

相対的根量および根の生理的活性は花粉数を介して イネの穂ばらみ期耐冷性に影響する

張祖建^{1,2)}・中村貞二²⁾・国分牧衛²⁾・西山岩男²⁾

(¹⁾ 中国揚州大学農学院, ²⁾ 東北大学大学院農学研究科)

要旨：著者らは前報において、地上部の量あるいは穎花数に対する相対的根量、さらに根の生理的活性がイネの穂ばらみ期耐冷性と相関関係があることを明らかにした。本研究は、一般に耐冷性と密接に関係することが知られている花粉数に着目し、相対的根量（根 / 葉茎穂比あるいは1穎花当たりの根の乾物重）あるいは根の生理的活性が花粉数に及ぼす影響、さらに花粉数と耐冷性の関係を明らかにする目的で行った。前報と同じ材料から得られた葯の花粉数を測定した。施肥窒素量が増加すると、常温区、冷温区（小孢子初期に昼 17℃ 一夜 12℃ を 5 日間処理）ともに開花直前の花粉数が著しく減少すると同時に、冷温区の受精率すなわち耐冷性は低下した。また、前報において相対的根量は施肥窒素量の増加に伴い減少することが示されているが、その相対的根量が減少するにしたがい花粉数も直線的に減少する傾向が認められた。一次枝梗分化開始期の剪根により相対的根量を人為的に減少させる、またはこの時期からの呼吸阻害剤処理により根の生理的活性を減少させると、常温区、冷温区ともに花粉数は減少し、花粉数と冷温区の受精率の間には有意な正の相関関係が認められた。以上より、根の発達や活性は花粉形成を介して、耐冷性に影響することが明らかとなった。また、窒素多肥による耐冷性の低下は、相対的根量の低下による花粉数の減少が原因の一つになっていることが示された。さらに、相対的根量や根の生理的活性は冷温区だけでなく常温区の花数にも影響を及ぼしたことから、それらは体質的にイネの耐冷性を変化させ、冷温に遭遇した際にその抵抗性に影響すると考えられた。

キーワード：イネ, 花粉, 花粉数, 耐冷性, 窒素, 根, 穂ばらみ期, 冷害。

窒素肥料はイネの穂ばらみ期冷温による不稔を助長することが明らかにされてきた（佐々木・和田 1975, 天野・森脇 1984a, Satake ら 1987）。さらに、1993 年の大冷害の実態調査の結果、水稻の減収程度に影響する第一要因は窒素施肥であることが指摘された（作井 1994, 小山田 1995）。対策技術でも適期、適量な窒素の施肥技術は、イネ障害型冷害の耐冷性を高める一般的な措置として行われている（西山 1997）。

一方、堆肥施用の圃場では無堆肥の圃場と比較して葉身の窒素含有率は同じであっても冷温による受精率の低下が小さいこと、堆肥区は無堆肥区よりも根が良く発達し、その活性も高いことが報告されている（天野・森脇 1984b）。1993 年の冷害により壊滅的な被害を受けた青森県十和田地域において相当の収量を上げた精農家の例では、深水管理により幼穂を保温したのに加え、土づくり、元肥減肥により根を十分に発達させていたことが指摘されている（高城 1995）。以上のように、耐冷性における根の重要性が浮き彫りになってきた。

また、穎花の耐冷性は穂上位置により異なること（Nishiyama and Satake 1979）、その原因が花粉数にあること（Nishiyama 1982, 1983）、そして花粉数は耐冷性の品種間差異においても主要因となっていること（Satake and Shibata 1992, 刈屋 1994, 西山 1997, Nakamura ら 2000）

が明らかとなり、穂ばらみ期冷害における不受精には、花粉数が中心的な役割を果たしていることが明らかになってきた。このような状況の中で、すでに Nishiyama (1996) は、窒素施肥→根→花粉数→受精の連鎖を解明することは冷害に関するメカニズムの解明には重要であり、冷害研究のセントラルドグマとして研究を展開することを提唱していた。そして、窒素施肥により葯当たりの小孢子数、常温下および冷温下の充実花粉数が減少するなど（立田 1999, Hayashi ら 2000）、この考えを支持する成果が得られてきた。

著者らは一連の実験を設計して、根と耐冷性との関係について検討した。まず、耐冷性が異なる品種を用い、施肥窒素量などを変えて根と地上部との量的関係が異なる材料を作り、根量と不受精との関係を解析した結果、穂ばらみ期冷害の耐冷性において、地上部に対する相対的な根量、あるいは穎花数に対する相対的な根量が冷害時における不受精の発生程度と密接な関係があることを示した（張ら 2000）。さらに、一次枝梗分化開始期に、剪根や分げつ切除により人為的に相対的根量を変化させる、あるいは根に呼吸阻害剤を処理し生理的活性を低下させると、耐冷性は著しく低下することが示され、穂ばらみ期耐冷性における根の重要性に関する実験的証拠を得た（張ら 2001a）。しかしながら、相対的根量あるいは根の生理的活性と、前述したように穂ばらみ期冷害において中心的役割を果たしてい

第1表 窒素施肥が葯長および花粉数に及ぼす影響（第1実験）.

品 種	窒素 施肥	葯長 (mm)	充実数 (個 / 葯)	総数 (個 / 葯)	充実率 (%)
常温区	少肥	1.81 a	934.5 a	991.5 a	94.3 a
	ササニシキ 中肥	1.92 a	906.4 a	964.9 ab	93.9 a
	多肥	1.86 a	801.1 b	942.5 b	85.0 b
	ひとめぼれ 少肥	2.09 a	1209.9 a	1265.1 a	95.6 a
	中肥	2.02 a	1086.8 b	1149.1 b	94.6 a
	多肥	2.10 a	1080.2 b	1134.7 b	95.2 a
冷温区	少肥	1.81 a	628.4 a	1039.5 a	60.5 a
	ササニシキ 中肥	1.67 b	376.2 b	941.3 a	40.0 b
	多肥	1.54 c	122.1 c	545.6 b	15.4 c
	ひとめぼれ 少肥	2.01 a	836.0 a	1144.9 a	73.0 a
	中肥	2.03 a	785.8 a	1211.5 a	64.9 a
	多肥	1.88 b	413.4 b	982.9 b	42.1 b

常温および冷温区における同一品種内で同一英文字を付した数値間に5%水準で有意差なし (LSD 法).

ると考えられる花粉数との関係は依然として不明であった. 本研究は, 著者らが根と耐冷性の密接な関係を示した報告 (張ら 2000, 2001a) と同じ材料を用い, 相対的根量あるいは根の生理的活性の変化が花粉数の変化を通じて穂ばらみ期耐冷性に影響を及ぼしているかどうかを明らかにする目的で行った.

材料と方法

1. 施肥窒素量により相対的根量を変化させた場合の花 花粉数と耐冷性の関係 (第1実験)

前報 (張ら 2000) の第2実験と同じ材料から得られた葯の花粉数を測定した. すなわち, 穂ばらみ期耐冷性がやや弱の水稲品種ササニシキおよび極強の水稲品種ひとめぼれを用い, 500 mL プラスチック瓶に1本植えて水耕栽培した. 水耕液は Mae and Ohira (1981) の処方で, 窒素以外については, 標準の1/4倍濃度から始めて2週間ごとに1/2, 3/4, 1倍と上げていき, 出穂後は1/2倍に下げた. 窒素については少肥, 中肥および多肥の3処理を設けた. 少肥区は2週間ごとに1.5, 3.0, 4.5, 6.0 mg L⁻¹と上げ, 出穂後は3.0 mg L⁻¹とした. 中肥区は同じく4.5, 9.0, 13.5, 18.0 mg L⁻¹で, 出穂後は9.0 mg L⁻¹とし, 多肥区は6.8 (1週間), 13.5 (1週間), 27.0, 40.5, 54.0 mg L⁻¹で, 出穂後は27.0 mg L⁻¹とした. 分けつは出現後直ちに除去して主茎のみを使用した. 冷温処理は, 各窒素処理区について特定穎花の小孢子初期を顕微鏡により確認し, 昼温 17℃ - 夜温 12℃ (昼 6:00~18:00) の自然光条件下で5日間実施した. 特定穎花とは第1~3枝梗の上から3~5 (あるいは4~6) 番目に着生した9つの穎花である.

穂の開花開始日の朝 (花が咲く前) に, 常温区および冷温区における各窒素処理 (多肥, 中肥, 少肥) において, それぞれ5個体 (穂) 分の特定穎果を1個体分ずつ分けて採取し, 50%のエタノールで固定した. 冷温区の各窒素処

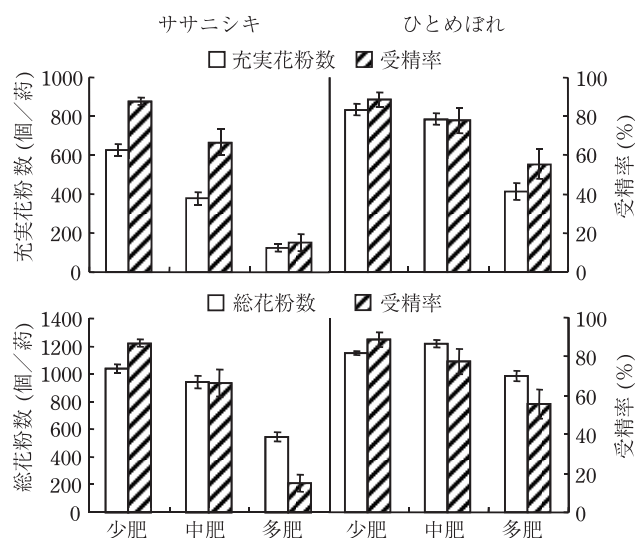
理では, 5個体分それぞれにおける9つの特定穎花から6穎花を無作為に選び, それぞれの穎花の6葯から1葯を無作為に選び, 窒素処理当たり30葯について花粉数を測定した. 常温区の各窒素処理では, まず5個体分から4個体分を無作為に選び, それら4個体分それぞれにおける9つの特定穎花から4穎花を, そしてそれぞれの穎花の6葯から1葯を無作為に選び, 窒素処理当たり16葯について花粉数を測定した.

スライドグラス上に葯を置き, その長さを測定した後, ヨード・ヨードカリ (I-KI) 溶液中で解剖し, 花粉を葯から完全に取り出して, 顕微鏡下で総花粉数を数えた. その際, I-KI 溶液で濃く染まった花粉を充実花粉と判断した. なお, 操作または観察中に乾かないように, 適量のグリセリンを加えた.

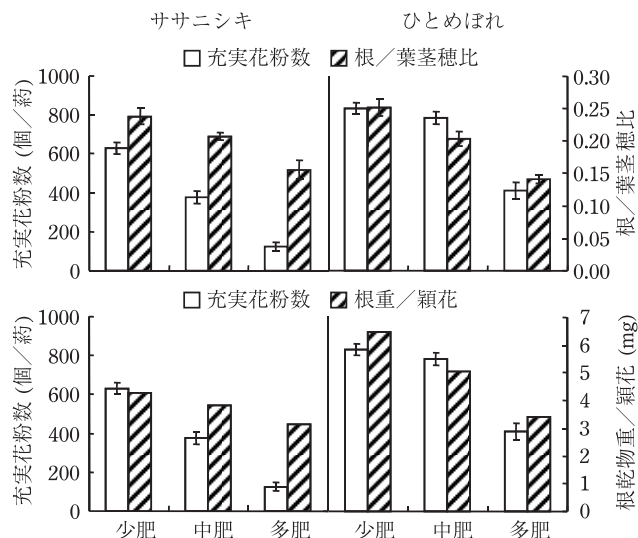
2. 根の相対的量あるいは生理的活性を低下させた場合 の花粉数と耐冷性の関係 (第2実験)

前報 (張ら 2001a) の第2実験と同じ材料から得られた葯の花粉数を測定した. すなわち, ササニシキを供試し, 4 L のプラスチックポットに円形15本植えとし, 実験1の中肥区と同様に水耕栽培した. 分けつは出現時に速やかに除去し, 主茎のみを供試材料とした. 一次枝梗分化開始期 (冷温処理17日前) に根の総量の75%を目安として根元から切除する処理 (剪根A) と花粉母細胞形成期 (冷温処理4日前) に剪根Aと同じように根を切除する処理 (剪根B) を行った. また, 一次枝梗分化開始期に呼吸阻害剤のアジ化ナトリウム (NaN₃) と硫化ナトリウム (Na₂S) をそれぞれ 10⁻⁷ M, 3 × 10⁻⁶ M になるよう水耕液に投与し, その後培養液の交換に伴って1週間に1回更新した. 生育の平均的な個体における特定穎花の小孢子初期を顕微鏡により確認し, 昼温 17℃ - 夜温 12℃ (昼 6:00~18:00) の自然光ファイトトロンで5日間冷温処理した. 登熟後に収穫し, 各区の特定穎花の受精率を測定した. 冷温処理区では, 葉耳間長で2 cm 区間ごとに受精率を算出し, 最低値の区間とその両側の区間, 計3区間の平均値をその実験区の受精率とした. なお, 各測定当たりの個体数は12~18であった.

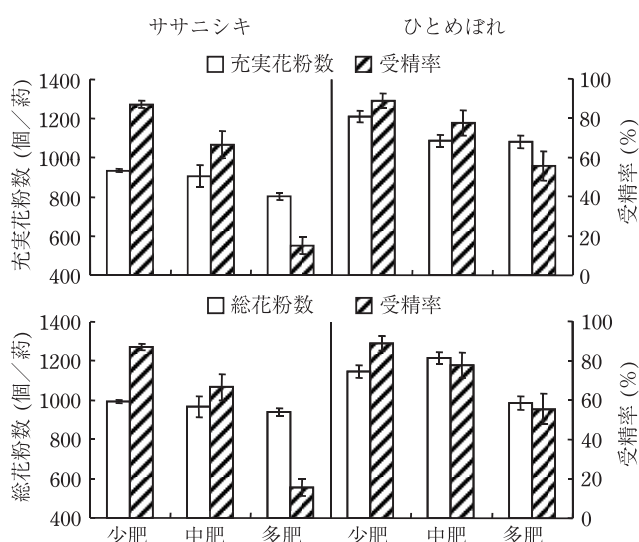
花粉数を測定するために, 第1実験と同様に特定穎花を1個体分ずつ固定した. 常温区では処理当たり4個体 (穂) 分の特定穎果を固定した. 冷温区では処理ごとに1ポット分15個体のすべての特定穎果を固定した. 成熟後の受精率の算出結果より, 冷温処理開始日から出穂日までの日数が受精率の算出に用いた個体と同じ個体, すなわち危険期に正確に冷温処理された個体の特定穎果を4個体分選り出した. 1個体 (穂) の9つの特定穎花の中から無作為に4穎花を選び, 花粉数測定の対象穎花とした. 1穎花中では花粉数が多い葯 (内穎側中央部) と花粉数が少ない葯 (外穎側中央部) (奈良ら 1999) の計2葯, 区当たり16穎花分の計32葯を用いて, 第1実験と同様に花粉数を測定した.



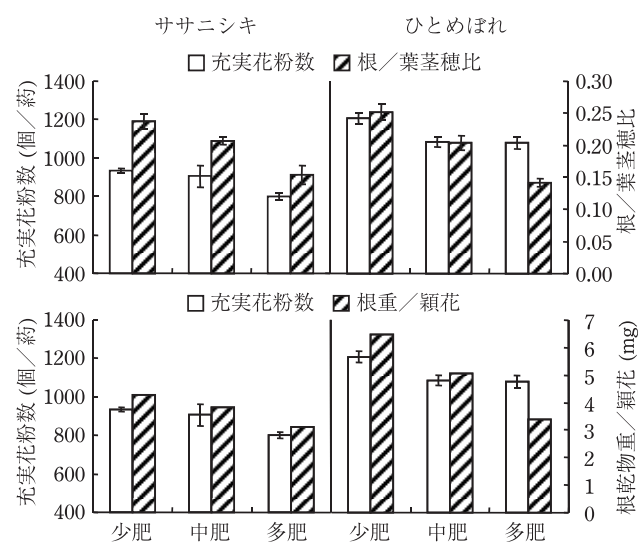
第1図 冷温区における充実花粉数あるいは総花粉数と受精率(第1実験).
縦棒は標準誤差を示す.



第3図 冷温区における充実花粉数と根/葉茎穂比あるいは1花当たりの根乾物重(第1実験).
縦棒は標準誤差を示す.



第2図 常温区の充実花粉数あるいは総花粉数と冷温区の受精率(第1実験).
縦棒は標準誤差を示す.



第4図 常温区における充実花粉数と根/葉茎穂比あるいは1花当たりの根乾物重(第1実験).
縦棒は標準誤差を示す.

結 果

1. 第1実験

第1表に施肥窒素量が葯長, 充実花粉数および総花粉数に及ぼす影響を示した. 常温区では, 両品種ともに葯長には大きな処理間差異はなかったが, 充実花粉数および総花粉数は施肥窒素量の上昇に伴い減少した. 花粉の充実率は, ひとめぼれでは差がなかったが, ササニシキでは施肥窒素量の上昇に伴い減少した. 冷温区では, 両品種とも, 葯長, 充実花粉数, 総花粉数および花粉の充実率のすべてが施肥窒素量の上昇に伴い減少した. また, 耐冷性が弱いササニシキより, 耐冷性が強いひとめぼれの方がそれらの値の減

少程度が小さく, 値も高かった. 特に, 多肥処理ではササニシキに比べてひとめぼれの方が充実花粉数や充実率が明らかに高かった.

第1図に両品種の冷温区における充実花粉数あるいは総花粉数と前報で測定した受精率(張ら2000)を示した. ササニシキ, ひとめぼれともに充実花粉数あるいは総花粉数が減少するにしたがい, 受精率も減少する傾向が認められた.

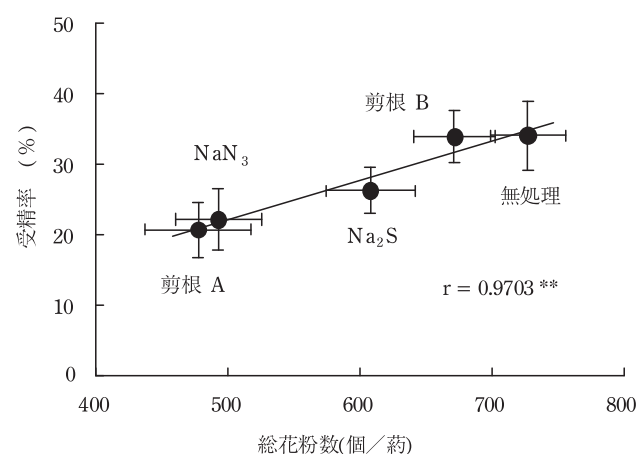
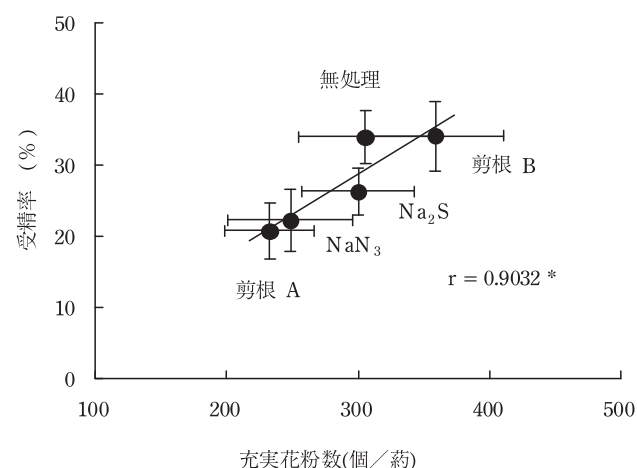
第2図に常温区の充実花粉数あるいは総花粉数と冷温区の受精率(張ら2000)を示した. 冷温区(第1図)と同様に, 両品種ともに充実花粉数あるいは総花粉数が減少するにしたがい, 受精率も減少する傾向が認められた.

前報（張ら 2000）では、施肥窒素量を変化させた場合に相対的根量と穂ばらみ期耐冷性との間には密接な関係があることが示された。そこで、前報で相対的根量として測定

第2表 剪根と呼吸阻害剤処理が葯長および花粉数に及ぼす影響（第2実験）。

処理	葯長 (mm)	充実数 (個 / 葯)	総数 (個 / 葯)	充実率 (%)
無処理	1.85	970.2	1163.7	83.4
剪根 A	1.72**	814.6**	1082.6	75.2
剪根 B	1.83	932.2	1153.6	80.8
NaN ₃	1.69**	847.4**	1062.5*	79.8
Na ₂ S	1.77*	936.2	1131.4	82.7
無処理	1.64	305.5	603.7	50.6
剪根 A	1.53	232.7*	402.1	57.9
剪根 B	1.74	358.7	564.1	63.6
NaN ₃	1.51	248.8	412.4	60.3
Na ₂ S	1.74	300.1	548.3	54.7

品種はササニシキ。*, **: それぞれ 5%, 1% 水準で無処理に対して有意差あり (t 検定)。



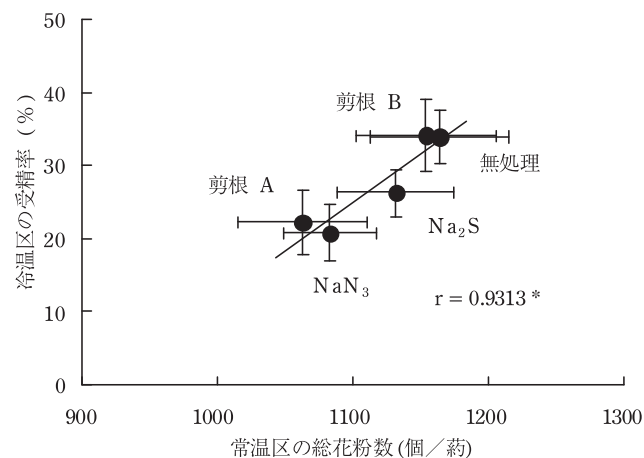
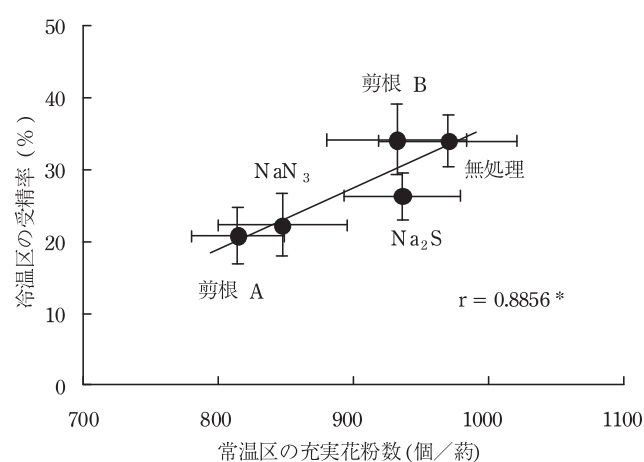
第5図 冷温区における充実花粉数あるいは総花粉数と受精率との関係（第2実験）。

品種はササニシキ。縦棒および横棒は標準誤差を示す。*, ** はそれぞれ 5%, 1% 水準で有意であることを示す。

した根／葉茎穂比あるいは 1 穎花当たりの根の乾物重と充実花粉数との関係を見ると、両品種ともに根／葉茎穂比あるいは 1 穎花当たりの根の乾物重が減少するにしたがい、充実花粉数も直線的に減少する傾向が認められた（第3図）。相対的根量と総花粉数との関係も充実花粉数の場合と同様であった（データ省略）。第4図には常温区の充実花粉数と相対的根量を示した。冷温区（第3図）と同様、両品種ともに、根／葉茎穂比あるいは 1 穎花当たりの根の乾物重が減少するにしたがい、充実花粉数も直線的に減少する傾向が認められた。

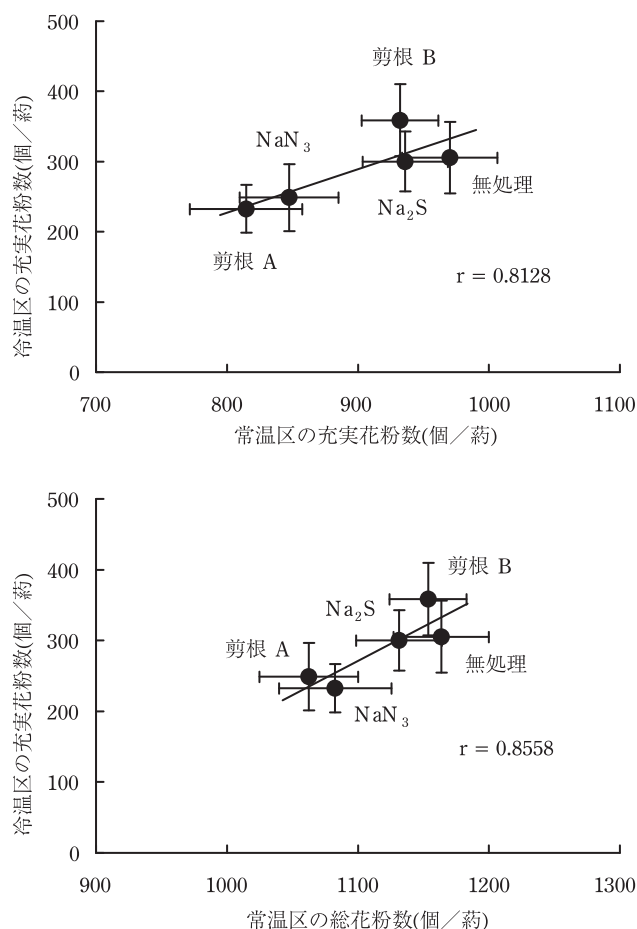
2. 第2実験

著者らは前報において、剪根処理および呼吸阻害剤処理により茎基部からの出液が減少し、根の生理的活性が低下することを明らかにした（張ら 2001a）。第2表には、これらの処理が常温区、冷温区における葯長および花粉数に及ぼす影響を示した。本研究では花粉数が最も少ない外穎側中央の葯と花粉数が最も多い内穎側中央の葯（奈良ら 1999）について花粉数を測定した。その結果、これらの葯



第6図 常温区の充実花粉数あるいは総花粉数と冷温区の受精率との関係（第2実験）。

品種はササニシキ。縦棒および横棒は標準誤差を示す。* は 5% 水準で有意であることを示す。



第7図 常温区の充実花粉数あるいは総花粉数と冷温区の充実花粉数との関係(第2実験)。

品種はササニシキ。縦棒および横棒は標準誤差を示す。

間の花粉数の違いは処理に関係なく常に存在することが再確認された。なお、ここでは両葯の花粉数の平均値により処理効果を評価することにした。常温区では、剪根 A、アジ化ナトリウム処理が充実花粉数を有意に減少させた。総花粉数でも同じ傾向が認められたが、充実花粉数の場合よりも減少程度は小さかった。剪根 B および硫化ナトリウム処理は充実花粉数と総花粉数を減少させるが、その程度は小さく有意ではなかった。全体的にみると、各処理が花粉数に及ぼす影響は総花粉数より、充実花粉数において大きかった。なお、内穎側の葯(花粉数が多い葯)より、外穎側の葯(花粉数が少ない葯)の反応が敏感であり、影響を受ける程度が大きかった(データ省略)。冷温区の充実花粉数および総花粉数は各処理ともに常温区に比べて非常に低い値を示した。常温区での影響と同様に、剪根 A が充実花粉数および総花粉数に及ぼす影響がもっとも大きく、特に充実花粉数が有意に減少した。アジ化ナトリウム処理でも充実花粉数がかなり減少する傾向を示した。

第5図には冷温区における充実花粉数あるいは総花粉数と前報(張ら 2001a)で示した受精率との関係を示した。いずれも有意な正の相関関係が認められ、花粉数の減少に

伴いその受精率も減少することが示された。第6図には常温区の充実花粉数あるいは総花粉数と冷温区の受精率(張ら 2001a)との関係を示した。いずれも有意な正の相関関係が認められた。また、常温区の充実花粉数あるいは総花粉数が減少するにしたいが、冷温区の充実花粉数も減少する傾向が認められた(第7図)。

考 察

著者らは、施肥窒素量を変えてイネを栽培した結果、地上部や1穂穎花数に対する相対的根量(根/葉茎穂比、または1穎花当たりの根の乾物重)と穂ばらみ期耐冷性の間に正の相関関係があることを明らかにした(張ら 2000)。このことから、窒素多肥による穂ばらみ期耐冷性の低下の原因の一つとして相対的根量の低下を考えることができる。この考えを裏付けるために、剪根により相対的根量を減少させたり、呼吸阻害剤により根の生理的活性を低下させたところ、穂ばらみ期耐冷性も低下することが明らかとなった(張ら 2001a)。すなわち、セントラルドグマ(Nishiyama 1996)の一部ではあるが、耐冷性における根の重要性を実験的に明らかにした。

一方、耐冷性と充実花粉数とは密接に関係しており、充実花粉数は耐冷性に影響を及ぼす重要な要因と考えられている(Nishiyama 1983, Satake and Shibata 1992, 刈屋 1994, 西山 1997, 森脇 2000, Nakamura ら 2000)。さらに、施肥窒素量の増加により葯当たりの小孢子数と常温下および冷温下の充実花粉数が減少することが報告された(立田 1999, Hayashi ら 2000)。本実験でも、ササニシキ、ひとめばれの両方で、施肥窒素量の増加により総花粉数と充実花粉数が常温区、冷温区ともに減少すること(第1表)、冷温区における充実花粉数が減少するにしたいが、受精率が低下する傾向が認められたことから(第1図)、施肥窒素量は充実花粉数の変化を通して不受精発生に影響することが示され、これまでの結果(立田 1999, Hayashi ら 2000)が再確認された。さらに、常温区の充実花粉数および総花粉数の減少に伴い、冷温区の受精率は低下した(第2図)。このことは、施肥窒素量が常温区のイネにおいても花粉数を通じて耐冷性に影響することを示唆する。また、ササニシキ、ひとめばれの両方において、根/葉茎穂比あるいは1穎花当たりの根の乾物重、すなわち相対的根量と、冷温区および常温区の充実花粉数(第3図、第4図)、さらに総花粉数(データ省略)は、施肥窒素量の増加に伴い減少したことから、相対的根量は花粉数に影響している可能性が高いと考えられた。

以上の結果から、窒素多肥は相対的根量の低下を通じて充実花粉数および総花粉数を減少させ、耐冷性を低下させると考えることができる。しかし、これは相対的根量と花粉数の間の正の関係から推測したものであり、相対的根量と花粉数の因果関係は明らかとなっていない。そこで、相対的根量が充実花粉数および総花粉数に影響しているかど

うかを実験的に証明するために、剪根処理により相対的根量を低下させ、花粉数を測定した。冷温危険期の直前からの処理（剪根 B）では、常温区、冷温区ともに、総花粉数および充実花粉数に大きな変化が認められなかった（第 2 表）。なお、剪根 B は冷温区における受精率つまり耐冷性に影響しなかったことがすでに示されており（張ら 2001a）、剪根 B は花粉数と耐冷性のどちらにも影響しなかったことになる。一方、一次枝梗分化開始期からの剪根処理（剪根 A）は冷温区、常温区の両方で花粉形成に著しい影響を及ぼし、花粉数、特に充実花粉数を大きく低下させた（第 2 表）。次に、一次枝梗分化開始期から呼吸阻害剤処理により根の生理的活性を低下させ、花粉数の変化、そして花粉数と受精率との関係を検討した。アジ化ナトリウム処理では、剪根 A と同様に常温区、冷温区ともに充実花粉数および総花粉数が大きく減少し、硫化ナトリウム処理でも同様の傾向が認められた（第 2 表）。剪根区、呼吸阻害剤処理区および対照区における冷温区の充実花粉数、あるいは総花粉数と受精率の間には有意な正の相関関係が認められた（第 5 図）。

以上より、危険期よりもかなり前の段階に当たる一次枝梗分化期の剪根処理（剪根 A）や呼吸阻害剤処理が耐冷性を低下させる現象は、充実花粉数や総花粉数を減少させることにより生じることが明らかとなった。また、常温区の充実花粉数や総花粉数も冷温区の受精率と相関関係にあること（第 6 図）、さらに常温区の充実花粉数や総花粉数が減少するにしがたい、冷温区の充実花粉数も減少する傾向があることから（第 7 図）、根の量や生理的活性が常温下でも花粉の形成に影響を及ぼし、冷温に遭遇した際にその抵抗性に影響すると考えられた。したがって、常温下における充実花粉数や総花粉数はイネの耐冷性に関わる体質と考えることもでき、その体質に根の量や活性が密接に影響していることが明らかになった。一方、前述したように危険期直前の剪根処理（剪根 B）は花粉数や耐冷性に影響しなかったことから、相対的根量や根の生理的活性は、危険期後の花粉発達に影響するのではなく、それ以前の段階、つまり穎花分化後の葯の発達、さらには花粉母細胞および小孢子形成に影響し、花粉数ひいては耐冷性を変化させると考えられた。

根の発達や活性は耐冷性において重要な役割を果たしていることが示され（天野・森脇 1980, 1984b, Yamamoto and Nishimura 1986, 西山 1997）、冷害の実態調査においても、被害が少なかった圃場では根が良く張り健全であったことが指摘されている（高城 1995）。しかしながら、根から耐冷性に至る因果関係は不明であった。本実験結果から、根の発達や活性が花粉形成に影響を及ぼすことにより、耐冷性に影響していることが明らかとなった。さらに、窒素多肥による耐冷性の低下は（佐々木・和田 1975, 天野・森脇 1984a, Satake ら 1987, 立田 1999, Hayashi ら 2000）、相対的根量の減少、すなわち地上部や穎花数に対し根の発達

が相対的に低下することにより、花粉数が減少することが一要因になっていることが示唆された。

一方、窒素レベルを上げると、茎葉のジベレリンレベル（Osada ら 1973, 高橋 1979）と溢泌液や葉のサイトカイニンレベル（Yoshida and Oritani 1974, Samuelson and Larsson 1993）が増加することが知られているが、著者ら（張ら 2001b）はジベレリンやサイトカイニンは花粉数の減少を通じて耐冷性を低下させることを明らかにした。また、ジベレリン（谷本 1999, Inada ら 2000）とサイトカイニン（Kuiper 1988, Beck 1996, Werf and Nagel 1996, Sakakibara ら 1998, 榊原 1999）は地下部よりも地上部の生長を促進することが明らかにされているので、これらは相対的根量の減少、またそれに伴う根の生理的活性の低下を通じてイネ穂ばらみ期耐冷性に影響を及ぼしている可能性も考えられる。一方、ジベレリンやサイトカイニンは根とは無関係の全く別の機構で耐冷性に影響する可能性も否定できず、今後明らかにする必要があると思われる。

引用文献

- 天野高久・森脇良三郎 1980. 水稻の障害型冷害に関する研究. IV. 2, 3 の根部処理が不稔発生に及ぼす影響. 日作紀 49(別 1): 187-188.
- 天野高久・森脇良三郎 1984a. 水稻の冷害に関する栽培的研究. 第2報 穂孕期不稔に関する葉身の限界窒素含有率. 日作紀 53: 1-6.
- 天野高久・森脇良三郎 1984b. 水稻の冷害に関する栽培的研究. 第3報 穂孕期不稔に対する堆肥施用の効果. 日作紀 53: 7-11.
- Beck, E.H. 1996. Regulation of shoot / root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: Opinion. Plant Soil 185: 3-12.
- Hayashi, T., K. Kashiwabara, T. Yamaguchi and S. Koike 2000. Effects of high nitrogen supply on the susceptibility to coolness at the young microspore stage in rice. Plant Prod. Sci. 3: 323-327.
- Inada, S., M. Tominaga and T. Shimmen 2000. Regulation of root growth by gibberellin in *Lemna minor*. Plant Cell Physiol. 41: 657-665.
- 刈屋国男 1994. イネ花粉と耐冷性に関する諸問題. 農及園 69: 1099-1105.
- Kuiper, D. 1988. Growth responses of *Plantago major* L. ssp. *Pleiosperma* (pilger) to changes in mineral supply. Plant Physiol. 87: 555-557.
- Mae, T. and K. Ohira 1981. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice plants (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Physiol. 22: 1067-1074.
- 森脇勉 2000. イネの健康を何でとらえるか—いわゆる耐冷性との関連において—. 農及園 75: 67-76.
- Nakamura, T., M. Chiba, S. Koike and I. Nishiyama 2000. Number of pollen grains in rice cultivars with different cool-weather resistance at the young microspore stage. Plant Prod. Sci. 3: 299-305.
- 奈良吉主・中村貞二・西山岩男 1999. イネの葯長の穎花内および穂内変異について. 日作紀 68(別 2): 282-283.
- 西山岩男 1997. イネの穂ばらみ期耐冷性に関与している生理的形質. 農及園 72: 335-343.
- Nishiyama, I. and T. Satake 1979. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XIX. The difference in susceptibility to coolness among spikelets on a panicle. Jpn. J. Crop Sci. 48: 181-186.

- Nishiyama, I. 1982. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXIII. Anther length, pollen number and the difference in susceptibility to coolness among spikelets on the panicle. *Jpn. J. Crop Sci.* 51 : 462–469.
- Nishiyama, I. 1983. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXVI. The number of ripened pollen grains and the difference in susceptibility to coolness among spikelets on the panicle. *Jpn. J. Crop Sci.* 52 : 307–313.
- Nishiyama, I. 1996. Strategies for the research to overcome cool weather damage in rice plants. In Ishii, R. and T. Horie eds., *Crop Research in Asia : Achievements and Perspective*. Crop Sci. Soc. Japan, Tokyo / Asian Crop Sci. Assoc. (ACSA), Seoul. 246–251.
- Osada, A., H. Suge, S. Shibukawa and I. Noguchi 1973. Change of endogenous gibberellins in rice plants as affected by growth stage and different growth conditions. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 42 : 41–45.
- 小山田善三 1995. 東北地方における1993年の水稲冷害. *日作紀* 64 : 166–171.
- Sakakibara, H., M. Suzuki, K. Takei, A. Deji, M. Taniguchi and T. Sugiyama 1998. A response-regulator homologue possibly involved in nitrogen signal transduction mediated by cytokinin in maize. *Plant J.* 14 : 337–344.
- 榊原均 1999. 植物の器官間コミュニケーション, サイトカイニンを紹介した窒素シグナルの器官間情報伝達. *科学と生物* 37 : 218–219.
- 作井英人 1994. 平成5年冷害における稲作被害の軽減要因. *農及園* 69 : 233–242.
- 佐々木一男・和田定 1975. イネの冷害不稔発生に及ぼす窒素, 燐酸および加里の影響. *日作紀* 44 : 250–254.
- Satake, T., S.Y. Lee, S. Koike and K. Kariya 1987. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXVII. Effect of water temperature and nitrogen application before the critical stage on the sterility induced by cooling at the critical stage. *Jpn. J. Crop Sci.* 56 : 404–410.
- Satake, T. and M. Shibata 1992. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXXI. Four components participating in fertilization. *Jpn. J. Crop Sci.* 61 : 454–462.
- Samuelson, M. E. and C. M. Larsson 1993. Nitrate regulation of zeatin riboside levels in barley root : effects of inhibitors of N assimilation and comparison with ammonium. *Plant Sci.* 93 : 77–84.
- 高城哲男 1995. 被害の実態調査結果と技術上の問題点, 青森県, 栽培の動向と優良事例. 東北地域における平成5年冷害の記録. 東北農試, 盛岡. 24–30.
- 高橋信孝 1979. イネ科植物における植物生長調整物質の生理的役割に関する研究. 昭和54年度農水産業特別試験報告書 20.
- 谷本英一 1999. ジベレリンによる根の伸長制御に関する生理学・生化学・生物物理学的研究. *植物の化学調節* 34 : 10–20.
- 立田久善 1999. 水稲の耐冷性関連性質としての葯長, 葯幅, および充実花粉数に及ぼす施肥窒素の影響. *日作紀* 68 : 187–193.
- Werf, A. and W.O. Nagel 1996. Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose : Opinion. *Plant Soil* 185 : 21–32.
- Yamamoto, T. and M. Nishimura 1986. Relation between the tolerance to the sterility type of cool injury and the amount of bleeding water in rice plants. *Japan. J. Breed.* 36 : 147–154.
- Yoshida, R. and T. Oritani 1974. Studies on nitrogen metabolism in crop plants. XIII. Effects of nitrogen top-dressing on cytokinin content in the root exudate of rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.* 43 : 47–51.
- 張祖建・中村貞二・千葉雅大・西山岩男 2000. イネの穂ばらみ期不受精耐冷性と相対的根量の相関関係. *日作紀* 69 : 175–181.
- 張祖建・中村貞二・西山岩男 2001a. イネの穂ばらみ期耐冷性に及ぼす相対的根量および根の生理的活性の変化の影響. *日作紀* 70 : 84–91.
- 張祖建・中村貞二・国分牧衛・西山岩男 2001b. ジベレリンとサイトカイニンがイネの穂ばらみ期耐冷性に及ぼす影響. *日作紀* 70 : 238–246.

Relative Amount and Physiological Activity of Roots Affect the Resistance to Cool Weather at the Young Microspore Stage through the Number of Pollen Grains in Rice Plants : Zujian ZHANG^{1,2)}, Teiji NAKAMURA²⁾, Makie KOKUBUN²⁾ and Iwao NISHIYAMA²⁾
^{(1)College of Agr., Yangzhou Univ., China;} ^(2)Grad. School of Agr. Sci., Tohoku Univ., Sendai 981-8555, Japan)

Abstract : The relative amount of roots (dry weight ratio of root to shoot, or root dry weight per spikelet) or the physiological activity of roots is correlated with the cool-weather resistance in rice plants. The objective of this study is to elucidate the effects of the relative amount or physiological activity of roots on the number of pollen grains (NPG) which are generally considered to be closely related with the cool-weather resistance. NPG in the anthers excised from the spikelets just before flowering, was counted using the same plant materials as described in our previous reports. NPG was lower at the higher levels of nitrogen application in both the control and cooled plants. The fertility of the cooled plants tended to decrease with decreasing NPG. NPG tended to decrease with decreasing relative amount of roots, which had already been shown to decrease with increasing nitrogen level. Moreover, NPG was decreased in both the cooled and control plants by root cutting or treatment of roots with a respiratory inhibitor, and was positively correlated with the fertility. These results strongly suggest that the development and activity of roots affect the cool-weather resistance through pollen formation, and that one of the reasons why the cool-weather resistance is decreased by the higher levels of nitrogen application is the decrease of NPG due to the lowering of the relative amount of roots.

Key words : Booting stage, Cool-weather damage, Cool-weather resistance, Nitrogen, Number of Pollen Grains, Pollen, Rice, Root.