

## 土壌の乾燥に伴うイネの穂の水ポテンシャルの変化\*

津 田 誠・高 見 晋 一\*\*

(三重大学生物資源学部・\*\*北陸農業試験場)

1992年4月30日受理

**要 旨:** 土壌の乾燥に伴う穂の水ポテンシャルの変化が穂の発育段階に依存するかどうかを調べた。水稻品種2品種、農林20号および密陽23号をポットに栽培し、異なる穂の発育段階に土壌乾燥処理を与え、穂と展開が完了した葉身の水ポテンシャルの推移を測定した。処理を与えた発育段階は1986年の農林20号を用いた実験では穎花分化期、1987年の密陽23号では幼穂分化期、減数分裂期および登熟初期であった。ポットは1/5000 aの大きさを使用し、1ポット当り20個体を栽植した。植物体は分けつを切除して主稈のみとし、処理開始まで湛水栽培した。その結果、穂の水ポテンシャルは、出穂後には葉身と同様に日変化するのに対して、出穂前には日変化はみられないこと、そして両時期とも土壌の乾燥にともない低下することがわかった。さらに、同じ出穂前でも減数分裂期には幼穂分化期より幼穂の水ポテンシャルが著しく高く維持されることが観察された。植物体の任意の器官あるいは組織の水ポテンシャルは、蒸散と生長の有無に左右される。従って、出穂に伴う穂の水ポテンシャルの変化は蒸散の影響によるものと考えられる。また、水ストレスの進行に伴って幼穂の水ポテンシャルが土壌のそれに近づいたのは生長が抑制されたためと考えられる。一方、減数分裂期には幼穂に多量の貯留水が存在し、かつ、幼穂の透水性が低くなるため水ポテンシャルが高く維持されるものと考えられた。

**キーワード:** イネ、乾燥、水ストレス、水ポテンシャル、幼穂発育。

**Changes of Water Potential in Rice Panicle under Increasing Drought Stress at Various Stages:** Makoto TSUDA and Shinichi TAKAMI\*\* (*Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu 514, Japan; \*\*Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Inada, Joetsu 943-01, Japan*)

**Abstract:** Experiments were conducted to examine whether the responses in panicle water potential under drought changes with panicle development. Twenty seedlings of two rice cultivars, Norin 20 and Milyang 23, were grown in a 4-liter pot under submerged-soil conditions. Tillers being removed weekly, only main culms were subjected to drought treatment. The treatment was imposed by withholding water at the different stages of panicle development: the spikelet differentiation stage in Norin 20, and the panicle differentiation stage, the meiosis stage and the early stage of grain growth in Milyang 23. Before heading the water potential of panicles changed little diurnally whereas it fluctuated markedly in concert with change in the potential evapotranspiration after heading. The decrease in panicle water potential during drought treatment was much less at the meiosis stage than at the earlier stages. Regardless of the developmental stage, the water potential of the panicles was lower than that of the soil when the soil was moist. With the increase of drought, the panicle water potential approached the soil water potential. These results suggest that water potential of panicles responds to transpiration under drought similarly as under submerged-soil conditions. The panicle water potential is also affected by drought through water flux for growth. Furthermore, during the meiosis stage the panicle undergoes a slower decrease in water potential probably due to its higher resistance to and/or capacitance of water flux.

**Key words:** Drought, Panicle development, Rice, Water potential, Water stress.

イネの穂の水分状態、特に水ポテンシャルはあまり知られていない。前報<sup>12)</sup>では湛水条件下における穂の水ポテンシャルが出穂前には生長に関係して、出穂後には蒸散に影響されて変わることを示した。

ところで、イネ以外のイネ科作物ではコムギについて乾燥条件下で穂の水ポテンシャルを測定した結果がいくつか報告されている。しかし、それらの測定結果は一致しない。発育初期の幼穂の水ポテンシャルは、展開完了葉身と同様に乾燥にともない低下した<sup>8)</sup>。乾燥にともない穂の水ポテンシャルが低下

するのは、出穂後にも認められる<sup>1,6)</sup>。これに対して、減数分裂期には乾燥によって展開完了葉身の水ポテンシャルが低下しても幼穂の水ポテンシャルは殆ど低下しなかった<sup>7,11)</sup>。

以上のことから、コムギでは土壌の乾燥に伴う穂の水ポテンシャルの変化は、穂の発育段階によって異なると考えられる。しかし、イネについてはこのことは明らかにされていない。そこで、本研究では穂の発育段階の異なるイネに土壌水分ストレスを与え、穂の水ポテンシャルと土壌の乾燥との関係が発育段階によってどのように変わるかを明らかにしようとした。

\* 大要は、第193回講演会(1992年4月)において発表。

### 材料と方法

実験は1986年と1987年に三重大学農学部の実験圃場で行なった。1986年の実験は予備的に行なったもので、水稻品種農林20号を用い、出穂前の穂と土壌の水ポテンシャルの日変化を調べた。1987年には水稻品種密陽23号を用い、土壌の乾燥に伴う穂の水ポテンシャルの変化を发育段階毎に測定した。

栽培方法は、両年とも同じであった。窒素1.0 g、リン酸0.6 g、カリ0.8 gを混和した水田土壌(砂壤土)を1/5000 aポットに充填し、催芽籾を円形に20粒播種した。播種後は畑状態とし、3葉期から湛水状態とした。1週間毎に分げつを取り除いて主稈のみとした。なお、播種日は農林20号では1986年7月26日、密陽23号では1987年5月21日であった。

1986年の実験では穎花分化期(幼穂長2 cm)の植物体に土壌乾燥処理を与えた。8月21日、葉令8.5の時期に天井部のみ透明ビニールを張ったビニールハウスにポットを搬入した。翌日の夕方にポットを一旦横転させ排水するとともに給水を停止し、5日間の土壌乾燥処理を与えた。

植物体をビニールハウスに搬入した後、穂および展開完了葉身(葉耳が出現した葉身)の水ポテンシャルを測定した。出穂前には幼穂の水ポテンシャルは、ウェスコ社のサンプルチャンバーC-52-SFを同社のマイクロボルトメーターHR-33 Tに接続してサイクロメーター法で測定した。幼穂を内包した茎を採取し、圃場に仮設したテントに持込んだ。葉鞘から幼穂を取り出し直径10 mm、深さ4 mmのサンプルホルダーの大きさに合わせて切り取り、サンプルチャンバーに封入した。茎を切り取ってから幼穂をサンプルチャンバーに封入するまでの時間は、30秒以内であった。平衡時間は、27°Cで3時間とした。測定は露点モードで行ない、冷却時間は15秒とした。展開完了葉身の水ポテンシャルは、最上位の葉身をプレッシャーチャンバー法で測定した。

水ポテンシャルの日変化の測定は、午前5時から午後7時まで行った。穂の水ポテンシャルは3から4時間毎、展開完了葉身の水ポテンシャルは1時間30分から2時間毎に、1回に3個体を測定した。

植物体の水ポテンシャルを測定した直後に土壌と植物体を含むポットの重量を測定した。1日の最後の重量測定が終わってから、検土丈でポットの中心部の土壌を採取した。この土壌を直ちに秤量瓶およびサイクロメーターのサンプルチャンバーに分けて

入れた。秤量瓶の土壌については重量法で土壌含水比、サンプルチャンバーのそれについては前述と同様のサイクロメーター法で水ポテンシャルを測定した。

任意の時刻 $t$ におけるポット全体の重さ $M$  (g pot<sup>-1</sup>)は、植物体の重さを無視すれば

$$M = P + S + S\theta \quad (1)$$

$P$ : ポットのみの重さ (g pot<sup>-1</sup>)

$S$ : 乾燥土壌の重さ (g pot<sup>-1</sup>)

$\theta$ : 土壌含水比 (g g<sup>-1</sup>)

で与えられる。従って、1日の最後の測定時に対しては

$$M_0 = P + S + S\theta_0 \quad (2)$$

と書くことができる。ここで $M_0$ および $\theta_0$ は、それぞれ1日の最後の測定時のポット全体の重さおよび土壌含水比である。式(1)、(2)から $\theta$ は、

$$\theta = \theta_0 + \frac{M - M_0}{M_0 - P} (1 + \theta_0) \quad (3)$$

で与えられるので、 $M$ の1日の経時変化を測定し、最後の測定時にはさらに $\theta_0$ を測定すると、 $M$ の測定時に対応する $\theta$ を求めることができる。

一方、 $\theta$ と土壌の水ポテンシャル(SWP MPa)との間には、次のような関係が得られた。

$$\text{SWP} = -0.101 \theta^{-0.503} \quad (r^2 = 0.99) \quad (4)$$

そこで、任意の時刻における土壌の水ポテンシャルは、式(3)から得られた $\theta$ を式(4)に代入して推定した。なお、式(1)から(3)で植物体の重量を無視したことによる土壌含水比の誤差は0.2%以下と見積られた。

1987年の実験でも前年と同様の土壌乾燥処理を与えた。ただし、この年は幼穂分化期、減数分裂期(止葉葉耳出現)および登熟初期(出穂期後10日目)の3回にわたって処理を与えた。また、対照として常時湛水状態を保つ湛水区を設けた。

1987年の実験においても1986年と同様に展開完了葉身の水ポテンシャルは、プレッシャーチャンバー法で測定した。穂については出穂後には穂を穂首から2 cm基部で切り取りプレッシャーチャンバー法で水ポテンシャルを測定した。幼穂分化期では葉鞘を縦に切り裂き、幼穂およびその周囲の生長組織(茎と葉鞘を含む)を素早く取り出した。組織を短径2 mm、長さ7 mmの楕円柱とし、直径7 mm、深さ2 mmの円筒型のサンプルホルダーに横に倒して入れた。減数分裂期には止葉葉鞘に包まれた幼穂の中ほどの一次枝梗に着生する籾を大きさに応じて4から

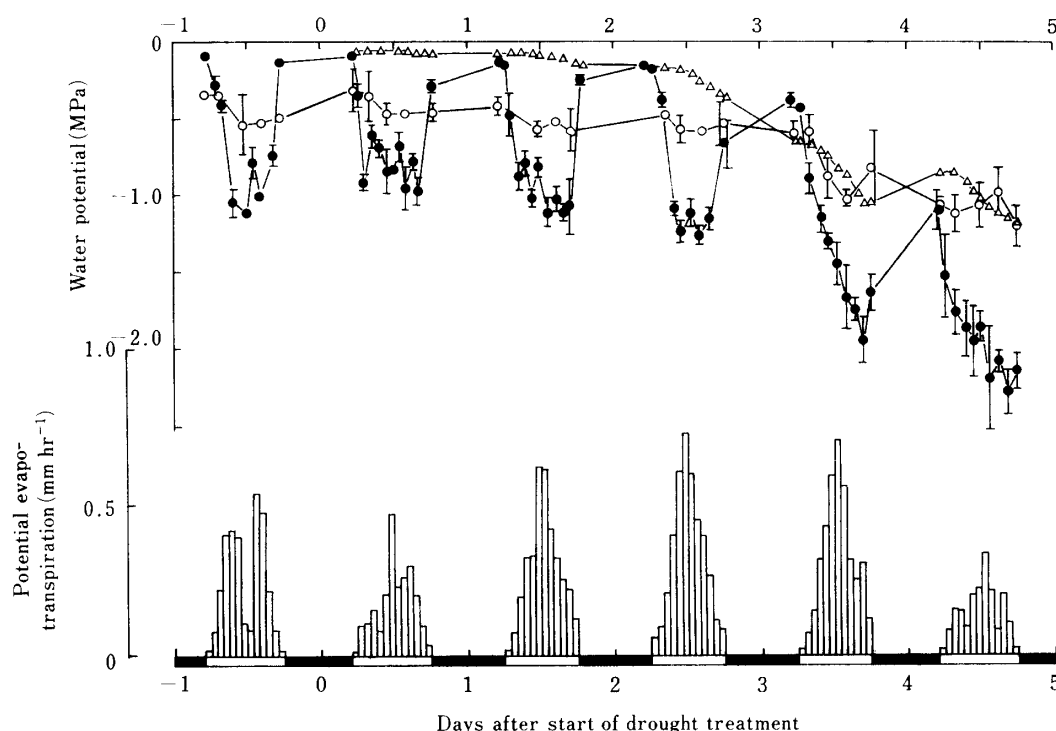


Fig. 1. Changes of water potentials of panicles (○), mature leaf blades (●) and soil (△) in rice cultivar Norin 20 subjected to soil drying started at the spikelet differentiation stage of panicle development. Also shown are corresponding changes in the potential evapotranspiration. Open bar on abscissa indicates the light period and closed bar the dark period. Values are means of three measurements. Vartical bars indicate one standard error.

8個をサンプルホルダーに入れた。籾の表面に水滴があるときには濾紙で拭き取った。サンプルホルダーの大きさは、直径10 mm、深さ4 mmであった。茎を切りとってから組織をサンプルチャンバーに封入するまでの時間は30秒であった。平衡時間、測定方法は1986年と同じとした。水ポテンシャルの測定は、午後10時と正午に1日2回行なった。

測定日の気象条件（日射量および気温）は、三重大学農学部附属農場で測定した。この測定値を Priestley and Taylor<sup>10)</sup> の式に代入して、蒸発散能を算出した。

## 結 果

1986年の農林20号を用いた実験では、排水処理後日数が経過するに従い土壤の水ポテンシャルは低下し、排水処理後5日目の測定最終日には $-1.0$  MPaとなった（第1図）。なお、湛水条件下の根域の水ポテンシャルは、 $0$  MPaとみなした。

土壤の水ポテンシャルの低下に従い、展開完了葉身の水ポテンシャルも低下した（第1図）。展開完了葉身の水ポテンシャルは、さらに蒸発散能に追随し

て日変化した。日変化の中は、蒸発散能に応じて $1.0$  から $1.6$  MPaであった。なお、夜明け前の展開完了葉身の水ポテンシャルは、土壤の水ポテンシャルに近かった。

このように展開完了葉身の水ポテンシャルは大きな日変化を示したのに対して、幼穂の水ポテンシャルは殆ど日変化しなかった（第1図）。また、幼穂の水ポテンシャルは、土壤の水ポテンシャルがある程度低下するまでは土壤の乾燥化に影響されず、ほぼ湛水条件下の値 $-0.45$  MPaを維持した。この値は、土壤および夜間の展開完了葉身の水ポテンシャルより低かった。しかし、土壤の乾燥化がさらに進み、土壤の水ポテンシャルが $-0.65$  MPa以下となった排水処理後3日目には幼穂の水ポテンシャルは、土壤のそれと等しくなった。そして、その後は土壤の水ポテンシャルの低下につれて幼穂の水ポテンシャルも低下した。

1987年の密陽23号を用いた実験においても出穂前には農林20号と同様の現象が認められた（第2図a,b）。すなわち展開完了葉身の水ポテンシャルは蒸発散能に応じて日中低下したのに対して、幼穂の水

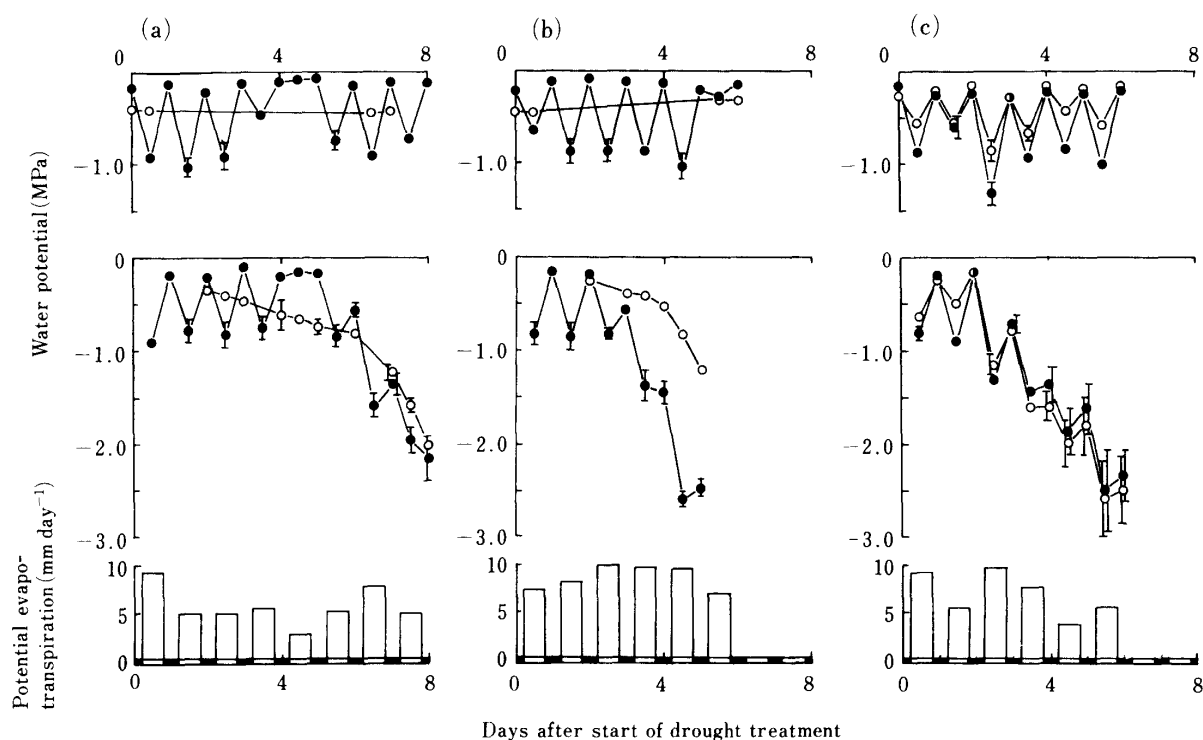


Fig. 2. Changes of water potentials of panicles and mature leaf blades in rice cultivar Myliang 23 subjected to soil drying started at three different stages of panicle development: (a) the panicle differentiation stage, (b) the meiosis stage and (c) the early stage of grain filling. Symbols are same as in Fig. 1. Top: water potentials under submerged soil conditions. Middle: water potentials under drying soil conditions. Bottom: daily potential evapotranspiration.

ポテンシャルは日変化しなかった。また、排水後土壌が乾燥しても幼穂の水ポテンシャルがあまり変わらない時期が続いた後、幼穂の水ポテンシャルは土壌の乾燥化に従い低下した。ただし、減数分裂期には展開完了葉身の水ポテンシャルに比べて土壌の乾燥化に伴う幼穂の水ポテンシャルの低下は著しく遅かった。このため処理開始後5日目の夜間には水ポテンシャルは、展開完了葉身では $-2.5$  MPaであったのに対して、幼穂では $-1.2$  MPaであった(第2図b)。なお、湛水区では展開完了葉身の水ポテンシャルは、夜間には高い値に回復していた。

出穂後には穂の水ポテンシャルも、展開完了葉身と同様に日変化した(第2図c)。穂の水ポテンシャルの日変化の中は、湛水条件下では蒸発散能に応じて $0.2$  から  $0.7$  MPaであった。この中は、展開完了葉身のそれより常に小さかった。一方、土壌の乾燥化に伴い穂と展開完了葉身における水ポテンシャルの日変化中の差が小さくなった。このため、穂の水ポテンシャルは日中および夜間ともに葉身のそれと殆ど等しくなった。

## 考 察

ポット栽培したイネを用い、異なる発育段階に土壌水分ストレスを与え、穂および展開完了葉身の水ポテンシャルを測定した。その結果、土壌の乾燥化に伴う穂の水ポテンシャルの変化は、発育段階によって異なることが見いだされた。すなわち、穂の水ポテンシャルは出穂後には展開完了葉身と同様に蒸発散能に追従して日変化した。これに対して出穂前の幼穂の水ポテンシャルには日変化はみられなかった。さらに、同じ出穂前でも減数分裂期には幼穂分化期より幼穂の水ポテンシャルが全般的に高く維持されることが観察された。

サイクロメーター法で測定すると、生長を完了した組織の水ポテンシャルが、組織によっては低く評価されることがある<sup>5)</sup>。従って、本研究で観測された幼穂の低い水ポテンシャルも、測定法による見かけ上のものである可能性がある。しかし、イネの穂の水ポテンシャルは、サイクロメーター法で測定しても生長が完了した直後でかつ蒸散がない条件であれば、 $-0.1$  MPaでここで得られた値より $0.2$  から

0.4 MPa 高かった<sup>12)</sup>。従って、本研究で見いだされた幼穂の低い水ポテンシャルは、測定法による見かけ上のものではないと考えられた。なお、前報<sup>12)</sup>においても幼穂の水ポテンシャルについては、サイクロメーター法によって、ここで得られた値と同程度の低い値が得られている。

植物体のある器官の水ポテンシャル (WP MPa) は、一般に定常状態では根域土壤の水ポテンシャル (SWP MPa)、その器官の蒸散速度 ( $E \text{ gm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) と根域からその器官にいたる通導抵抗 ( $R \text{ MPa g}^{-1}\text{m}^2\text{s}$ ) によってきまる。さらに、生長中の器官の水ポテンシャルは、細胞壁の可塑性に関連して、蒸散がなくても成熟器官より低い値をとる<sup>2)</sup>。そこで、この生長に関わる水ポテンシャルを GWP (MPa) とすると、次式が得られる。

$$\text{WP} = \text{SWP} - E \cdot R + \text{GWP} \quad (5)$$

出穂後には穂の生長は完了しているので、穂の水ポテンシャルは蒸散に左右される。蒸散速度は、周囲環境が同じであれば主として拡散抵抗によってきまる。穂の拡散抵抗は、通常葉身より著しく大きい<sup>4)</sup>。しかし、水ストレス下では気孔が閉じるので、葉身の拡散抵抗も大きくなる<sup>3)</sup>。すなわち土壤水分ストレス条件下では二つの器官の拡散抵抗は大きく、その差は小さかったとみなしてよいであろう。従って、出穂後、土壤水分ストレス条件下の穂と展開完了葉身の水ポテンシャルに差がなかった (第2図c) のは、蒸散速度が両者間で殆ど等しかったためと考えられる。

これに対して、出穂前のイネでは幼穂からの蒸散がないので、その水ポテンシャルは主として生長によって左右される<sup>12)</sup>。さらに、この生長に関する水ポテンシャルは、組織の生長が抑制されると同時に、消失することが知られている<sup>9,13)</sup>。従って、水ストレスによって生長が抑制されると、生長に伴う水ポテンシャルの低下が回復する。すなわち、土壤水分ストレス条件下では蒸散による水ポテンシャルの変化量  $E \cdot R$  および生長に関わる水ポテンシャルの変化量 GWP がともに 0 とみなされる。従って、出穂前の幼穂の水ポテンシャルが、土壤水分ストレスが強まるにつれて、土壤の水ポテンシャルと同じになった (第1図、第2図a) のは、この時期は幼穂からの蒸散がないこと、また水ストレスによって幼穂の生長も抑制されたことによると考えられる。

幼穂分化期では幼穂が極めて小さいため、周囲の生長組織と分けて幼穂の水ポテンシャルを測定する

ことができなかった。ただ、位置の近い細胞同士の水ポテンシャルは大差ないと考えられている<sup>2)</sup>。また、幼穂分化期のイネでは幼穂、葉鞘、茎はいずれも生長中である。それ故、本研究の観測値は、周囲組織を含む幼穂について得られたものではあるが、幼穂のみの水ポテンシャル値と大きくは変わらないと考えられた。

では、減数分裂期には幼穂の水ポテンシャルが高く維持された (第2図b) のどうしてだろうか。定常状態では、式 (5) が示すように、ある器官の水ポテンシャルは土壤の水ポテンシャルより低いか、あるいは、等しくなることはあっても決して高くなることはない。本研究では湛水区の展開完了葉身の水ポテンシャルが、夜間には蒸散がない場合にみられるような高い値に回復した (第2図b) ことから、蒸散による葉身水ポテンシャルの低下は殆どなかったと推測される。そこで、夜間の展開完了葉身の水ポテンシャルを土壤の水ポテンシャルと見なすと、観測結果からは土壤の水ポテンシャルより幼穂の水ポテンシャルの方が高かったことになる。すなわち減数分裂期の現象を式 (5) 用いて説明することはできない。

式 (5) は定常状態を前提としている。すなわち、一定の速度で蒸散が生じ、植物—土壤系の水分状態が変わらないときに成立する式である。しかし、実際は、蒸発散能の変化に伴って植物体の水分状態は常に変化しており、式 (5) の状態が成立するまでには時間的な遅れがある。そしてこの遅れ、すなわちある組織の周囲の水ポテンシャルが低下したとき、それと組織が平衡状態になるまでにかかる時間はその組織の通導抵抗と貯留水量とに依存する<sup>2)</sup>。そのため、もし幼穂の通導抵抗と貯留水量がこの時期特に大きければ、土壤が乾燥してから幼穂の水ポテンシャルが土壤の水ポテンシャル値に低下するまでには長い時間がかかることになる。いいかえれば、この間は幼穂の水ポテンシャルが土壤のそれより高く維持されることになる。減数分裂期の幼穂の水ポテンシャルが高く維持されたのは、このように幼穂の通導抵抗と貯留水量がこの時期特に大きかったためと考えれば一応説明することができる。ただ、本研究では幼穂の通導抵抗も貯留水量も測定していないため、実際にこれらの要因によって時間的な遅れが生ずることを確認することはできなかった。

## 引用文献

1. Barlow, E.W.R., J.W. Lee, R. Munns and M.G. Smart 1980. Water relations of the developing wheat grain. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 519—525.
2. Boyer, J.S. 1985. Water transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 473—516.
3. 平沢 正・飯田幸彦・石原 邦 1988. 水稻葉身の拡散伝導度, 光合成速度に及ぼす葉の水ポテンシャルと空気湿度の影響の相互関係. *日作紀* 57: 112—118.
4. 石原 邦・清田悦子・今泉信之 1990. イネの穂の蒸散, 光合成の特徴—葉身と比較して. *日作紀* 59: 321—326.
5. Klepper, B. and H.D. Barrs 1968. Effects of salt secretion on psychrometric determinations of water potential of cotton leaves. *Plant Physiol.* 43: 1138—1140.
6. Martin, R.T. and C.T. Dougherty 1975. Diurnal variation of water potential of wheat under contrasting weather conditions. *N.Z.J. Agric. Res.* 18: 145—148.
7. Morgan, J.M. and R.W. King 1984. Association between loss of leaf turgor, abscisic acid levels and seed set in two wheat cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 11: 143—150.
8. Munns, R., C.J. Brady and W.R. Barlow 1979. Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 6: 379—389.
9. Nonami, H. and J.S. Boyer 1989. Turgor and growth at low water potentials. *Plant Physiol.* 89: 798—804.
10. Priestley, C.H.B. and R.J. Taylor 1972. On the assesment of surface heat flux and evaporation using large scale parameters. *Mon. Weather Rev.* 100: 81—92.
11. Saini, H.S. and D. Aspinall 1981. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.* 48: 623—633.
12. 津田 誠・高見晋一・横江大樹 1992. イネの発育に伴う穂の水ポテンシャルの変化. *日作紀* 61: 213—217.
13. Westgate, M.K. and J.S. Boyer 1985. Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* 164: 540—549.