

イネの幼穂発育初期における水ストレスが出穂日と穂重に及ぼす影響

津 田 誠・高 見 晋 一*

(三重大学生物資源学部・*農林水産省北陸農業試験場)

平成 2 年 10 月 11 日受理

要 旨: 水稻品種コシヒカリでは幼穂発育初期に水ストレスを与えると出穂が積算水ストレス（水ストレスの強さと期間の総合評価値）に比例して遅れる。水ストレスによるイネの減収は出穂遅延を伴うことから、個体当たりの穂重もまた積算水ストレスが大きくなるほど低下すると考えられた。そこで、このことを実験的に検討するために生育期間の異なる 3 品種（こしにしき、コシヒカリ、農林 18 号）をポットに移植し、主穂の幼穂が穎花分化期に達するときに 2 から 12 日間の水ストレスを与える 6 区、及び対照として常時湛水条件とする区を設けた。このような処理によって夜明け前の葉身水ポテンシャルが低下すると同時に、出穂が遅れ、個体当たりの穂重も低下した。出穂の遅れと個体当たり穂重の低下は、いずれも積算水ストレスに比例した。積算水ストレスに伴う個体当たり穂重の低下程度は、コシヒカリが最も大きく、以下、農林 18 号、こしにしきの順であった。これは個体当たり粒数のそれと同様で、幼穂発育初期の水ストレスは、主として粒数の低下を介して個体当たり穂重を低下させることがわかった。

キーワード: イネ、出穂日、積算水ストレス、穂重、葉身水ポテンシャル。

Changes of Heading Time and Panicle Weight in Rice Subjected to Water Stress during the Early Stage of Panicle Development: Makoto TSUDA and Shinichi TAKAMI* (*Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu 514, Japan; *Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Inada, Joetsu 943-01, Japan*)

Abstract: The increase of heading time in proportion to cumulative water stress (an integrated estimate of the degree and duration of water stress) was demonstrated in a wetland rice cultivar Koshihikari subjected to water stress during early stages of panicle development. Since the yield decrease of rice under drought is generally attended with the delay of the heading time, it was expected that panicle weight might be reduced by water stress imposed at the early panicle development stage. To prove this hypothesis, we conducted an experiment in which the relation between the panicle weight and cumulative water stress was examined. Potted plants of three cultivars differing in maturity (Koshinishiki, Koshihikari and Norin 18) were subjected to different water treatments at the spikelet differentiation stage of development on the main culms. Control plants were kept continuously submerged. In the drought treatment pre-dawn leaf water potential declined during the stress cycle. Such water stress caused delayed heading and decreased panicle weight per plant. The delay in the time of heading and the reduction in panicle weight under drought were proportionally related to the cumulative water stress. The reduction in panicle weight per plant per unit cumulative water stress was greatest in Koshihikari, followed by Norin 18 and Koshinishiki. Such ranking is also seen in the number of spikelets per plant data. The results also suggest that the reduction in the panicle weight by water stress during early stages of panicle development was associated with that in the number of spikelets.

Key words: Cumulative water stress, Heading time, Leaf water potential, Panicle weight, Rice.

ソルガム¹⁾ やトウジンビエ²⁾ では幼穂分化後の水ストレスにより出穂または開花が遅延する。イネにおいては幼穂分化後の水ストレスが出穂期に及ぼす影響は小さいとみられていた³⁾ が、水稻品種コシヒカリを用いた実験では水ストレスの程度に応じて比例的に遅れることがわかった^{4,5)}。しかし、このような関係が他の品種についても、即ちイネ全般について成立するかどうかは明らかではない。

水ストレスによる出穂または開花の遅延が穀実生産に有利に働くかどうかは、作物によって異なる。ソルガム¹⁾ やトウジンビエ²⁾ では幼穂分化後の水ストレスによって出穂または開花が遅れると同時に、穂の生長期間が長くなるので、穀実数は変わらないか、むしろ増加することがあり、開花の遅延が

かえって穀実生産に有利に働くことも有り得る²⁾。一方、イネでは幼穂発育初期に水ストレスを与えると出穂が遅れると同時に穎花数が低下し⁶⁾、さらに千粒重も低下した。即ち、イネでは出穂が水ストレスによって遅れるほど、収量は低下すると考えられる。しかしながら、イネについては水ストレスと収量との間の定量的な関係は調べられていない。そこで、本研究では生育期間が異なる品種を用いて幼穂発育初期の水ストレスにより出穂日および穂重がどのように変化するのかを明らかにしようとした。

材料と方法

実験は、三重大学農学部の実験圃場で 1985 年に行った。供試材料は、水稻品種こしにしき、コシヒ

カリおよび農林18号で、それぞれ三重県における極早生、早生および晩生品種である。

4月24日に化成肥料 ($N:P_2O_4:K_2O=10:6:8$) を表層に 120 g/m^2 混和した畑苗代に催芽粃を播種した。5月16日に化成肥料 12 g を混合した水田土壌 (砂壤土) を充填した $1/5000\text{ a}$ ポットに5葉期の苗2個体を移植した。このうち1個体は移植後10日目に間引きポット当り1個体を栽培した。ポットは、移植してから処理を始めるまで自然条件下で湛水状態を保った。ただし、こしにしきの播種日と移植日は、それぞれ5月24日と6月12日であった。こしにしきの播種日を1カ月遅らせたのは幼穂発育段階を他の2品種と近づけるためである。

10葉期から随時、主稈の茎頂を実体顕微鏡下で観察し、幼穂発育段階を判定した。主稈の幼穂発育段階が穎花分化期に達した翌日の早朝に処理を開始した。すなわち、天井のみ透明ビニールで覆われたパイプハウスにポットを搬入し、横に倒して排水した。排水後2, 4, 6, 8, 10および12日目に再び湛水条件とするまで給水制限する処理区を設け、それぞれD2, D4, D6, D8, D10およびD12区とした (第1図)。処理開始後4および8日目に枯死しないように0.8または1.0リットル給水した。各試験区の処理方法は3品種とも同じであった。ただし、農林18号では乾燥が弱かったので8日目の給水は行わなかった。各区の処理終了後にポットをビニールハウスから搬出し、自然条件下に戻し、収穫まで湛水状態を保った。対照として移植から収穫まで湛水条件とする湛水区を設け、この区のポットは、処理開始から12日間のみビニールハウス内に配置した。1試験区は10ポットとした。

処理期間中、日射量を実験地点から約10 km離れた本学附属農場で測定した。また、ビニールハウス内の最高最低気温ならびに蒸発量を測定した。蒸発量は、ビニールハウス内に設置した口径20 cm、深さ10 cmの小型蒸発計を用いて測定した。

イネの体内水分状態を知るために、処理開始日、灌水した翌日および各区の処理終了日に最上位展開

葉の葉身水ポテンシャルをプレッシャーチェンバー法で測定した。測定は、葉身水ポテンシャルが根域の水ポテンシャルに最も近くなる夜明け前に行った。また、測定にあたっては、小葉田・高見¹⁾の方法に従い、葉身をビニール袋で包んでから切断し、葉身からの水損失を抑えるとともに、加圧速度は、 0.02 MPa/s 前後で一定とした。このようにして得られた測定値から、積水ストレス, Cumulative Water Stress (CWS)⁵⁾ を算出した。

$$CWS = \sum_{i=0}^n (LWP_0 - LWP_i) \quad (1)$$

ここで、 n は処理日数、 LWP_0 は湛水区の夜明け前の葉身水ポテンシャル、 LWP_i は処理開始後*i*日目の処理区のそれである。ただし、測定しなかった日の値は、その前後の日の測定値の平均で代用した。

出穂日は先端穎花が出現した日とした。収穫期に個体毎に穂を穂首から切り取り穂数ならびに穂の乾物重を測定した。各試験区から3個体を選び粃数を調査した。穂の乾物重を粃数で割って1粃当りの重さを算出し、これを1粃重とした。

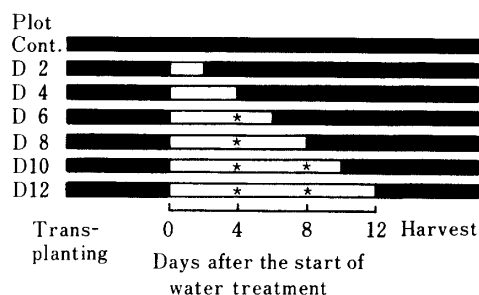


Fig. 1. Schematic description of different water treatments in Koshinishiki, Koshihikari and Norin 18.

Plants were grown continuously under submergence up to the spikelet differentiation stage of development on the main culms and thereafter were subjected to different water treatments. Empty and filled bars indicate droughted and irrigated period, respectively, and asterisks indicate time of intermittent irrigation. Intermittent irrigation on 8th day was not given to Norin 18.

Table 1. Meteorological parameters during the treatment period.

Variety	Period	Air temperature (°C)		Solar radiation ($\text{MJ m}^{-2}\text{ day}^{-1}$)	Evaporation (mm/day)
		Max.	Min.		
Koshinishiki	Jul. 23–Aug. 3	37.7	26.5	22.1	5.4
Koshihikari	Jul. 9–Jul. 20	36.9	24.3	16.3	4.2
Norin 18	Aug. 2–Aug. 13	35.9	26.3	14.3	3.9

結 果

日射量、気温および蒸発量は、ともにこしにしきの処理期間中が大きかった（第1表）。従って、こしにしきの処理期間は、他の品種のそれらより蒸発散要求が大きかった。

夜明け前の葉身水ポテンシャルは、処理開始後低下し、途中給水すると次の日の夜明け前には湛水区のそれと同じくらい高い値に回復した。例えばこしにしきの D 12 区の夜明け前の葉身水ポテンシャルは、処理開始後4日目までに -2.5 MPa に低下したが、給水すると5日目の夜明け前には -0.2 MPa と高くなった（第2図）。同様の現象は8日目の給水でも見られた。処理最終日の夜明け前の葉身水ポテンシャルは、 -2.5 MPa と低かった。この区の積算水ストレスは、 13.3 MPa day であった。

出穂は、3品種とも積算水ストレスに比例して遅れた（第3図）。積算水ストレス1 MPa day 当りの遅延日数は農林18号とこしにしきで小さく、コシヒカリで大であった。

一方、水ストレスによって収量構成要素である穂数と1穂粒数も変化した。穂数（第4図）、1穂粒数（第5図）とも概して積算水ストレスに比例して減少した。ただし、こしにしきの穂数とコシヒカリの1穂粒数については積算水ストレスに対する直線回帰は有意でなかった。

穂数と1穂粒数が低下したため、個体当り粒数も水ストレスによって低下した。個体当り粒数の変化は、出穂日の遅れと同様積算水ストレスに比例的であった（第6図）。積算水ストレスに伴う個体当り

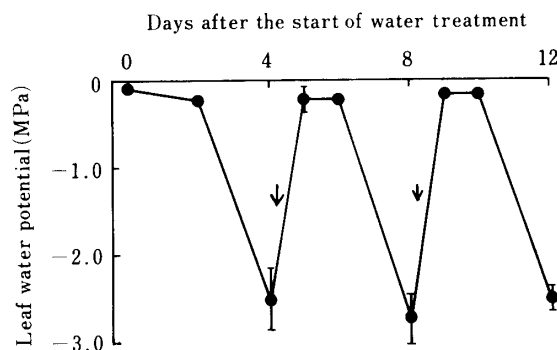


Fig. 2. Change with time in the pre-dawn leaf water potential in a rice cultivar Koshinishiki during a 12-day water stress cycle.

Values are the mean of seven to ten measurements and vertical bar indicates \pm one standard error of the mean.

Arrows indicate time of intermittent irrigation.

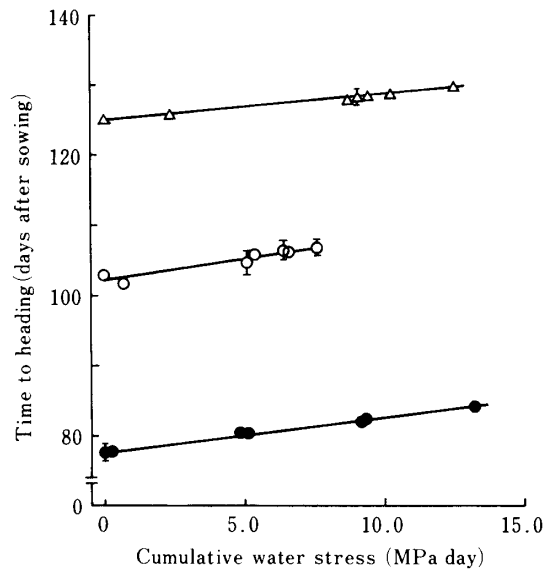


Fig. 3. Relationship between the time to heading and cumulative water stress in rice.

Values are the mean of ten plants and vertical bar indicates \pm one standard error of the mean in Koshinishiki (\bullet), Koshihikari (\circ) Norin 18 (Δ). The regression equations are $Y=0.48X+77.8$, $r^2=0.99$ for Koshinishiki; $Y=0.63X+102$, $r^2=0.92$ for Koshihikari; $Y=0.39X+125$, $r^2=1.00$ for Norin 18.

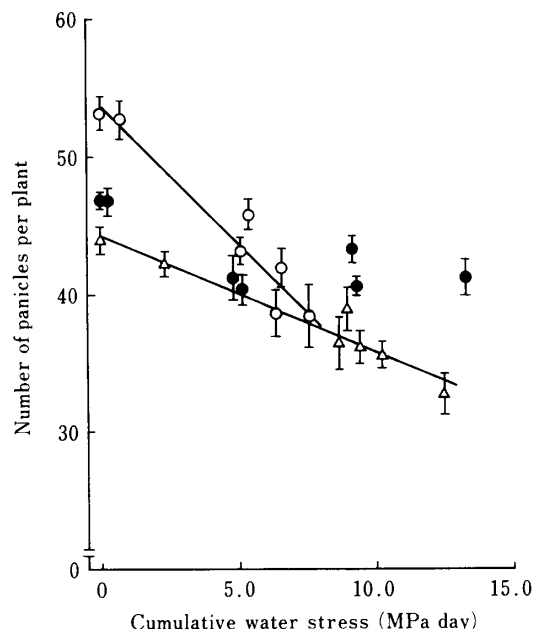


Fig. 4. Relationship between the number of panicles per plant and cumulative water stress in rice.

Symbols are same as in Fig. 3. The regression equations are $Y=-2.0X+54$, $r^2=0.96$ for Koshihikari; $Y=-0.84X+44$, $r^2=0.96$ for Norin 18. A linear regression is not significant at the 5% level for Koshinishiki ($r^2=0.72$).

粒数の低下は、コシヒカリが最も大きく、以下、農林18号、こしにしきの順であった。

これらに比べてもう一つの収量構成要素である1粒重は殆ど水ストレスに左右されなかった(第7図)、即ち農林18号で積算水ストレスが1 MPa

day 増加すると1粒重が0.5 mg 低下する関係が認められただけで、こしにしきとコシヒカリでは有意な関係はなかった。

これら三つの積としてきまる個体当りの穂重は、3品種とも積算水ストレスに比例的に低下した(第8図)。積算水ストレスに対する個体穂重の低下程度は、個体当り粒数の場合と同じくコシヒカリ、農林18号、こしにしきの順であった。

考 察

早晩性の異なる3品種のイネを用い幼穂発育初期の植物体に水ストレスを与えたところ、出穂遅延日数は積算水ストレスに比例して大となった(第3図)。この比例係数には品種間差があったが、早晩性との関係は明らかでなかった。なお、コシヒカリでは前報⁵⁾と類似した値が得られた。このように他の品種においてもコシヒカリと同様に積算水ストレスは、水ストレスによる出穂日の変化をよく表すことがわかった。

同様に、個体当りの穂重も積算水ストレスに比例して低下した(第8図)。積算水ストレスに伴う個体当りの穂重の低下量は、やはり品種によって異なり、こしにしきのそれは他の2品種に比べて著しく

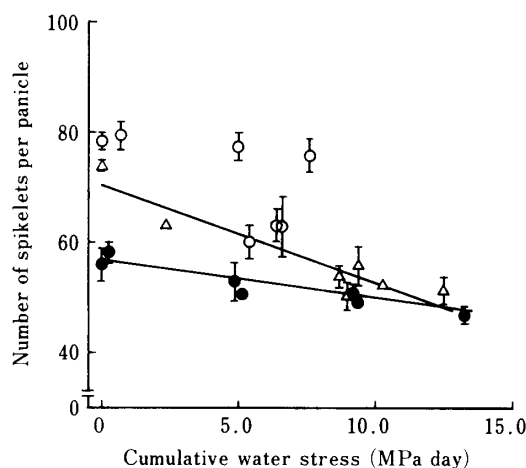


Fig. 5. Relationship between the number of spikelets per panicle and cumulative water stress in rice. Symbols are same as in Fig. 3. The regression equations are $Y = -0.68X + 57$, $r^2 = 0.93$ for Koshinishiki; $Y = -1.8X + 71$, $r^2 = 0.94$ for Norin 18. A linear regression is not significant at the 5% level for Koshihikari ($r^2 = 0.70$)

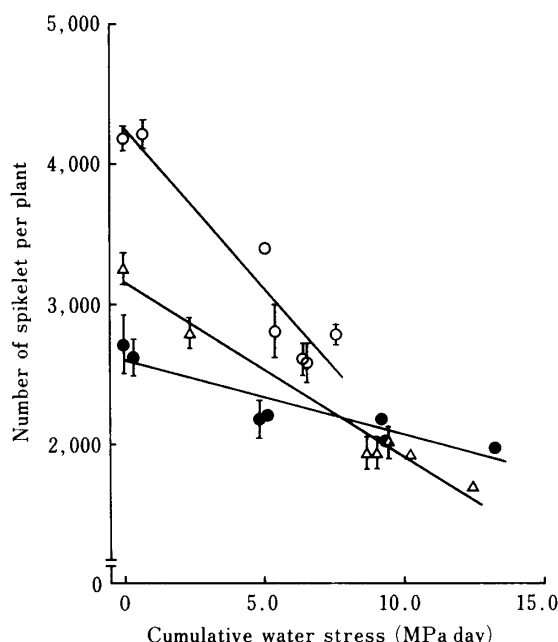


Fig. 6. Relationship between the number of spikelets per plant and cumulative water stress in rice. Symbols are same as in Fig. 3. The regression equations are $Y = -53X + 2597$, $r^2 = 0.85$ for Koshinishiki; $Y = -229X + 4268$, $r^2 = 0.91$ for Koshihikari; $Y = -126X + 3165$, $r^2 = 0.97$ for Norin 18.

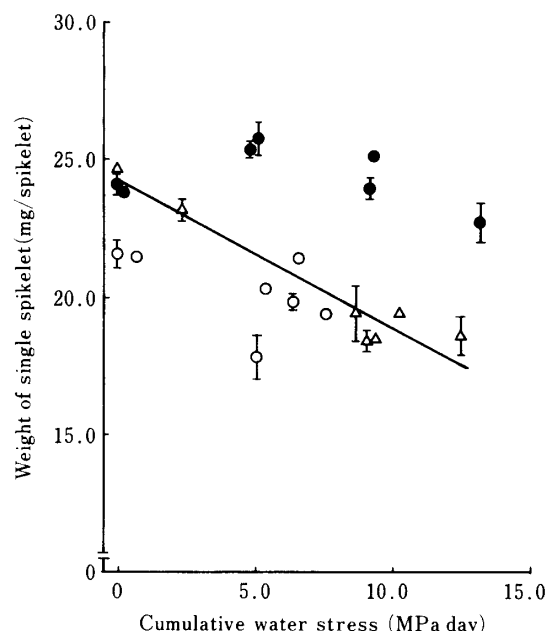


Fig. 7. Relationship between the weight of single spikelet and cumulative water stress in rice. Symbols are same as in Fig. 3. The regression equation is $Y = -0.53X + 24$, $r^2 = 0.91$ for Norin 18. Linear regressions are not significant at the 5% level for Koshinishiki and Koshihikari (r^2 are 0.06 and 0.24, respectively).

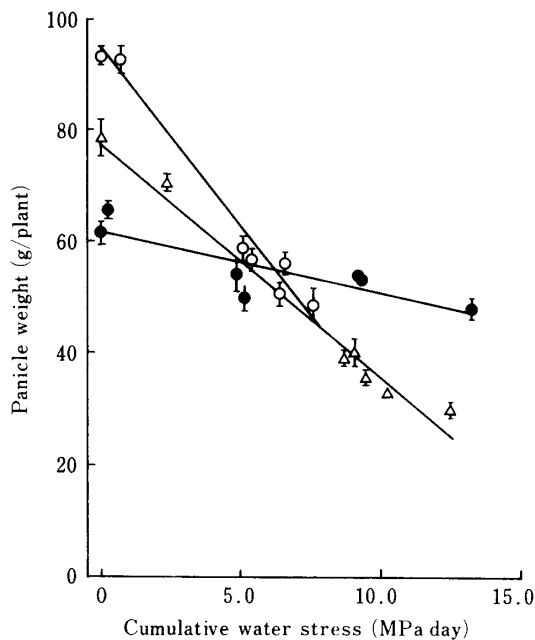


Fig. 8. Relationship between the panicle weight per plant and cumulative water stress in rice. Symbols are same as in Fig. 3. The regression equations are $Y = -1.1X + 62$, $r^2 = 0.70$ for Koshinishiki; $Y = -6.4X + 94$, $r^2 = 0.97$ for Koshihikari; $Y = -4.1X + 76$, $r^2 = 0.98$ Norin 18.

小さかった。即ち、こしにしきは水ストレスによる減収の程度が最も少なかったことになる。

個体当りの穂重と粒数をそれぞれ G (g/個体) と F (粒/個体), 1 粒重を w (g/粒) とすれば,

$$G = Fw \quad (2)$$

という関係が成立する。従って、水ストレスにともなう減収 (第 8 図) は, F あるいは (および) w の低下を介してもたらされることがわかる。このうち w は値そのものが小さいばかりでなく、農林 18 号をのぞけば水ストレスによって有意な低下は認められなかった (第 7 図)。それ故、 G の低下はもっぱら F の減少にもとづくはずである。

事実、水ストレスに伴う個体当り粒数の変化 (第 6 図) は、この推測を裏付ける。 G の積算水ストレスに伴う低下は、コシヒカリ、農林 18 号、こしにしきの順であり (第 8 図)、これはそのまま積算水ストレスに伴う F の変化を反映しているからである。いいかえれば、コシヒカリが水ストレスによって最も減収の程度が大きかったのは、その粒数の減少が最も大きかったからである。

個体当りの穂数を p (本/個体), 1 穂粒数を f (粒/本) とすれば, F はいうまでもなく両者の積 (pf) で与えられる。このうち, p に対する水ストレ

スの影響は, F と同様、コシヒカリ、農林 18 号、こしにしきの順である (第 4 図対第 6 図) のに対して, f に対する影響は F のそれと一致しない (第 5 図対第 6 図)。即ち、水ストレスは主として p を介して F へ影響していることがわかる。

以上を要するに、水ストレスは主として個体当りの穂数 (p) を減少させ、それが粒数 (F) ひいては穂重 (G) を低下させることがわかる。では、水ストレスに伴うこのような個体当り穂重の低下と出穂遅延とはどのような関係があるのであろうか。

出穂遅延は、穂の生長が抑制されたためにもたらされると考えられる。一方、穂の生長が抑制されれば一穂当りの粒数と個体当りの穂数も減少するであろう。従って、出穂の遅延は, p あるいは f の減少と大まかには対応するとみられる。ただ、この実験結果からもわかるように、これらの対応関係は単純ではない。例えば、コシヒカリは水ストレスに伴う出穂の遅延程度が最も大きかったにも関わらず (第 3 図), 1 穂粒数は殆ど影響されなかった (第 5 図) からである。また、農林 18 号は出穂がそれほど影響されなかったにもかかわらず、穂数および 1 穂粒数がともに減少している例も認められる。このように、出穂の遅れと穂数あるいは 1 穂粒数との関連は複雑で、本研究ではそれを十分明らかにすることはできなかった。別報で改めて検討することにした。同様に、出穂の遅れと 1 粒重との関連も今後に残された課題である。

謝辞: 本論文を御校閲頂いた三重大学生物資源学部教授池田勝彦博士に深く感謝します。また、実験遂行にあたり協力して頂いた三重大学農学部藤川哲哉氏 (現在、三重県立四日市農芸高校) に感謝します。

引用文献

1. 小葉田亨・高見晋一 1984. プレッシャーチェンバーによるイネ葉身の水ポテンシャル測定方法の検討. 日作紀 53: 290-298.
2. Mahalakshimi, V. and F. R. Bidinger 1985. Flowering response of pearl millet to water stress during panicle development. Ann. Appl. Biol. 106: 571-578.
3. 岡 彦一・盧英権 1957. 稲品種の耐旱性について. 農及園. 32: 851-855.
4. 津田 誠 1986. イネおよびソルガムの出穂に及ぼす水ストレスの影響. 日作紀 55: 196-200.
5. ——— 1988. 幼穂発育初期の水ストレスによる水稻登熟期間の短縮. 日作紀 57: 636-642.
6. 和田栄太郎・馬場 起・古谷綱雄 1945. 水稻の旱害

水稻葉の老化過程は葉緑体の微細構造変化によって明瞭にとらえることができ、葉緑体に蓄積されているデンプン量は光合成産物転流の状態をある程度、反映しているものとみられることから、本研究では葉緑体についても電顕観察を行った。

材料と方法

実験に用いた水稻の品種はコシヒカリで、この種子を育苗箱に播種してガラス室内で育て、第7葉身が完全に展開した直後(葉齢7.2)から水耕培養液に移し、引き続きガラス室内で育てた。水耕培養液は木村氏B液を用い、対照区(+N区, N濃度23ppm)と、培養液から窒素のみを除いた窒素欠乏区(-N区)を設けた。各区20個体から標準個体1個体を選び、その主茎第7葉身(長さ約30cm)の完全展開直後(処理開始時, 1984年7月20日)、展開後15日目および34日目にその中央部を電顕観察のために固定した。固定はすべて午前9時から10時の間に行った。なお、-N区の第7葉身は展開後34日目には枯死したため、展開後15日目のみ固定した。

葉身中央部の葉片を2%グルタルアルデヒドで室温2時間固定したのち、pH7.0, 0.05Mカコジル酸ナトリウム緩衝液で数回洗い、さらに1.5%オスミック酸で10℃6時間固定した。葉片をエタノールシリーズで脱水したのちスパー樹脂に包埋し、葉身横断面の超薄切片を作製した。切片をウラニウムと鉛で染色して透過型電子顕微鏡(JEM-100S)により観察した。電顕観察は葉身中央の3~5か所で行い、主として葉緑体と小維管束師部について観察した。

観察結果

1. 葉色と葉緑体構造の変化

主茎第7葉身の葉色は、+N区では展開後15日目には濃緑色を呈していたが、-N区では黄化が急速に進み、展開後15日目にはすでに葉身先端部から枯れはじめ、葉身中央部も黄緑色となっていた。展開後24日目には、-N区では完全に枯死したが、+N区では葉身先端部においても枯死はみられず、葉身全体が黄緑色を呈していた。展開後34日目の+N区では、先端部で枯死していたが、中央部では黄緑色ないし黄白色を呈していた。

葉身展開直後の葉緑体は第1図に示されている。この葉緑体には内膜系がよく発達し、グラナ当たり

のチラコイド数は平均8.6で、小さなプラストグロビュール(pg, 平均直径0.1 μ m)がすでにつくられ、多量のデンプン粒が含まれている。展開後15日目の+N区の葉緑体(第2図)をみると、内膜系は展開直後にくらべて発達してグラナ当たりチラコイド数は平均10.7に増加し、チラコイド膜分離などの老化に伴う構造変化¹⁾は認められない。また、葉緑体ではデンプン粒がほとんど消失したが、プラストグロビュールは平均直径0.3 μ mと大きくなり、その数も増加した。

展開後34日目の+N区の葉緑体(第3図)では、すでにチラコイド膜の破壊がすすみ、グラナ数とグラナ当たりのチラコイド数が著しく減少し、膜の分離が認められる。また、ストロマも減少して葉緑体が収縮している。デンプン粒は完全に消失し、プラストグロビュールの直径は平均0.5 μ mに達した。

展開後15日目の-N区の葉緑体(第4図)では、内膜系とストロマの著しい減少に伴う収縮がみられるが、デンプン粒は完全には消失せずに残っている。また、プラストグロビュールの平均直径は0.24 μ mで、展開後15日目の+N区よりやや小さな値を示す。

2. 師部の構造変化

(1) 完全展開直後

完全展開直後の小維管束師部の横断面は第5図に示されている。師部の背軸側(図の右側)に位置する原生師部では師管(S)が伴細胞(C)よりも大きい。木部側(図の左側)に位置する後生師部では師管が小型化し、伴細胞は師管とほぼ同じか師管よりも大きいのが特徴である^{5,11)}。師管と伴細胞は対をなして複合体を形成するが、後生師部の木部寄りに位置する師管-伴細胞複合体をS₁-C₁で表し、これより背軸側に向かってそれぞれS₂-C₂, S₃-C₃およびS₄-C₄で表すことにする。

完全展開直後には、原生師部の師管と伴細胞のほとんどはすでに退化し、原形質分離と小器官の破壊などがみられる。しかし、後生師部ではこのような退化がみられず、木部寄りに位置する2つの師管(S₁, S₂)は厚壁化し、S₁内にはタンパク結晶体を含むP-プラスチド(pp)がみられる。後生師部の伴細胞(C₁~C₄)は液胞が小さく、ミトコンドリア(m)とマイクロボディ(mb)およびゴルジ体(d)などを含んでいる。

(2) 展開後15日目の+N区