



高水温が水稻の葉の生長に及ぼす影響

佐々木修*

(鹿児島大学)

要旨: 栄養生長期の水稻について、第5葉～第12葉出葉期の各期に短期間(1出葉間隔)の高水温(35°C)処理を行い、その影響がどの葉位の葉に現れるか検討した。第n葉出葉期の高水温は、第n+1葉～第n+3葉の葉身幅(対照区に対する抑制割合:7.8~23.5%)、第n+1葉～第n+3葉の葉身長(対照区に対する抑制割合:9.8~20.9%)および第n葉～第n+1葉の葉鞘長(対照区に対する抑制割合:7.7~13.0%)に対して抑制効果を示した。この場合、それぞれの形質が急激な増大を示す発育段階において高水温の抑制効果が最も著しかったが、それより1~2段階早い発育段階においても高水温による抑制が認められた。また、高水温は第n葉～第n+3葉の葉長を抑制し、抑制割合は第n+1葉で15.6%と最も大きく、他の葉位の葉はいずれも10%に満たなかった。これに対して葉身面積は第n+1葉～第n+3葉が抑制され、抑制割合は第n+1葉で31.6%、第n+2葉で34.3%であり、その割合は葉長に比較して著しく大きかった。このことは高水温による葉長(草丈)への影響が見かけ上軽微であっても、相対的に葉身面積へ影響がきわめて大きいことを示しており、ソースとしての葉面積の低下は物質生産の上からも重要な問題を含んでいるものと考えられた。

キーワード: 栄養生長期, 高水温, 水稻, 発育段階, 葉鞘長, 葉身長, 葉身幅。

南九州稲作では盛夏期における日中の本田水温の上昇が著しく、とくに透水性の劣る水田では35~38°Cに達することもまれではない。従来、高水温のもとでは分けつは促進される(角田・松島 1963, 松島ら 1964)が、草丈が抑制される(角田・松島 1963, 松島ら 1964, 田中ら 1968, 佐々木 2000)ことから、結果的に地上部の生長が劣ることが知られている。このような高水温による分けつの過度の発生は過繁茂の原因となり受光態勢を著しく悪くするものと考えられる。また、植木(1971)は草丈、乾物重に対する最適水温は気温が高まるほど低水温側に移行することを指摘し、平均水温25~26°Cになるよう掛流し灌漑を行うことを勧めている。一般に水稻の地上部は主茎と分けつから成り立っており、とくに栄養成長期においてはそれらは葉身と葉鞘で構成されている。したがって上記のように高水温によって草丈が抑制されるということは、換言すると、主茎および分けつの葉の生長が抑制されることによるものと考えられる。ところが葉の生長に対する水温の影響については草丈(角田・松島 1963, 松島ら 1964, 田中ら 1968)あるいは葉齢(高村ら 1961, 田中ら 1968, 星野ら 1969)に着目して解析したものが多く、個々の葉の生長に着目して水温の影響を検討したものは少ない(佐々木 1992)。そこで本実験においては生育の各時期に短期間(1出葉間隔)の高水温処理を行い、それがいかなる葉位の葉の生長に影響を及ぼすかという事について検討を行った。

材料と方法

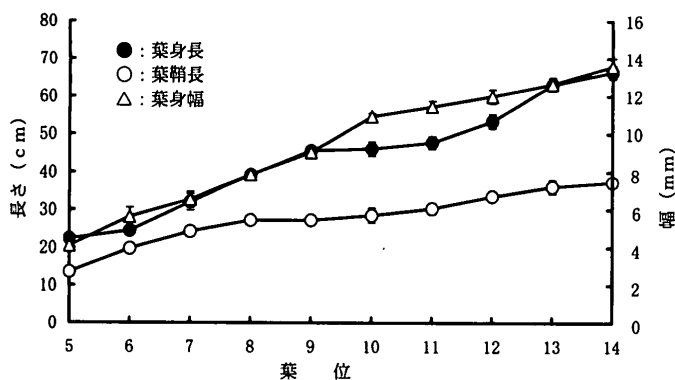
供試材料として普通期水稻品種ミズホを用いた。直径10 cm, 深さ25 cmのステンレス製ポットに鹿児島大学附

属農場の畑土壌(シラス沖積土)を充填し、肥料は1ポット当たり硫酸アンモニウム, 過リン酸石灰, 塩化カリウムを分量でそれぞれ0.25 gを基肥として全層に施用し、追肥は行わなかった。各ポットの水温変化は、ガラス室内に30°Cおよび35°Cに保たれた大型高温水槽を設置し、苗を移植したポットを所定の水槽に入れ換えることによって行った。その際、ポットの土壌表面は水深3 cmに保たれた。ポットを入れ換えた後、その中心部が水槽の温度に等しくなるのにおよそ2時間を要した。1988年7月14日に葉齢3.0の苗を一株1本植えてポットに移植し、水温30°Cで活着させた。第5葉出葉開始期に4ポットを35°Cの水槽に移し、第6葉出葉開始期までの1出葉期間(約4日を要した)経過した後、再び30°Cの水槽に戻し、第15葉の展開終了期まで生育させた。第6葉出葉開始期から第12葉出葉開始期の各時期についてもそれぞれ4ポットについて同様の水温処理を行った。また、高水温処理を行わず常時30°Cで生育させたものを対照区とした。8月22日第15葉の生長が終了した後、材料を採取し、それぞれの個体の主茎について、第5葉から第14葉の葉身長, 葉鞘長, 葉身幅(最大幅を示す部位)および葉身面積を測定した。

結 果

1. 対照区における各葉位の葉の外形の推移

葉位別の葉の外形についてみると(第1図), 葉身長, 葉鞘長, 葉身幅のいずれも多少の変動はあるが、葉位が上がるにつれてほぼ直線的に増大した。その増大の傾向は、葉身長と葉身幅で大きく、葉鞘長では緩慢であった。葉身



第1図 対照区における各葉位の葉の外形の推移。図中のバーは標準誤差を示す。

の大きさを第5葉と第14葉と比較すると、第5葉は長さが22.4 cm、幅が4.1 mmであるのに対し、第14葉では長さが66.4 cm、幅が13.6 mmであり、両葉における比率はいずれの形質についてもほぼ1:3を示した。

2. 葉の諸形質に対する高水温の影響

(1) 葉身幅

高水温の遭遇時期が異なると葉身幅が影響を受ける葉の葉位は異なっていた(第2図)。各生育時期における1出葉期間の高水温によって葉身幅が抑制されるのはほぼ3枚の葉であり、それ以外の葉位の葉はほとんど影響を受けなかった。この場合、高水温の遭遇時期と影響を受ける葉の間には規則性が認められ、第 n 葉出葉開始期～第 $n+1$ 葉出葉開始期の高水温は第 $n+1$ 葉～第 $n+3$ 葉の葉身幅を抑制した。対照区に対する処理区の葉身幅の割合の平均を求めたところ、第 $n+1$ 葉で86.0%、第 $n+2$ 葉で76.5%、第 $n+3$ 葉で92.2%であり、抑制程度は第 $n+2$ 葉で最も著しかった。

(2) 葉身長

葉身長に対する高水温の影響は葉身幅の場合と類似しており(第3図)、各生育時期における高水温によって葉身長が抑制されたのは3枚の葉であった。すなわち、第 n 葉出葉開始期～第 $n+1$ 葉出葉開始期の高水温は第 $n+1$ 葉～第 $n+3$ 葉の葉身長を著しく抑制し、その他の葉位の葉に対してはほとんど影響を及ぼさなかった。対照区に対する処理区の葉身長の割合の平均は、第 $n+1$ 葉で79.1%、第 $n+2$ 葉で85.5%、第 $n+3$ 葉で90.2%であり、抑制程度は第 $n+1$ 葉で最も著しく、それより上位葉では次第に低下した。

(3) 葉鞘長

葉身長、葉身幅に比べて葉鞘長に対する高水温の影響は変動が大きかった(第4図)ものの、各生育時期における高水温によって葉鞘長が比較的強く抑制されたのは2枚の葉であった。また、高水温の葉鞘長に対する影響は、葉身幅および葉身長の場合と同様の規則性が認められるものの、高水温の影響を受ける葉の葉位は異なっており、第 n

葉出葉開始期～第 $n+1$ 葉出葉開始期の高水温は第 n 葉～第 $n+1$ 葉に対して強く影響していた。その他の葉位の葉は、若干抑制あるいは促進的な値をしめしたが、一定の傾向は認めがたかった。対照区に対する処理区の葉鞘長の割合の平均は、第 n 葉で87.0%、第 $n+1$ 葉で92.3%であり、抑制程度は第 n 葉で最も著しかった。

(4) 葉身面積

葉身面積に対する高水温の影響は葉身幅および葉身長の場合と類似しており(第5図)、各生育時期における高水温によって葉身面積が大きく抑制されたのは3枚の葉であった。すなわち、第 n 葉出葉開始期～第 $n+1$ 葉出葉開始期の高水温は第 $n+1$ 葉～第 $n+3$ 葉の葉身面積を著しく抑制した。対照区に対する処理区の葉身面積の割合の平均を求めると、第 $n+1$ 葉で68.4%、第 $n+2$ 葉で65.7%、第 $n+3$ 葉で83.3%であった。とくに、高水温による葉身面積の減少は生育初期において大きかった。

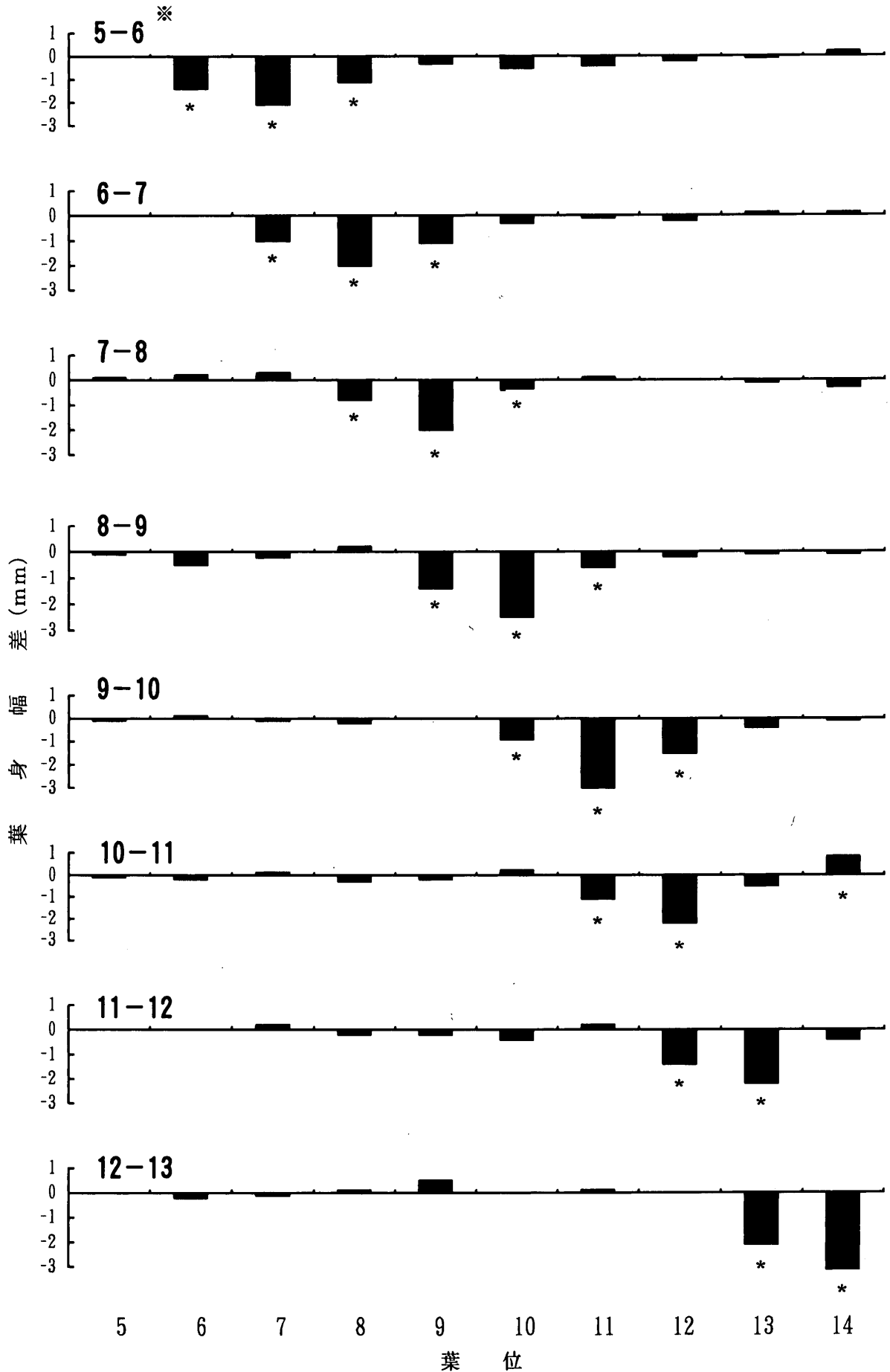
(5) 葉長

各生育時期における高水温によって葉長が抑制されたのは4枚の葉であった(第6図)。すなわち、第 n 葉出葉開始期～第 $n+1$ 葉出葉開始期の高水温は第 n 葉～第 $n+3$ 葉の葉長を抑制し、その他の葉位の葉はに対してはほとんど影響を及ぼさなかった。対照区に対する処理区の葉長の割合の平均は第 n 葉で93.8%、第 $n+1$ 葉で84.4%、第 $n+2$ 葉で91.0%、第 $n+3$ 葉で93.5%であり、いずれも葉身面積の場合より高い値を示した。また、生育初期において高水温による影響が著しい点は葉身面積の場合と同様であった。

考 察

1. 第5葉から第12葉の出葉開始期のそれぞれの時期に短期間(1出葉期間)の高水温処理(35°C)を行い、葉の生長に対する影響を観察した結果、高水温の影響は特定の葉位の数葉に対して現れ、それ以外の葉に対してはほとんど影響を及ぼさなかった。さらにこの場合、高水温の処理時期に関わらず一定の規則性が認められ、一般に第 n 葉出葉開始期～第 $n+1$ 葉出葉開始期の高水温は、第 $n+1$ ～第 $n+3$ 葉の葉身幅、第 $n+1$ 葉～第 $n+3$ 葉の葉身長、および第 n 葉～第 $n+1$ 葉の葉鞘長に対して抑制的な影響を与えた(第2図～第4図)。本実験は成熟葉の大きさを観察することによってそれぞれの生育時期における高水温の影響を間接的にみたものであるが、実際には高水温は各葉位の葉の発育・生長期に影響を及ぼし、成熟期以降の葉に対しては影響しないものと考えられる。そこで葉の生長過程に関する従来の知見を参照する事によって、葉の発育・生長期における高水温の影響について検討を行うことにする。

山崎(1963 a)は水稻の葉の生長過程を詳細に検討し、葉原基の発生と葉の出葉との間には、時間的に密接な関係が存在し、生育の時期に関わらず、任意の葉位の葉の出葉

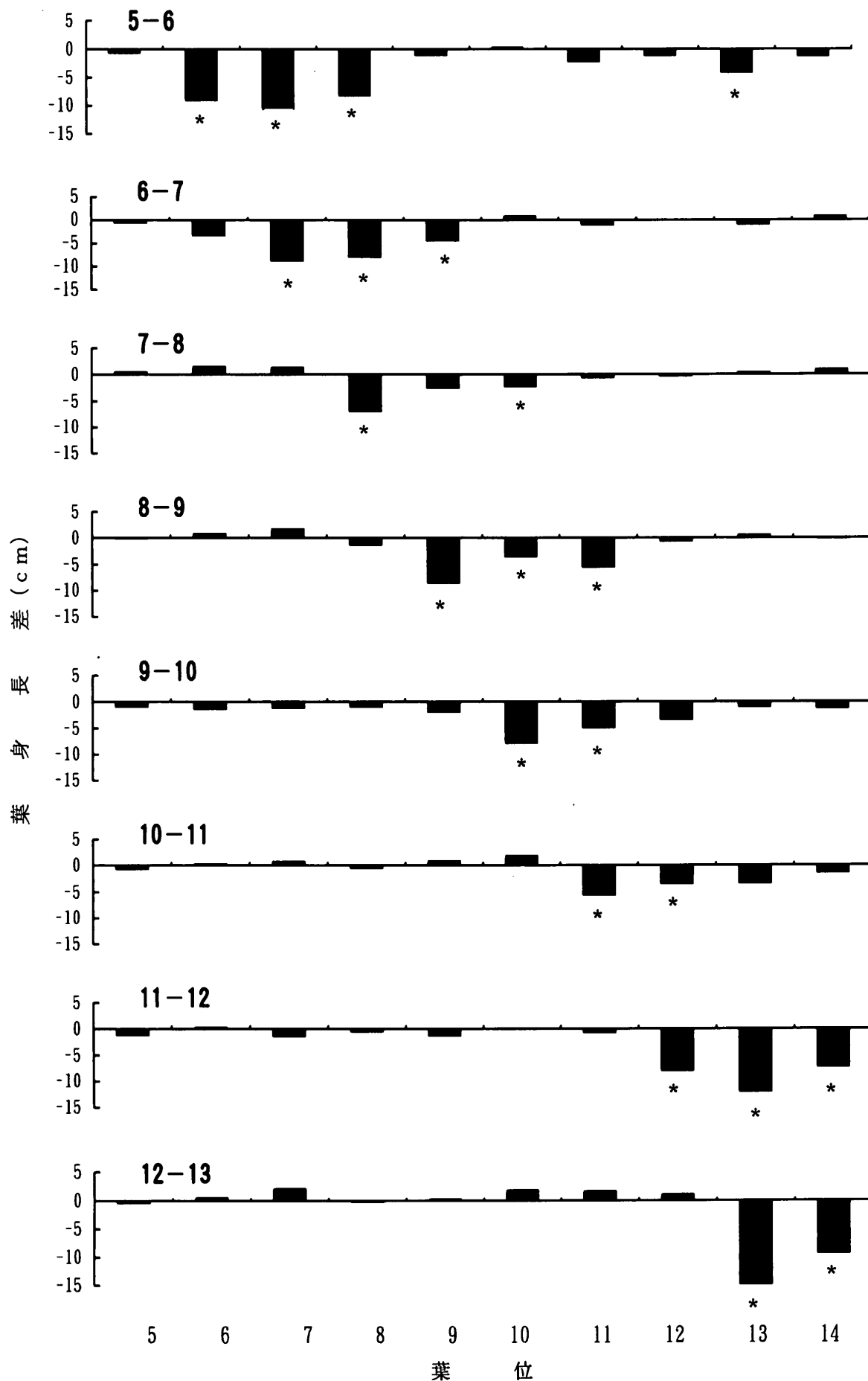


第2図 各葉位の葉身幅に及ぼす高水温の影響。

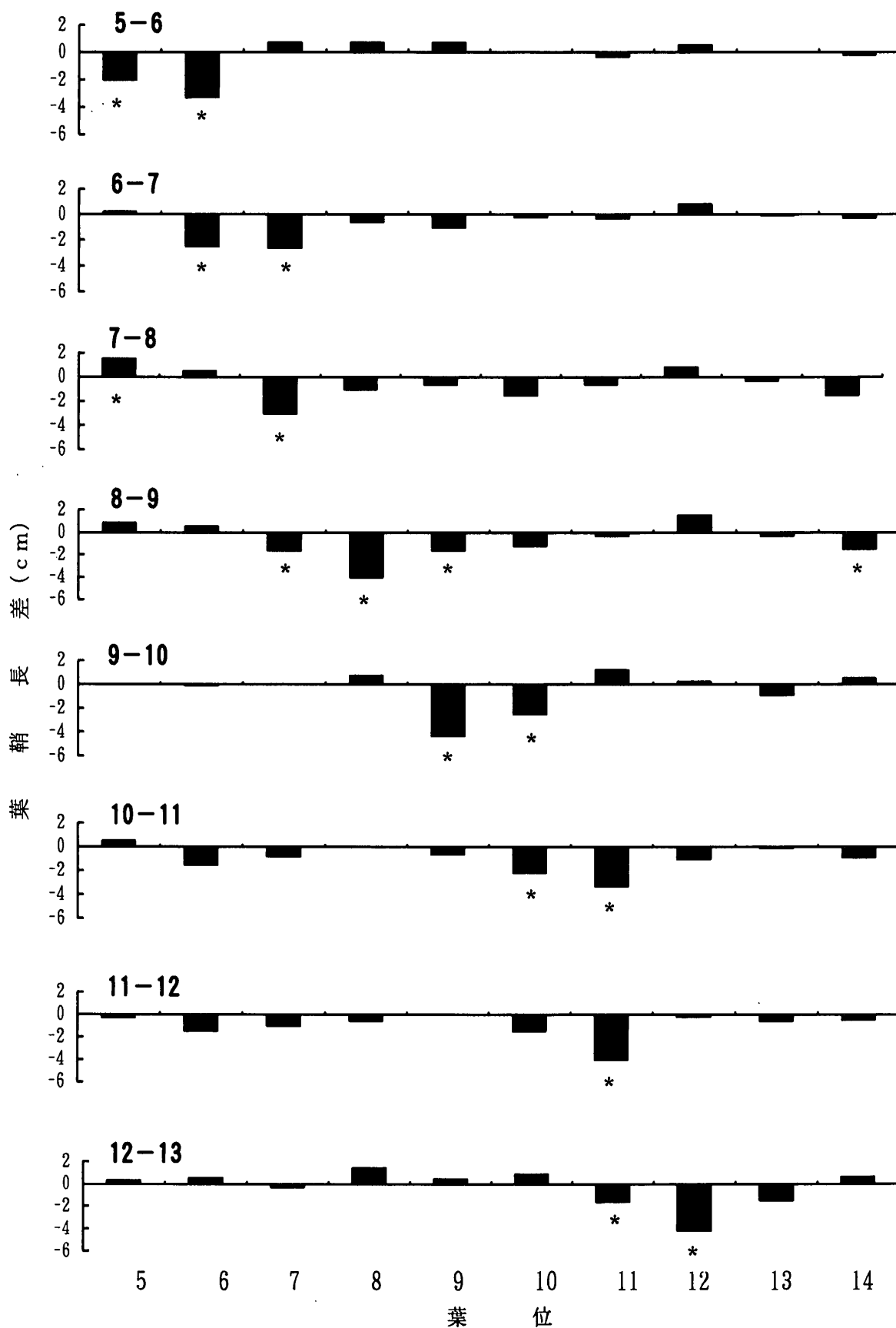
図中のグラフの値は各葉位の葉について高水温処理区の値から対照区の値を減じたものである。

図中の※印の数字は主茎の第5葉出葉開始期から第6葉出葉開始期までの期間、高水温処理を行った処理区であることを示す(下段の各コラムについても同様)。

*印は対照区と高水温区の各平均値の間に5%水準で有意差があることを示す(t検定)。



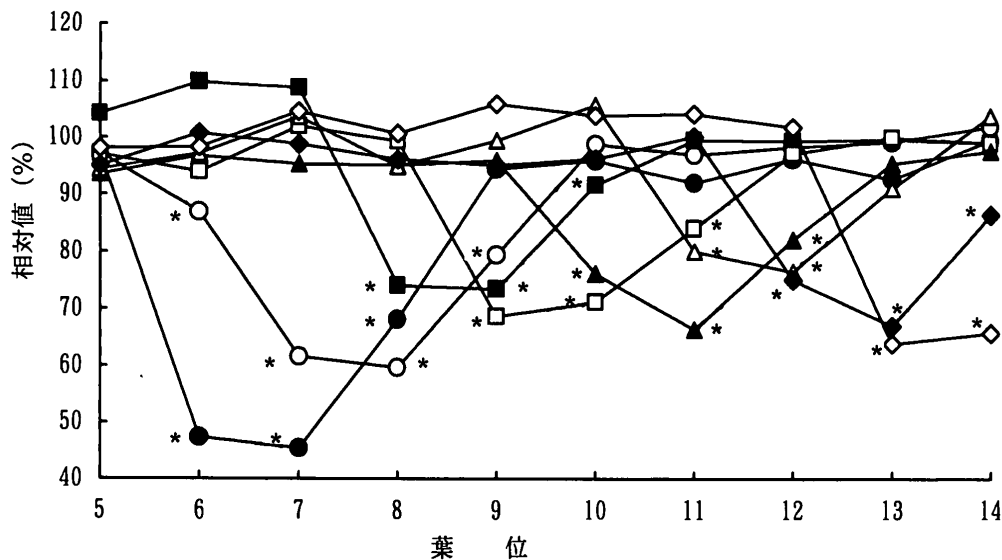
第3図 各葉位の葉身長に及ぼす高水温の影響。
 図中の表記は第2図と同様。



第4図 各葉位の葉鞘長に及ぼす高水温の影響。
 図中の表記は第2図と同様。

開始期には、内部の生長点近傍に、発育段階を異にする4枚の幼葉が認められることを見いだした。そこで展開終了期の葉をP6、出葉開始期の葉をP5、葉鞘内部の幼葉を発育の進んだものから順にP4、P3、P2、P1と規定し、

葉の生長過程を観察した結果、P3~P4段階に葉身幅が、P4~P5段階に葉身長が、P5~P6段階に葉鞘長が、それぞれ生長を行うことを認めた。また、窒素施肥条件、播種密度、遮光などの操作を行い、これらの環境条件が葉の

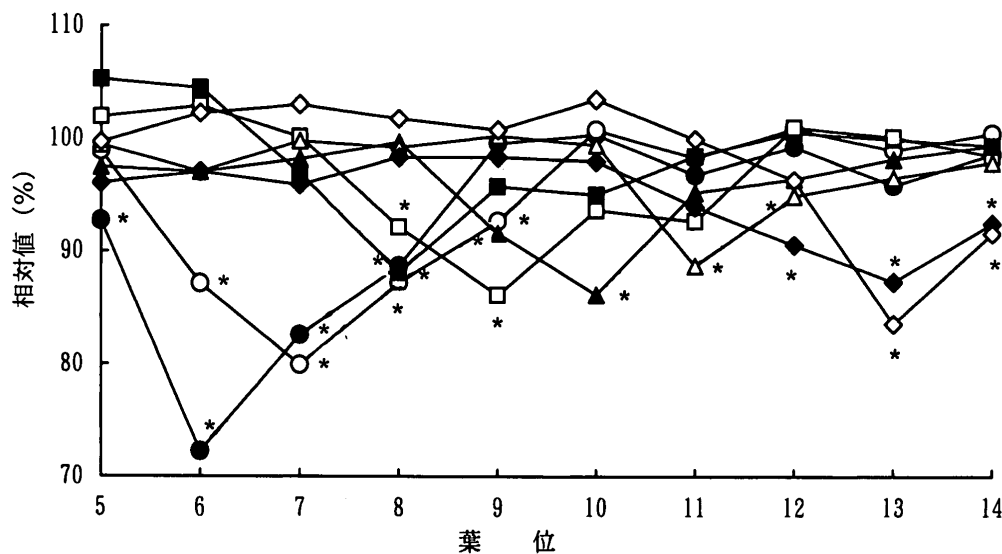


第5図 各葉位の葉身面積に及ぼす高水温の影響。

数値軸の値は、対照区の成熟葉の値に対する各処理区の相対値 (%) の平均値 (n=4) を示したものである。

*印は対照区と高水温区の各平均値の間に5%水準で有意差があることを示す (t検定)。

図中のマークは以下の各時期に高水温処理を行った事を示す；● (5~6葉出葉期)，(6~7葉出葉期)，■ (7~8葉出葉期)，□ (8~9葉出葉期)，▲ (9~10葉出葉期)，△ (10~11葉出葉期)，◆ (11~12葉出葉期)，◇ (12~13葉出葉期)。



第6図 各葉位の葉長に及ぼす高水温の影響。

葉長は葉身長と葉鞘長の和である。

形態に及ぼす影響について検討した結果、葉身幅、葉身長および葉鞘長の決定期に関する規則性が維持されることを確認した(山崎 1963 b, 1964)。さらに長南 (1966) は出葉周期 (phyllochron) と葉原基の発生周期 (plastrochron) に対する温度 (9°C~30°C) の影響について検討し、低温ほどいずれの周期も長くなり、その程度は出葉周期の方が著しいが、30°Cでは両者の周期はほぼ一致することを観察した。今回の実験では高水温処理を行うまでの間30°Cで生育させていることから、この時期においては、両者の周期はほぼ同調していたものと考えられる。

以上のような知見をもとに、本実験において高水温処理によって影響を受けた葉について、高水温処理開始時における葉の発育段階をあらわすと、葉身幅が影響を受けた第n+1~第n+3葉はそれぞれP4, P3, P2に、葉身長が影響を受けた第n+1葉~第n+3葉はそれぞれP4, P3, P2に、葉鞘長が影響を受けた第n葉~第n+1葉はそれぞれP5, P4の発育段階にあったと考えられる。そこで、これら3形質について対照区に対する高水温処理区の割合を幼葉の発育段階に対応させて整理したのが第1表である。これらの結果から諸形質に対する高水温の影響に

第1表 異なる発育段階における葉の諸形質に及ぼす高水温の影響。

| 発育段階 ^a | P7 | P6 | P5 | P4 | P3 | P2 | P1 |
|-------------------|-------------|-------------|-------------|------------|------------|------------|------------|
| 葉身幅(%) | 97.7±1.6 a | 99.0±1.0 a | 101.3±0.6 a | 86.0±1.9 c | 76.5±1.7 d | 92.2±1.8 b | 99.3±1.5 a |
| 葉身長(%) | 100.3±1.2 a | 101.7±1.3 a | 98.2±2.0 a | 79.1±2.8 c | 85.5±3.3 b | 90.2±2.1 b | 99.0±0.6 a |
| 葉鞘長(%) | 102.7±2.1 a | 98.2±1.5 a | 87.0±0.9 c | 92.3±1.8 b | 99.4±1.1 a | 98.8±1.0 a | 99.9±1.2 a |
| 葉身面積(%) | 98.0±2.0 a | 100.7±2.0 a | 99.6±2.4 a | 68.4±3.7 c | 65.7±3.4 c | 83.3±3.0 b | 98.3±1.4 a |
| 葉長(%) | 101.3±1.2 a | 100.2±0.8 a | 93.8±0.4 b | 84.4±2.9 c | 91.0±1.7 b | 93.5±1.0 b | 99.3±0.5 a |

*1: 高水温処理開始時におけるそれぞれの葉位の葉の発育段階を示す。

各形質の値は、対照区の成熟葉の値に対する各処理区の相対値(%)を平均値±標準誤差(n=4)で示したものである。

各形質内の同一英文字で示された値の間には5%水準で有意差がないことを示す(FisherのLSD法による)。

葉長は葉身長と葉鞘長の和である。

は三つの特徴が認められる。すなわち、第一に高水温による影響が最も大きい発育段階は、葉身幅ではP3(76.5%)、葉身長ではP4(79.1%)、葉鞘長ではP5(87.0%)であるということ、第二に上記の幼葉より早い発育段階であるP2の葉身幅(92.2%)、P3およびP2の葉身長(85.5%および90.2%)、P4の葉鞘長(92.3%)にも抑制が認められること、第三に葉身幅ではP4(86.0%)の発育段階にも抑制が認められることである。第一の特徴における幼葉の発育段階は、それぞれの形質が著しい増大を開始しようとする時期に相当しており(山崎1963a, 1964)、この時期の高水温による影響が最も大きいことを示している。しかし、第二の特徴で示したように、高水温の影響は諸形質の増大期のみに限らず、それより1ないし2段階若い幼葉にも及んでおり、この点は本実験により初めて明らかにされたことである。一般に葉身幅の増大には葉縁分裂組織と基本分裂組織、また葉身長および葉鞘長の増大には部間分裂組織の活動が主として関与し、それらの活動は諸形質の急激な増大期より1~2段階早い時期から認められる(山崎1963a)ことから、高水温はこの時期の分裂組織にも影響を与えたものと推察される。以上のことを考慮すると、本実験よりさらに長期間の高水温に遭遇する場合には、葉原基に対する影響は2~3の発育段階に渡って累積的に作用すると考えられ、葉の諸形質の抑制程度は本実験の場合よりさらに著しいものとなる可能性を示唆している。なお、第三の特徴については、P4段階の幼葉にも基本分裂組織が残存しており(山崎1963a, 1964)、この段階にも高水温の影響が及んだものと考えられる。以上、本考察においては各発育段階の幼葉の分裂組織に対応づけて高水温の影響を論じてきたが、実際には高水温は茎頂、根および肥大中の茎に影響を及ぼすことを通じて間接的に幼葉の生長に影響する可能性も考えられ、この点についてはさらに詳細に検討する必要がある。

2. 葉身面積および葉長に対する高水温の影響は葉位によって若干変動が認められたものの、葉身面積で3枚、葉長で4枚の葉が影響を受けた(第5図, 第6図)。そこで、対照区に対する高水温処理区の割合を葉原基の発育段階に

対応させてみたのが第1表である。葉長に対する高水温の影響はP4(84.4%)で最も著しく、P2, P3およびP5(91.0~93.8%)では対照区との差は小さかった。一方、葉身面積に対する高水温の影響はP3およびP4(65.7~68.4%)で最も著しく、P2(83.3%)に対する影響は相対的に小さかった。両形質で比較すると葉長よりも葉身面積に対する高水温の影響が強く現れた。この点に関して葉身幅、葉身長および葉鞘長の3形質が高水温によって影響を受ける発育段階を考慮すると以下のように説明することができる。すなわち、葉身面積には葉身幅と葉身長が密接に関係しており、これら両形質に対する抑制が最も著しかった発育段階がいずれもP3およびP4と一致していたことから、葉身面積にはそれらの抑制効果が相乗的に現れたものと考えられる。これに対して葉長に対する抑制が比較的小さかったのは、葉長が葉身長と葉鞘長の和であること、さらに高水温の影響を最も強く受ける発育段階が葉身長でP4、葉鞘長でP5であり、両者で1段階異なっていたことによると考えられる。

3. 以上、本実験においては主茎に着目し、そこに形成される葉の生長に対する高水温の影響について論じてきたが、最後に分けつを含めた地上部全体の生長に対する高水温の影響について触れておきたい。すでに緒言で述べたように水稻の地上部は主茎と分けつから成り立っているが、とくに栄養成長期においては茎部はきわめて小さいことから、地上部全体が多数の葉(葉身と葉鞘)で構成されているとあって過言ではない。また、高水温のもとでは草丈が抑制される(角田・松島1963, 松島ら1964, 田中ら1968)が、このことは換言すると、主茎および分けつの葉の生長が抑制されることを意味している。すなわちこれらの葉群は生長が完了した成熟葉と発育中の幼葉によって構成されており、稲体が高水温に遭遇した場合、主茎と同様に各分けつにおける発育中の幼葉の生長が影響を受け、その結果として草丈が抑制されたものと考えられることができる。草丈に最も関係の深い形質は本実験においては葉長であり、得られた結果によると処理時期によって若干変動はあるが、対照区に対する葉長の抑制割合が第n+1葉で15.6%と最も著しく、他の葉位の葉はいずれも10%に満

たなかった。これに対して葉身面積では第 $n+1$ 葉で 31.6%，第 $n+2$ 葉で 34.3% であり，抑制割合は葉長に比較して著しく高かった。このことは高水温による草丈への影響が見かけ上軽微であっても，相対的に葉身面積への影響がきわめて大きいことを示しており，ソースとしての葉面積の減少は物質生産の上からも重要な問題を含んでいるものと思われる。

引用文献

- 長南信雄 1966. 気温が水稻の葉原基発生と出葉に及ぼす影響. 日作東北支部会報 8:13-14.
- 星野孝文・松島省三・富田豊雄・菊池年夫 1969. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第 88 報 苗初期の気温・水温の各種の組み合わせ処理が同一葉令の水稻苗の諸形質に及ぼす影響. 日作紀 38:273-278.
- 松島省三・田中孝幸・星野孝文 1964. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第 71 報 生育各期の気温・水温の各種の組み合わせが水稻の生育およびその他諸形質に及ぼす影響. 日作紀 33:135-140.
- 佐々木修 1992. 高水温が水稻の葉と冠根の形態におよぼす影響. 日作紀 61:388-393.
- 佐々木修 2000. 高水温が水稻の生育に及ぼす影響. 鹿大農学術報告 50:1-7.
- 高村泰雄・竹内史郎・長谷川浩 1961. 土壌温度が作物の生育に及ぼす影響. 第 3 報 水稻の出葉速度と土壌温度との関係. 第 8 報 水稻体の部位温度と出葉速度との関係. 日作紀 29:195-198.
- 田中孝幸・松島省三・富田豊雄 1968. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第 84 報 昼夜水温の変化が水稻苗の生育反応に及ぼす影響. 日作紀 37:187-194.
- 角田公正・松島省三 1963. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. LXII 水深を異にした場合の水温の高低が水稻の生育・収量ならびに収量構成要素に及ぼす影響. 日作紀 31:19-21.
- 植木健至 1971. 南九州とくにシラス地帯における水稻生育に及ぼす灌漑水温の影響. 鹿大農学術報告 21:1-41.
- 山崎耕宇 1963a. 水稻の葉の形態形成の関する研究. 1. 葉の発育経過に関する一般的観察. 日作紀 31:371-378.
- 山崎耕宇 1963b. 水稻の葉の形態形成の関する研究. III. 一, 二の環境条件が葉の形態形成におよぼす影響. 日作紀 32:145-151.
- 山崎耕宇 1964. 水稻の葉の形態形成の関する研究. IV. 葉の形態形成を解明する二, 三の実験. 日作紀 32:237-242.

Influence of High Water Temperature on Leaf Growth in Rice Plant (*Oryza sativa* L.) : Osamu SASAKI* (*Fac. of Agr., Kagoshima Univ., Kagoshima, 890-0065*)

Abstract : This study was undertaken to evaluate the effect of short period high water temperature (35°C) on the growth response of immature leaves in rice plants. The test plants was exposed to high water temperature during one phyllochron, from the time of emergence of a given leaf of the main stem to the time of emergence of the adjacent younger leaf. Control plants were kept continuously at 30°C water temperature. High water temperature at the time of emergence of the (n)th leaf ("n" indicates an optional ordinal number of leaves counted acropetally from the incomplete leaf in the main stem) decreased the blade width of (n+1)th to (n+3)th leaves, the blade length of (n+1)th to (n+3)th leaves, and the sheath length of (n)th to (n+1)th leaves, respectively. The restraint effect of high water temperature was most remarkable against the blade width of (n+2)th leaf, the blade length of (n+1)th leaf, and the sheath length of (n)th leaf. High water temperature also decreased the total leaf length (blade and sheath) of (n)th to (n+3)th leaves and the blade area of (n+1)th to (n+3)th leaves. The restraint ratio in each leaf length against the control plot was significantly lower (under 15.6% level) than in each blade area (31.6~34.3% level). These notable blade restraints caused by high water temperature may impose a serious influence for the growth ability in rice plants.

Key words : Developmental stage, High water temperature, Leaf blade length, Leaf blade width, Leaf sheath length, Rice, Vegetative growth.