 July	95±0.0
C0440		23 July	96±0.6
C8534		23 July	96±0.3
C8540B		23 July	96±0.3
C7633		24 July	97±0.3
C8536		25 July	98±0.7
C8569		27 July	100±0.3
C7481		31 July	104±0.7
C7576		18 Aug.	122±1.2
Mean			100
<i>O. sativa</i>			
Norin 11		23 July	96±0.9
Akihikari		30 July	103±0.9
Gohyakumankoku		30 July	103±0.3
Reimei		30 July	103±1.5
Koshihikari		5 Aug.	108±0.7
Habataki		6 Aug.	110±0.9
Hoshinohikari		16 Aug.	120±0.0
Akibare		24 Aug.	128±0.3
Takanari		26 Aug.	130±0.3
Norin 22		26 Aug.	130±0.3
Mean			113

\* Mean±standard error(n=3).

## 結果

### 1. 止葉의 SPAD值와 光合成速度의 推移

그림 1은 出穗後 SPAD值 및 光合成速度의 推移를 나타낸 것이다. *O. glaberrima* 系統은 出穗後 1週에서 3週 및 5週로 갈수록 SPAD值가 急速히 低下하는 傾向이었다. W492, C8540B, C8569는 出穗後 1週에서 3週까지 低下速度가 크고 특히 C8540B와 C8569는 出穗後 3週의 SPAD值가 거의 零이었다. C7599, C0440, C8534, C7481는 反對로 出穗後 1週에서 3週까지 低下速度는 적었으나 出穗後 3週에서 出穗後 5週까지의 低下速度가 컸다. 出穗後 1週의 SPAD值는

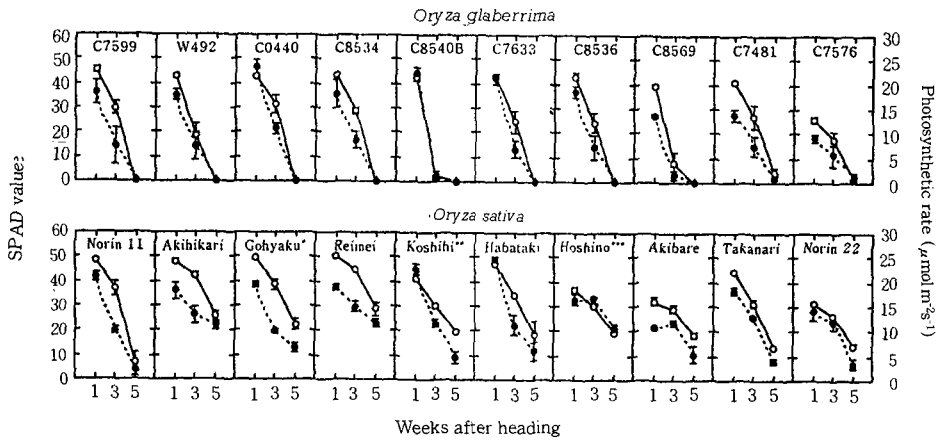


Fig. 1. Changes in the SPAD values and photosynthetic rates of flag leaf at 1, 3 and 5 weeks after heading. Vertical bars indicate standard error.

—○— SPAD value                      ···●··· Photosynthetic rate  
 \* Gohyakumankoku, \*\* Koshihikari, \*\*\* Hoshinohikari

C7576를 除外하고 40~50程度로서 系統間에 큰 差異는 없었으나 出穂後 3週에는 系統間에 큰 差異를 보였으며 出穂後 5週에는 全系統이 零 또는 零에 가까운 값을 보였다. *O. sativa* 品種은 *O. glaberrima* 系統에 比하여 低下速度가 적으며 특히 出穂後 1週부터 出穂後 3週까지의 低下가 적은 傾向이었다. 出穂後 1週에서는 타카나리를 除外하고 出穂期가 빠른 品種이 SPAD值가 높은 傾向이었다. 出穂期가 늦은 호시노히카리, 아키바레, 農林22號는 葉綠素含量이 30程度 이었다. 出穂後 3週에서는 아키히카리, 레이메이, 아키바레는 거의 低下하지 않았으며 다른 品種도 30程度를 維持하고 있었다. 5週에서는 農林11號는 零에 가까운 값을 보였으나 다른 品種은 10~30程度의 값을 보였다.

光合成速度는 *O. glaberrima* 系統은 SPAD值와 비슷한 推移를 보이고 있었으며 低下가 急激하였다. 出穂後 1週에는 出穂期가 늦은 C8569, C7481, C7576은 다른 系統에 비해 有意의으로 낮은 값을 보였다. 出穂後 3週에는 C0440을 除外하고 全系統이  $10 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下로 특히 SPAD值의 減少가 빨랐던 C8540B, C8569는  $0 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$

으로 되었다. 出穂後 5週에는 全系統이  $0 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 되었다. *O. sativa* 品種은 光合成速度의 品種間 差異가 컸다. 出穂後 1週에는 農林11號, 고시히카리, 하바타키는 높은 값을 보였으나 出穂期가 늦은 호시노히카리, 아키바레, 農林22號는 낮은 값을 보였다. 出穂後 3週에는 農林11號, 고타구만곡구, 고시히카리, 하바타키는 큰 폭으로 低下하였으나 다른 品種은 低下幅이 작았다. 出穂後 5週에는 農林11號는  $0 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에 가까웠으나 다른 品種은  $5\sim 10 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度를 維持하고 있었으며 특히 아키히카리와 레이메이는  $10 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上の 값을 維持하고 있었다.

*O. glaberrima* 系統과 *O. sativa* 品種의 平均値를 比較하여 보면 SPAD值는 出穂後 1週에는 兩種間에 有意의인 差가 없었다(表 2). 出穂後 3週가 되면 *O. glaberrima* 系統은 21.2, *O. sativa* 品種은 34.4로 되어 有意의인 差異가 있었다. 出穂後 5週에는 *O. glaberrima* 系統은 거의 零으로 되어 *O. sativa*의 品種과 明確한 差異가 있었다. 光合成速度도 거의 同一한 傾向으로 出穂後 1週에는 有意의인 差가 없었으나 出穂後 3週 以後는 *O. glaberrima* 系統이 有意的으로 낮은 값을 나

Table 2. Means of SPAD values and photosynthetic rates for each species at 1, 3, 5 weeks after heading

Species	SPAD value			Photosynthetic rate ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )		
	1 week	3 weeks	5 weeks	1 week	3 weeks	5 weeks
<i>O. glaberrima</i>	40.9	21.2	0.6	17.5	6.2	0.2
<i>O. sativa</i>	42.9	34.4	18.7	18.3	12.3	6.5
Significance	ns	**	***	ns	***	***

ns, \*\*, \*\*\* : not significant, significant at the 1% and 0.1% probability levels between the two species, respectively.

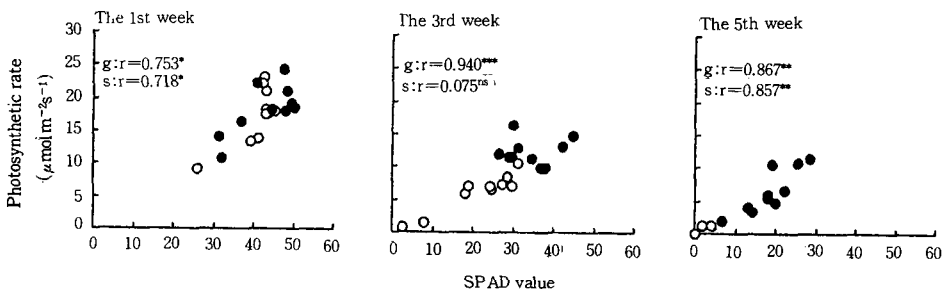


Fig. 2. Relationship between SPAD values and photosynthetic rates of flag leaf at 1, 3 and 5 weeks after heading.

NS, \*, \*\* and \*\*\* : non significance, 5%, 1% and 0.1% level of significance, respectively.

○ g : *O. glaberrima*      ● s : *O. sativa*

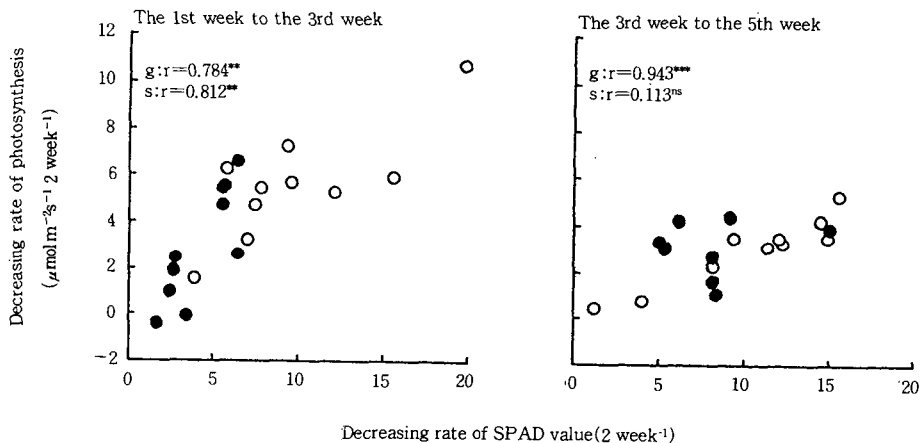


Fig. 3. Relationship between decreasing rate of SPAD value and decreasing rate of photosynthesis. Symbols are same as those in Fig. 2.

\*\* and \*\*\* : 1% and 0.1% level of significance, respectively.

타내었다.

## 2. SPAD值와 光合成速度와의 關係

SPAD值와 光合成速度의 關係는 種 또는 登熟時期에 따라 相異하였다(그림 2). 出穗後 1週에서는 兩種 모두 同程度의 有意한 相關을 나타내었

Table 3. Relations of photosynthetic rates to panicle weight of the main culm and grain number per panicle

Species	Weeks after heading	n	Panicle weight of the main culm	Grain number per panicle
<i>O. glaberrima</i>	1	9	-0.732*	-0.537
	3	9	-0.315	-0.313
	5	9	0.556	-0.715
<i>O. sativa</i>	1	7	0.234	0.417
	3	7	0.039	0.018
	5	7	-0.326	-0.344

\* : 5% level of significance.

다. 出穂後 3週에는 *O. glaberrima* 系統은 매우 높은 相關을 나타내었으나 *O. sativa* 品種은 有意的인 關係가 없었다. 出穂後 5週에는 *O. glaberrima* 系統은 葉綠素含量 및 光合成速度가 거의 零이 되었으나 *O. sativa* 品種은 有意한 正의 相關이 있었다.

出穂後 1週부터 3週, 出穂後 3週부터 5週까지 期間의 SPAD值 減少速度와 光合成 減少速度와의 關係를 그림 3에 나타내었다. 出穂後 1週에서 出穂後 3週의 期間에는 兩種 모두 有意한 正의 相關關係가 認定되었다. 出穂後 3週에서 出穂後 5週까지의 期間에서는 *O. glaberrima* 系統은  $r=0.943^{***}$ 의 有意한 正의 相關關係가 認定되었으나 *O. sativa* 品種은 有意성이 없었다.

### 3. 光合成速度와 穗重, 一穗粒數와의 關係

表 3은 各週의 光合成速度와 收穫時 主稈의 穗重, 一穗粒數와의 關係를 나타낸 것이다. 收穫時의 穗重은 *O. sativa*의 品種에 비해 *O. glaberrima*의 系統이 작았다(*O. sativa* 品種 平均 3.79g, *O. glaberrima* 系統 平均 1.40g). *O. glaberrima* 系統은 出穂後 1週의 光合成速度와 穗重間에 有意한 負의 相關이 認定되었으나 出穂後 3週 또는 5週에서는 有意성이 없었다. *O. sativa*의 品種에서도 光合成速度는 收穫時의 兩形質과 有意한 相關關係가 認定되지 않았다.

## 考 察

*O. glaberrima*는 *O. sativa*에 比하여 光合成速度 및 光合成에 關係하는 要因이 不利하다고 한다<sup>11</sup>. 本 實驗에서는 *O. sativa*品種과 *O. glaberrima* 系統의 出穂直後 光合成速度의 差異는 認定되지 않았다. 그러나 그後 葉의 老化가 進行됨에 따라 *O. sativa* 品種은 比較的 높은 光合成速度를 보이고 있으나 *O. glaberrima* 系統은 急速히 低下되었다. 이것은 Cook & Evans<sup>3)</sup>의 實驗結果와 같이 *O. sativa* 品種은 다른 *Oryza*屬 系統의 葉의 老化 經過와 同一한 傾向이었다. 그들은 *Oryza*屬의 栽培化 過程은 光合成速度의 上昇이 아닌 止葉의 光合成速度의 維持와 收穫指數의 增大에 의한 것이 아닌가 推論하였다. 暖地에서 *O. sativa* 品種의 新舊品種을 比較한 結果 新品種은 舊品種에 比하여 窒素含量이 높고 登熟期間의 葉面積의 減少가 적다고 하며<sup>16)</sup>, 登熟期의 光合成速度도 新品種이 舊品種보다 높다고 하는 報告<sup>12)</sup>가 있다. 本 實驗에서 供試한 *O. glaberrima*의 系統은 栽培되고 있는 것이나 脫粒性이 높고, 種子의 休眠性이 強하며 成熟이 不良한 것 등 野生型稻<sup>10)</sup>의 性質을 가지고 있어 供試한 *O. sativa* 品種에 비해 栽培化 過程에서의 登熟과 老化에 對한 選抜이 進展되지 않았을 可能性이 있는 것으로 생각된다.

Morishima et al.<sup>9)</sup>은 *O. glaberrima*는 *O. sativa*와 같이 分化가 多樣하지 않고 品種變異가 發達되지 않았다고 하였다. 따라서 兩種의 老化過程의 差異는 兩種의 選抜過程의 差異를 反映한 結果로 思料된다. 한편, Takasaki et al.<sup>15)</sup> 등은 벼屬 老化의 過程을 生存年限의 面을 검토하여 *O. glaberrima*의 葉面積의 減少가 큰 것은 一年生の

특성인 것으로推論하고 있다. 本 實驗에서도 이 점은 確認되었으나 이것이 *O. glaberrima*의 特有的 性質인지 아니면 一年生에서 由來하는 것인지에 관해서는 今後 他種 또는 他屬을 包含하여 檢討할 必要가 있을 것으로 생각된다.

벼에 있어서 光合成速度와 葉의 窒素含量的 關係에 對해서는 多様な 研究가 報告되어 있다. 窒素條件을 달리하였을 경우<sup>18)</sup>, *Oryza* 屬의 여러 種을 比較하였을 경우<sup>1,14)</sup>에 兩者間에 正의 相關關係가 있다고 한다. 本 實驗에서도 一般的으로 *O. glaberrima* 系統, *O. sativa* 品種의 光合成速度의 品種間 差異는 葉綠素含量에 關係하고 있는 것이 認定되었다. 특히 *O. glaberrima* 系統에서는 葉綠素含量이 出穗後 光合成速度 低下의 制限因子 임이 認定되어 葉綠素의 崩壞가 老化의 要因임을 알았다. 한편, *O. sativa* 品種은 葉綠素含量의 低下 程度가 光合成速度 低下의 制限因子가 아님을 알 수 있었다. *O. sativa* 品種은 sink의 크기가 止葉의 光合成速度에 關與하고 있다는 보고<sup>3)</sup>가 있으나 本 實驗에서는 *O. sativa*의 穗重과 光合成速度 間에 有意한 關係가 認定되지 않아 sink의 크기는 光合成速度에 直接的인 影響을 미치지 않았다.

*O. glaberrima* 系統은 C7576을 除外하고 出穗期가 7月 이었으나 *O. sativa*의 품종은 大部分 8月이었다. Ishii et al.<sup>5)</sup>은 CO<sub>2</sub> 固定에 關係하는 RuBP carboxylase는 高溫이 됨에 따라 活性이 높게 된다고 報告하고 있다. 坂<sup>11)</sup>은 光合成은 葉綠素보다 RuBP carboxylase를 처음으로 하는 CO<sub>2</sub> 固定反應系要因이 制限因子로 됨을 指摘하였다. 和田<sup>17)</sup>도 벼의 老化의 過程에 있어서 CO<sub>2</sub> 固定反應의 低下가 光合成速度의 低下에 크게 關與하고 있다고 報告하였다. 本實驗에 있어서 *O. glaberrima* 系統의 登熟期間은 高溫(7월 25일에서 8월 31일까지 平均 氣溫 26.0℃) 이었기 때문에 光合成速度에 크게 關與하는 酵素 RuBP carboxylase 活性이 높게 維持되어 光合成速度의 制限要因이 되지 않은 것으로 생각된다. 오히려 急速하게 葉綠素含量이 低下되었기 때문에 葉綠素含量이 制限因子로 작용한 것으로 思料된다. 한편, *O. sativa*의 大部分은 登熟期間中 比較的 低

溫(8월 5일에서 9월 10일까지 平均 氣溫 24.3℃) 이었기 때문에 RuBP carboxylase 活性이 低下하여 光合成速度의 制限要因으로 되었을 可能性이 있다고 생각된다. 그러나 *O. sativa*에 比較하여 *O. glaberrima*는 RuBP carboxylase 活性이 낮다는 報告<sup>8)</sup>도 있으므로 今後 RuBP carboxylase 活性의 動態面에서 兩種의 老化의 過程을 比較 檢討할 必要가 있을 것으로 생각된다.

## 摘 要

*O. glaberrima* 10系統과 *O. sativa* 10品種을 供試하여 出穗後 1, 3, 5週에 主稈 止葉의 SPAD值(葉綠素含量)와 光合成速度를 測定하였다. *O. glaberrima* 系統은 出穗後 1週에서 3週, 5週까지 SPAD值 및 光合成速度가 急激히 低下하는 傾向을 나타내었다. *O. sativa* 品種은 *O. glaberrima* 系統보다 低下速度가 적고 특히 出穗後 1週에서 出穗後 3週까지의 低下가 적었다. *O. glaberrima* 系統과 *O. sativa* 品種의 平均值를 比較하면 葉綠素含量, 光合成速度 모두 出穗後 1週에는 兩種間에 有意差가 없었으나 出穗後 3週以後 *O. glaberrima*의 系統이 有意的으로 적었다.

SPAD值와 光合成速度의 關係는 *O. glaberrima* 系統은 出穗後 1週와 出穗後 3週에, *O. sativa* 品種은 出穗後 1週와 出穗後 5週에 有意한 正의 相關關係가 있었다.

SPAD值 減少速度와 光合成 減少速度의 關係는 出穗後 1週에서 出穗後 3週의 期間에는 兩種 모두 有意한 正의 相關關係가 있었다. 出穗後 3週에서 出穗後 5週까지는 *O. glaberrima* 系統은 有意한 正의 相關이 있었으나 *O. sativa* 品種은 有意差가 없었다.

以上이 結果 *O. glaberrima* 系統에서는 葉綠素含量의 急激한 低下가 光合成速度 減少에 關與하고 있는 것으로 確認되었으나 *O. sativa* 品種은 葉綠素含量의 低下가 반드시 光合成速度의 低下 要因이 아님이 밝혀졌다.

## LITERATURE CITED

1. 縣 和一, 片山忠夫, 川満芳信, 柴戸靖志. 1989. アフリカ産栽培稻 *Oryza sativa* L. と *Oryza glaberrima* Steud. の光合成・物質生産に関する研究. 第1報. 異なる葉面飽差条件における個葉光合成速度並びに蒸散速度. 日作紀 58(別2):83-84.
2. Cook M.G and Evans, L.T. 1983. Nutrient responses of seedlings of wild and cultivated *Oryza* species. *Field Crop Res.* 6:205-218.
3. \_\_\_\_\_ and \_\_\_\_\_. 1983. Some physiological aspects of the domestication and improvement of rice (*Oryza* spp.). *Field Crops Res.* 6:219-288.
4. Furuya A, Itoh R and Ishii R. 1994. Mechanisms of different responses of leaf photosynthesis in African rice (*Oryza glaberrima* Steud.) and Asian rice (*Oryza sativa* L.) to low leaf water potential. *Jpn. J. Crop Sci.* 63:625-631.
5. Ishii, R, Ohsugi R and Murata Y. 1977. The effect of temperature on the rates of photosynthesis, respiration and the activity of RuBP carboxylases in barley, rice and maize leaves. *Jpn. J. Crop Sci.* 46:516-523.
6. 窪田文武, 岡野 智, 縣 和一, 片山忠夫. 1992. 西アフリカ地域の水稲栽培種 *Oryza glaberrima* Steud. と *Oryza sativa* L. の水耕濃度に対する反応. 日作紀 61:207-212.
7. 黒田榮喜, 玖村敦彦. 1982. 水稲個葉の光合活性の品種間差異. 生育に伴う推移にみられる品種間差とその支配要因について. 日作紀 51(別1):197-198.
8. Makino A, Mae T and Ohira K. 1987. Variation in the contents and kinetic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase among rice species. *Plant Cell Physiol.* 28:799-804.
9. Morishima H, Hinata K and Oka H. 1962. Comparison between two-cultivated rice species, *Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud., *Japan J. Breed.* 12:17-29.
10. 岡 彦一, 森島啓子. 1990. 野生稻と栽培稻. 松尾孝嶺編. 稻學大成・農文協. 東京. pp. 57-76.
11. 坂 齋. 1977. イネの生育の伴う葉のRuBPカルボキシラーゼ活性・葉緑素含量等の消長とそれらの相互関係について. 日作紀 46:164-170.
12. 佐佐木治人, 石井龍一, 玖村敦彦. 1986. 水稲個葉光合成の品種間差に関する研究. 第1報. 個葉光合成速度の生育時期別比較. 日作紀 55(別2):83-84.
13. Sumi A and Katayama T. C. 1994. Studies on agronomic traits of African rice (*Oryza glaberrima* Steud.). *Jpn. J. Crop Sci.* 63:96-104.
14. Takano Y and Tsunoda S. 1971. Curvilinear regression of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among *Oryza* species. *Japan. J. Breed.* 21:69-76.
15. Takasaki Y, Seki Y, Nojima H and Isoda A. 1994. Growth of an annual strain of *Oryza glaberrima* Steud. and a perennial cultivar of *Oryza sativa* L. after heading. *Jpn. J. Crop Sci.* 63:632-637.
16. 武田友四郎, 岡 三徳, 縣 和一. 1983. 暖地における水稲品種の物質生産に関する研究. 第1報. 明治時代以降の新舊品種の乾物生産特性. 日作紀 52:299-306.
17. 和田義春. 1988. イネ個葉の光合成特性の老化に伴う変化. 宇都宮大農學報. 49:1-44.
18. Yoshida S and Coronel V. 1976. Nitrogen nutrition, leaf resistance and leaf photosynthetic rate of the rice plant, *Soil Sci. Plant Nutr.* 22:207-211.