

開花期の高温による水稻の稔実障害について

今木 正^{*}・常慶一^{**}・山田一郎^{***}

Tadashi IMAKI, Kazuyoshi JYOKEI and Ichiro YAMADA

Sterility Caused by High Temperature at Flowering in Rice Plants

緒 言

1980年, 本学作物学研究室は中華人民共和国江西省進賢県(北緯28° 東経116°)において, 水稻栽培の技術指導に参画した。その際現地では7月中旬から8月上旬にかけて日最高気温が35°C以上になり, この高温下で水稻が出穂すると稔実障害が起こることを知った。そして現地で導入の要望も強い日本稻を栽培するには, 出穂開花期の高温に対する反応を調査しておく必要を感じた。

同様なことは, 熱帯アジアにおいても認められており, この地域では増収の必要性から今後非感光性の新品種による乾期栽培を拡張しなければならないが, 乾期は江西省の場合と同様に著しい高温となるので, 稔実障害が栽培上の重要問題となっている。

高温による稔実障害に関してはいくつかの報告があり, その発生機作は徐々に解明されつつあるが, 未だ明らかにされていない面も多い。

本研究は, 最大の高感受性期とされている出穂開花期に着目した。日本稻3品種と外国稻3品種(日印交雑水稻1品種を含む)を供試して, 高温下での稔実障害の発生様相を調査し, その発生機作と品種間差について若干の検討を加えたものである。実験は1981年に行った。

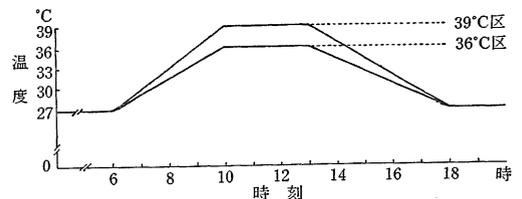
材料および方法

実験1: 日本晴, Coloro 2, British Honduras および密陽23号の4品種を供試した。日本晴は5月29日, Coloro 2 と British Honduras は5月31日, 密陽23号は6月2日にそれぞれ5000分の1アールポットに催芽種子を円形に20粒直播し戸外にて生育させた。なお本実験に供試した品種は松尾の分類基準によると, 日本晴とColoro 2 はA型, British Honduras はB型で, 密陽23号はC型に分類できた。実験は本学既設の自然光型温度

制御ガラス室(以下制御ガラス室という。)で行い, 温度処理は第1図に示すとおりで, できるだけ自然条件に近い温度変化を想定して設定した。日中の10時から13時の設定温度からこの2つの温度処理を36°C区, 39°C区とした。さらに対照として戸外区を設けた。施肥は, 播種時にポット当たり窒素0.70g, りん酸0.85g, カリ0.65gを成分量で施し, 追肥として8月5日にポット当たり窒素0.16g, カリ0.20gを成分量で施した。温度処理は出穂開花期に行い, その期間は日本晴と British Honduras は8月28日から9月3日の7日間, Coloro 2 は8月29日から9月3日の6日間, 密陽23号が8月31日から9月3日の4日間であり, 処理終了後は戸外にてポットを管理した。なお処理期間中の戸外の気温は日最高気温の平均値で30.8°Cであった。調査項目は次に示す2項目である。

- 1) 開花調査 各品種各区毎に6穂を選び処理期間中の2~4日間について, 毎日6時から18時まで1時間毎に開花中の穎花に印をつけて時刻別開花数を調査した。
- 2) 稔実程度の調査 開花調査を行った穂を9月28日に全区一斉に採取し稔実程度を調査した。稔実程度は螢光灯の光で籾を透かして判定したが, その際 OSADA の分類に従い, 登熟籾と非登熟籾に大別し, 非登熟籾はさらに籾中に胚乳の発達認められない不受精籾と, 胚乳の発達が認められる不完全登熟籾に類別した。

実験2: コシヒカリ, 日本晴, 朝日, British Honduras および密陽23号の5品種を供試した。6月17日に5000分



第1図 実験1の温度設定

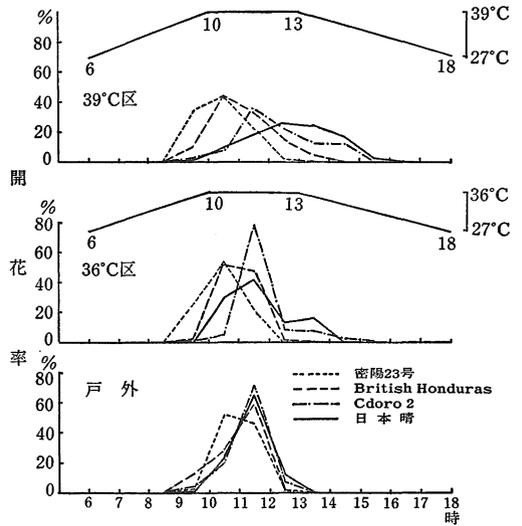
* 作物学研究室
 ** 島根県松江農業改良普及所
 *** 島根大学

の1アールポットに催芽種子を円形に20粒直播し戸外にて生育させた。実験は本学の制御ガラス室で行った。処理温度は、33, 36, 39°Cの3段階とし、温度処理時間は2, 4, 6時間の3種類で、これらを組み合わせて7処理区とした(33°C区は6時間処理のみ)、また対照区として戸外区を設けた。なお温度処理の開始は10時とし、温度処理時間以外の時間は27°Cとした。実際には日中33, 36, 39°Cに保った制御ガラス室に所定の時間ポットを置き、処理時間以外は27°C恒温とした制御ガラス室にポットを移した。処理時期は、コシヒカリでは8月16日から23日、日本晴は9月3日から7日、朝日は9月12日から17日、British Hondurasは9月9日から13日、そして密陽23号は9月10日から15日の5~8日間で、いずれも各品種の出穂開花期に当たる。この期間の戸外の気温は、日最高気温の平均値で26.4°Cであった。処理を終了したポットは戸外に再び移し登熟完了まで管理した。施肥は実験1と同量を施し、元肥は播種前に、追肥は8月17日に行った。次の3項目について調査を行った。

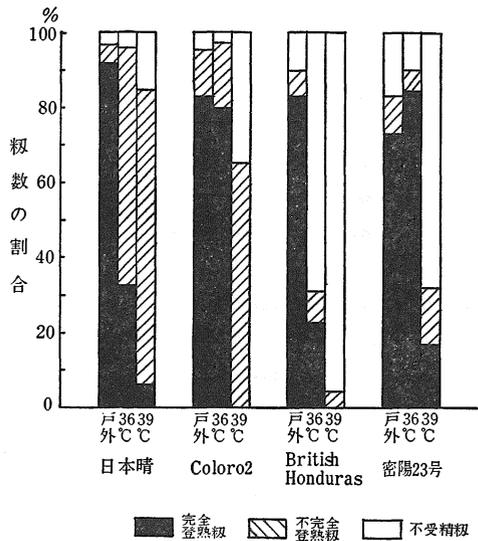
- 1) 開花調査 処理期間中の3~6日間について、実験1と同じ方法で行った。
- 2) 柱頭上花粉粒数 処理期間中の2~4日間当日に開花した穎花の柱頭を各品種計32個以上採取した。採取した柱頭はコットン・ブルーの酪酸フェノール液で染色固定し、柱頭に付着している花粉粒を調査した。
- 3) 稔実程度 コシヒカリは9月22日、朝日は10月4日、他の3品種は9月28日に、開花調査対象穂を採取し、実験1と同じ方法で稔実程度を調査した。

実験結果

実験1 1) 時刻別開花率：調査した4品種について調査全期間の記録を集計して第2図に示した。いずれの温度区でも密陽23号は、他の品種と比べて早い時刻に開花し始めた。温度区毎に反応をみると、戸外では密陽23号を除き他の品種はほぼ同じ開花反応を示した。36°C区では戸外と比べ全体に開花がばらついた。日本晴やColoro 2では、温度が36°Cから低下し始めてから再び開花数が増加する傾向を示した。39°C区では、36°C区に比べて開花はさらにばらつき、日本晴は開花盛期時刻がBritish Hondurasや密陽23号に比べて3時間遅くなった。39°C高温下で開花した割合を品種毎に示すと、日本晴56.6%、Coloro 2 69.7%、British Honduras 75.5%、密陽23号66.4%であった。なお密陽23号は39°Cに温度が上昇するまでに33.6%の穎花が開き、13時までに全穎花が開花した。

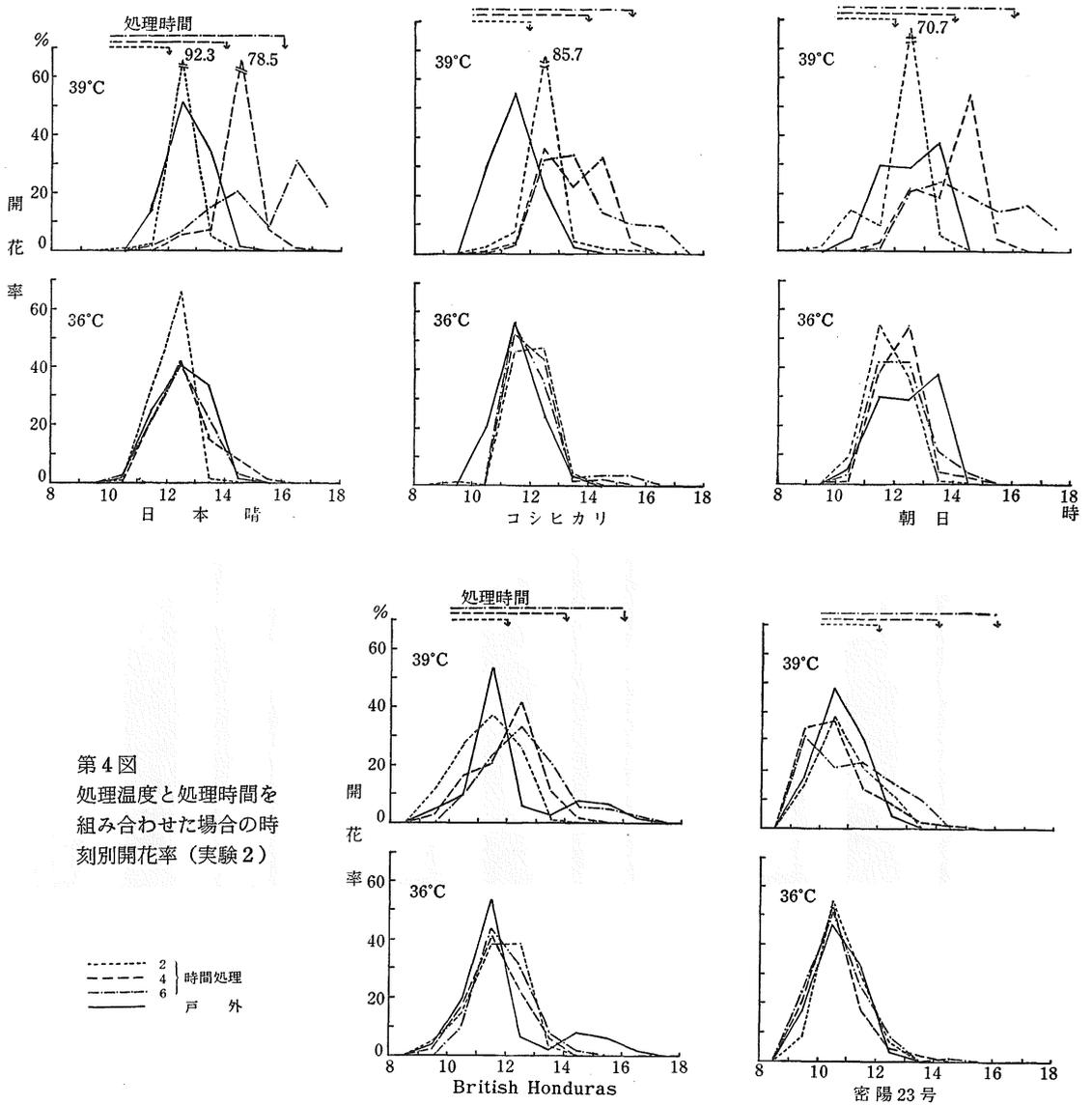


第2図 処理温度を変えた場合の時刻別開花率(実験1)



第3図 処理温度を変えた場合の稔実程度(実験1)

2) 稔実程度 第3図に結果を示した。日本晴とBritish Hondurasは36°C区でも完全登熟粒の割合(以下登熟歩合とする)が著しく低下した。密陽23号は、戸外と比べ36°C区の方がやゝ登熟歩合が高く、39°C区でも16.6%という値を示しColoro 2やBritish Hondurasの0.0%や日本晴の5.5%に比べると高い値であった。完全登熟しなかった粒の内訳をみると、日本晴、Coloro 2



第4図
処理温度と処理時間を
組み合わせた場合の時
刻別開花率（実験2）

2 } 時間処理
 4 }
 6 }
 戸外

は不完全登熟粒が多く、British Honduras や密陽23号は不受精粒の割合が多かった。

実験2 1) 時刻別開花率 36°Cと39°Cの2段階の温度下に10時から2～6時間置いた場合の開花反応について、全調査期間の記録をまとめて第4図に示した。39°C 6時間処理区は戸外とほぼ同じ開花反応を示したので図示しなかった。なお、6時～8時の間に開花した穎花はなかったので8時以降の結果を図示した。36°C区においては、各品種とも処理時間の長短にかかわらず開花盛期時刻はそれぞれの品種の戸外での開花盛期時刻とほぼ

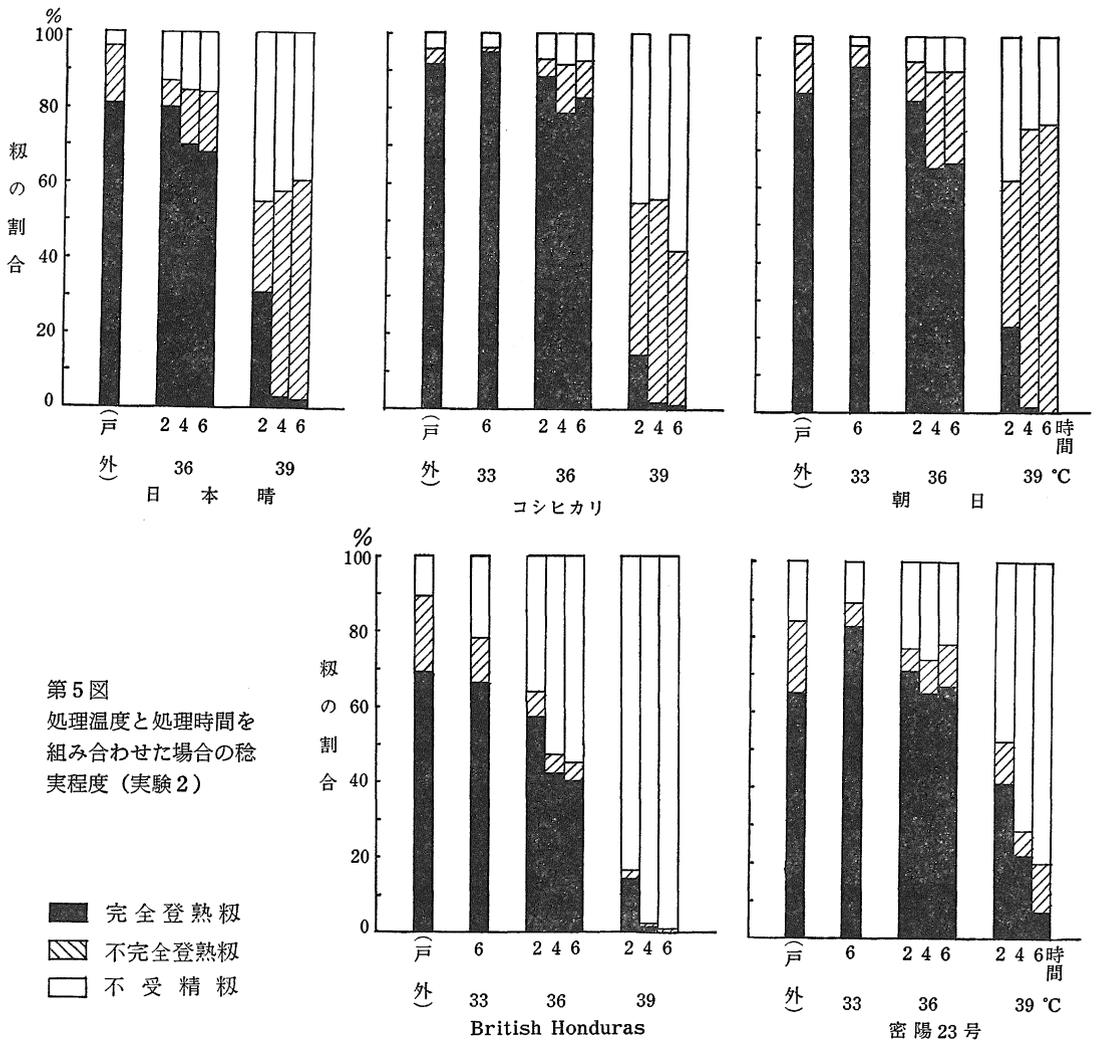
一致した、ばらつき方も戸外と同程度であった。しかし39°C区では36°C区とは異なった開花反応を示した。日本晴をはじめ日本稲では、2時間処理の場合、処理終了直後の12時から13時の間に開花が集中した。それに対しBritish Honduras や密陽23号は2時間の処理期間中の10時から12時の間に開花が集中した。ただし密陽23号は温度処理開始以前に開花したものが30.3%もあり注目された。39°C下での処理時間が長くなると、コシヒカリや朝日等の日本稲も処理時間の後半に開花盛期が認められた。しかし日本晴は、高温処理下の開花率が4時間処

理では13.4%，6時間処理でも53.3%と低く，処理終了後に開花盛期が認められた。British Honduras や密陽23号では処理時間が長くなっても2時間処理の場合と同じ反応を示し，前者は96.5～97.4%の花が高温処理中に開花し，後者は32.5～35.0%の花が高温処理前に開花した。

2) 稔実程度 結果を第5図に示した。各品種とも33°C区は戸外と比べて差は小さいが，むしろ値が高くなる傾向を示した。36°C区になると密陽23号以外の品種は戸外と比べて登熟歩合が低下した。同じ36°C区でも処理時間が長くなると登熟歩合が低下する傾向を示した。39°C区では，さらに登熟歩合は下がった。密陽23号以外の品種では，2時間処理で14.0～30.8%であり，4時

間以上の処理では0.0～2.5%と極端に低下した。密陽23号も39°C区では，戸外に比べて値が低くなったが，39°C 6時間処理の場合でも7.7%の値を示した。非登熟粒の内訳をみると，日本晴をはじめとする日本稲は不完全登熟粒が不受精粒よりも多く発生する傾向が認められた。British Honduras や密陽23号は不受精粒の方が多く，とくにその傾向は British Honduras で大きかった。

3) 柱頭上花粉粒数 第1表に調査した結果を示した。戸外に比べると制御ガラス室で行った各処理区の花粉粒数の調査結果は値が少なくなっている場合が多かった。このような傾向は，筆者らの行った別の実験でも認められていて，現在のところ制御ガラス室の空気の調和方法



が下方吹上げ型であることが関与しているのではないかと考えている。このように戸外に比べて値は低いが、^{2,13)} 33°C区、36°C区の値は発芽最適密度である1柱頭当たり40個以上を上回っていた。しかし36°C区では処理時間が長くなると柱頭上花粉数の値は低下した。一方39°C区では、密陽23号を除くと花粉数は最適密度の40個を下回り、4時間処理以上になると急減し、SATAKE¹²⁾らの示した不稔発生限界花粉密度20個以下の柱頭割合が急増した。これに対し密陽23号では、値は低くなるが39°C 6時間処理でも37.0個着床して他の品種とは異なった。

考 察

出穂開花期の高温は稔実障害を起こすといわれている^{8,9,11)}が、本実験でも36°C以上の高温下で出穂開花させると稔実障害が起り登熟歩合が低下した(第3, 5図)。ただし稔実障害を引き起こす限界温度には品種間差が認められた。実験2の温度段階と処理時間を組み合わせた結果から、高温に対する抵抗性、SATAKE¹²⁾らのいう耐熱性の品種間差を認めることができた(第5図)。すなわち、コシヒカリやBritish Hondurasは戸外と比べて明らかに登熟歩合が低下するのは36°C 2時間処理からで、39°C区では登熟歩合が10%台以下となる。日本晴や朝日は、戸外との差が明確になるのは36°C 4時間処理からで、39°C区の登熟歩合は20%~30%以下となる。密陽23号は、戸外との差は39°C区で初めて認められ、39°C 6時間処理区でも約8%の登熟歩合を示す、このように高温に対する抵抗性に品種間差のある結果が得られた。しかし本実験では、36°C、39°Cという高温

処理を日中の限られた時間だけ行っている。したがって品種によっては、その高温処理時間以外に開花した穎花の割合が多いものもあり、こゝで得られた結果を直ちに高温に対する抵抗性の強弱としてとらえることはできないと考えた。

そこで開花の日内変化(第2, 4図)の結果を整理してみた。33~36°C処理区では、戸外とは同じ11時から12時にかけて開花が集中する反応を示したが、39°C処理区では戸外とは開花反応が異なり、反応に品種間差もあった。すなわち第1は、39°Cの高温処理時を避けて開花する傾向のあるもの、この型には日本晴、朝日等の日本稲や粳型がAのColoio 2が入る。第2は、39°C高温下でも戸外とは同じ時刻に開花するもので、British Hondurasが属する。そして第3は、日中39°Cに温度が上昇するまで、あるいは10時に高温処理を開始するまでにかなりの穎花が開花するもので密陽23号が相当した。

この開花反応の3つの型は、39°C温度処理区での稔実障害の様相がそれぞれ特徴的であった。第1の型は、戸外に比べて登熟歩合が著しく低下したが、非登熟粳中不完全登熟粳の占める割合が多かった。第2の型の開花反応を示すものは、登熟歩合の低下が顕著である点は第1の型と似ているが、この型は非登熟粳中どちらかというとう不受精粳が多かった。第3の型は、39°C処理区でも登熟歩合がそれ程極端に低下しないものである(第3, 5図)。^{9,11,12)}

従来の報告では、開花期の高温による稔実障害の原因は不受精であるとされている。本実験でも、着床花粉粒数が20粒以下の柱頭割合と不受精粳の割合の相関をとる

第1表 処理温度と処理時間を組み合わせた場合の柱頭上花粉粒数(実験2)

品 種		コシヒカリ	日 本 晴	朝 日	British Honduras	密 陽 23 号
処理温度と処理時間						
33	時間	%	%	%	%	%
	6	113.6* (0.0)	— (—)	87.0**(9.4)	61.2**(53.1)	128.7N.S.(6.3)
36	2	96.9**(0.0)	69.4**(21.9)	99.9**(0.0)	69.0**(21.9)	73.5**(37.5)
	4	82.6**(12.5)	62.9**(12.6)	89.2**(0.0)	59.7**(28.2)	95.1**(15.6)
	6	103.2**(18.8)	64.9**(28.1)	62.2**(9.4)	65.2**(31.4)	106.8N.S.(6.2)
39	2	32.4**(52.1)	20.2**(68.8)	34.1**(28.2)	39.4**(50.0)	90.7* (21.9)
	4	20.7**(64.6)	6.7**(96.9)	6.5**(90.6)	25.8**(75.0)	35.8**(34.4)
	6	6.4**(89.6)	7.2**(87.5)	1.9**(100.0)	1.0**(100.0)	37.0**(56.3)
戸 外		145.0 ⁻ (0.0)	126.8 ⁻ (3.1)	192.9 ⁻ (9.4)	113.0 ⁻ (15.0)	129.7 ⁻ (6.3)

注 N.S., *, **戸外の値との有意差検定結果
()は柱頭上花粉粒数20個未満の頻度パーセント

と $r=0.614^{**}$ となり、柱頭に花粉が着床しないことが不受精を起こしていると考えられる。そして、この柱頭に花粉粒数が少ないということは、おそらく葯の裂開が不十分であったことを示している。この関係が典型的に認められるのは British Honduras であった。この品種は、高温処理中に大多数の穎花が開花しており、高温下で開花すると葯の裂開が不良になるといえる。高温処理開始までに開花する穎花が比較的多かった密陽23号は、他の品種に比べると柱頭上花粉粒数が多かった。日本晴をはじめとする日本稲は高温によって開花時刻が遅延したが高温の影響を十分に回避できなかったようで、柱頭上花粉粒数が高温下で少なく葯の裂開が不良であったことが考えられる。この事実は SATAKE¹²⁾ も認めており、高温処理後2時間までに開花したものは不稔となる可能性の高いことを報告している。一方日本稲は、柱頭上花粉粒数が少なくなっていたにもかかわらず不受精の割合は少なく British Honduras とは異なった稔実障害の様相を示している。すなわち不完全登熟の割合が多く、受精完了後登熟過程で障害を受けたことを示している。不完全登熟の胚乳の発育程度や高温処理日数から判断して開花後は ≤ 6 日以内に発育を停止したと考えられる。高温処理期間が5~8日あるので高温を回避して開花した穎花も翌日以降高温下に何日か置かれるため、そのことが原因で登熟障害が起こったのではないだろうか。登熟期の高温が胚乳の発育を阻害することは松島ら^{5,6)}も示しており、35°C以上の高温は著しく登熟を阻害すること、登熟期の高温感受性は登熟の進行に伴って低くなるといっている。したがって日本稲の場合、上記の2つの稔実障害要因が重なって発現しているものと考えた方がよいであろう。

さきに密陽23号は供試した他の品種と比べて開花時刻が早い傾向にあり、これが高温処理による稔実障害を軽減したと考察したが、NISHIYAMA⁷⁾らはアフリカイネ (*Oryza glaberrima*) において一般のイネの開花時刻の11時~12時台よりも3時間も早い7~8時台に開花の盛期がくる系統を見出し、このように開花時刻が早くなる特性を早朝開花性とし耐熱性の重要な形質として注目している。密陽23号の開花時刻の早期化は NISHIYAMA⁷⁾らの示した例に比べると程度が小さいが、他の供試品種に比較して1~2時間開花盛期時刻が早まっていて重視すべき形質であろう。

さらに日本稲の中にも開花反応や稔実障害の発生様相に若干の差異が認められた。すなわちコシヒカリは日本晴に比べて高温下での開花が多く、登熟歩合の低下も著しかった。このことから日本稲にも開花反応にかなりの

変異巾のあることも考えられる。

以上本実験の結果から、冒頭において開花期の高温により生ずる稔実障害の発生する限界温度に品種間差が認められるとしたが、これは主に開花時刻や高温下での開花反応の品種間差からくるみかけ上の高温抵抗性であり、本質的な抵抗性は認めることができなかった。

また、開花期の高温による稔実障害は受精障害に基づくものと、登熟極初期での障害によるもの $\times 2$ つがあり、そのいずれか1つあるいは両者が組み合わさって生ずる場合があるらしいことがわかった。そしてそれぞれの障害発生には品種の開花特性が強く関与していた。

日本稲で認められた高温下で開花が抑制される特性は稔実率の割合(完全登熟粒+不完全登熟粒)の向上には結びついたが、登熟歩合の向上につながらず耐熱性があるとはいえなかった。したがって中華人民共和国江西省に日本稲を導入する場合は、夏期の高温下に出穂開花しないような作付をしなければならぬと考える。

摘 要

日本稲3品種、外国稲3品種を供試して開花期の高温下で生ずる稔実障害の発生様相の品種間差と発生機作について一連の実験を行った。得られた結果は次のとおりである。

1. 39°C高温下での開花反応には品種間差が認められた。すなわち日本晴をはじめとする日本稲と Colorado 2 は開花が遅延し、温度が下降しはじめると多く開花する傾向を示した。British Honduras は高温下でもあまり遅延せずに開花し、密陽23号は温度が39°Cに上昇する10時頃までに開花する花が多かった(第2, 4図)。
2. 密陽23号は39°C処理区で登熟歩合が他の品種に比べて高かった。これは開花時刻が早かったためと考えられ、高温を回避する特性として注目できた(第3, 5図)。
3. British Honduras は登熟歩合が低く、非登熟粒のほとんどは不受精粒であった。また39°C処理期間中に開花したものは柱頭上花粉粒数が著しく少なく、葯の裂開不良が起こっていることが認められた(第1表, 第3, 5図)。
4. 日本晴等の日本稲は高温処理を行うと、不受精粒は少なかったが不完全登熟粒が多発した。そのほとんどは開花後は ≤ 6 日以内に発育停止したものと推察された。一方登熟歩合も低く、葯の裂開もある程度阻害されていることが示唆された(第1表, 第3, 5図)。
5. 開花期の高温による稔実障害には受精障害によるものと、登熟の極初期の障害によるものがあり、その発生

には品種の開花特性が関連していると考察された。

引用文献

1. 今木 正・常慶一芳・原 一博：島大農研報 16：1-7, 1982.
2. 岩崎正子：昭和39年度京都大学作物学研究室修士論文 97-107, 1965.
3. 常慶一芳：昭和56年度島根大学作物学研究室修士論文 17-35, 1982.
4. 松尾考嶺：農技研報告D 3, 1952.
5. 松島省三・真中多喜夫：日作紀 25：203-204, 1957.
6. 松島省三・田中孝幸・星野孝文：日作紀 33：52-58, 1964.
7. NISHIYAMA, I and L. BLANCO : JARQ 14(2) : 116-117, 1980.
8. 西山岩男：農及園 56：992-996, 1981.
9. OSADA, A., V. SASIPIRAPA et al : Proc. Crop Sci Soc. Japan 42：103-109, 1973.
10. 長田明夫：熱帯アジアの稲作 農水省熱研・国際協力事業団編 農林統計協会 東京 67-71, 1974.
11. 佐藤 庚・稲葉健吾：日作紀 42：207-213, 1973.
12. SATAKE, T. and S. YOSHIDA : Japan Jour. Crop Sci 47：6-17, 1978.
13. 山田一郎：花粉 6, 1974.

Summary

In this study, two experiments were conducted to investigate the mechanism of high temperature-induced sterility at flowering in rice plants, comparing the varietal differences in occurrences of sterility. Six rice varieties were used ; Nipponbare, Koshihikari, Asahi, Coloro 2, British Honduras, and Milyang 23.

The results obtained were as follows ;

1. There were considerable differences among varieties in the peak time of spikelets opening during the day, under the condition of high temperature (39°C).
2. The spikelets of Milyang 23 opened 2 hours or more earlier than those of the other varieties, and about a third of spikelets had flowered in the condition before the treatment of 39°C. The advancement of spikelets opening time would be contributed to avoidance of the sterility induced by high temperature. The percentage of ripened grains in this variety was 7.7% in the 39°C treatment for 6 hours, whereas, in other varieties, it was in a range of 0-2%.
3. The most spikelets of British Honduras opened under 39°C treatment. In this variety, the number of full ripened grains were extremely decreased, and the most of non-ripened grains were not fertilized. As a small number of pollen grains were observed on the stigma, the dehiscences of anthers would be incomplete, and pollens would not be shedded mostly under high temperature treatment of 39°C.
4. In Japonica varieties including Coloro 2, many spikelets opened at the time just after the 39°C treatment. However, there were many imperfectly ripened grains, which would not develop during about 6 days after anthesis. Although many spikelets of Japonica varieties did not opened under 39°C treatment, the dehiscences of anthers were seemed to be inhibited by a high temperature before anthesis. Therefore, the percentage of ripened grains would be decreased in the 39°C treatment.