

## 幼穂発育初期の水ストレスによる水稲登熟期間の短縮

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	津田, 誠
巻/号	57巻4号
掲載ページ	p. 636-642
発行年月	1988年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 幼穂発育初期の水ストレスによる水稲登熟期間の短縮

津 田 誠

(三重大学生物資源学部)

昭和 63 年 1 月 30 日受理

**要 旨** : イネにおいて、幼穂発育初期の水ストレスによって登熟期間が変わるかどうかを検討した。水稲品種コシヒカリを 1/5000 a ポットにポットあたり 16 個体を移植し、1 週間毎に分げつを取り除いて、主稈のみを湛水栽培した。このような植物に 1 次枝梗分化期および穎花分化期から期間の異なる 10 段階の土壤水分ストレスを与えた。

出穂は水ストレスの程度が厳しくなるに従い遅延した。一方、出穂後の穂の生長速度は水ストレスによって著しく低下するとともに、登熟期間は水ストレスが厳しい場合には短くなった。このため、全生長期間はほとんど水ストレスの影響を受けなかった。

出穂の遅延は水ストレス期間に比例していたけれども、その関係は、積算水ストレスとの関係ほど密接ではなかった。

以上のことから、幼穂発育初期の水ストレスに伴い出穂は積算水ストレスに比例して遅れると同時に、登熟期間は水ストレスが弱いと変わらないものの、厳しいと短くなると結論した。

**キーワード** : イネ, 出穂遅延, 登熟期間, 土壤水分ストレス, 葉の水ポテンシャル。

**Shortening the Ripening Period under Water Stress during Early Stages of Panicle Development in a Paddy Field Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivar** : Makoto TSUDA (*Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu 514, Japan*)

**Abstract** : The objective of this study was to examine whether the ripening period is affected by water stress during early stages of panicle development in rice. Sixteen seedlings of a paddy field rice cultivar Koshihikari were transplanted in a 4 l pot containing sandyloam soil, and pots were kept flooded. Tillers being removed weekly, only main culms were exposed to 10 different soil moisture stress started either at the primary rachis branch or the floret differentiation stage.

The time from sowing to heading increased by water stress. The panicle growth after heading was lowered by water stress and the ripening period was shortened when water stress became severe. As a result, the growth period varied only slightly under water stress. Although a proportional relation existed between the time from sowing to heading and water stress duration, this was not so close as to cumulative water stress (CWS).

It is therefore concluded that the ripening period of rice is shortened under water stress during early stages of panicle development, while the time to heading increases with increasing CWS. The causes of shortening the ripening period and its contribution to grain production were discussed.

**Key words** : Delayed heading, Leaf water potential, *Oryza sativa* L., Ripening period, Soil moisture stress.

ソルガム<sup>23)</sup> やトウジンビエ<sup>12)</sup> では、幼穂分化後の水ストレスによる出穂または開花の遅延が観察されている。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<sup>16)</sup> が、ソルガムとの比較実験の結果、イネの出穂も水ストレスの期間に比例してソルガムと同程度遅延することが明かとなった<sup>20)</sup>。一方、登熟期間についてみると、数種のイネ科作物で、水ストレスによってその期間は変わることが観察されている。コムギの登熟期間は、開花期前期から成熟にかけて厳しくなる水ストレス条件下で短くなった<sup>1,3,5,6)</sup>。同様の傾向は、登熟期前半の水ストレスによっても観察されている<sup>15)</sup>。水ストレスによって登熟期間が短くなる現象は、トウモロコシ<sup>18)</sup> とソルガム<sup>4)</sup> でも認められた。しかし、Jurgens ら<sup>9)</sup> の実験結果では、登熟期のトウモロコシに水ストレスを与えても登熟期間

は、変わらないようにみえる。コムギでは、幼穂分化期から開花期までの水ストレスにともない登熟期間が長くなった<sup>13)</sup>。イネでは、登熟初期の水ストレスによって穀実の生長が早期に停止することが示唆されている<sup>10)</sup>。

従って、イネにおいても幼穂発育初期の水ストレスによって登熟期間が変わると考えられるが、このことを実測した報告はみあたらない。そこで本研究では、幼穂発育初期のイネに水ストレスを与え、登熟期間が変わるかどうかを明かにしようとした。

### 材料と方法

本実験は、1986 年 5 月から 9 月にかけて、三重大学農学部の実験圃場で行ったものである。供試材料は、水稲品種コシヒカリとした。5 月 22 日に、水稲育苗箱に縦横 3.5 cm, 高さ 3.8 cm のペーパー

ポットを128個配置し、化成肥料 (N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=10:6:8) を10g 混合した土壌を充填し、催芽種子をポットあたり2粒蒔いた。6月17日に5葉期の苗を1/5000 a ポットにポットあたり16個体(8ペーパーポット分) ずつ円形に移植した。ポットには、あらかじめ上記の化成肥料8gを混合した本学水田土壌(砂壤土)を充填した。移植してから排水処理を開始するまで、自然条件下で湛水栽培した。さらに、発育の揃った穂を得るために、出現した分けつを1週間毎に切除し、主稈のみの個体を栽培した。

10葉期頃から随時、主稈を解剖し、実顕微鏡で茎頂を観察し、幼穂発育段階を星川<sup>1)</sup>に従って判定した。1次枝梗分化期および穎花分化期に達した、播種後59日および68日にポットをビニールハウス内に搬入し、横に倒して排水した。これらのポットに再び湛水するまでの期間(排水期間)を変え、9段階の区を設けた(第1図)。但し、一部のポットは排水せず湛水状態を続け、常時湛水区とした。なお、各試験区の規模は6ポットとした。

出穂は、先端穎花の出現で判定した。出穂調査は毎日午後4時から6時までの間に行い、ポットあたり通算して6個体が出穂した日をそのポットの出穂日とした。穂重の推移を知るために、出穂後3日毎に各ポットから1穂ずつ、穂首から採取し、乾物重を測定した。成熟日は、6日前からの穂重の増加が

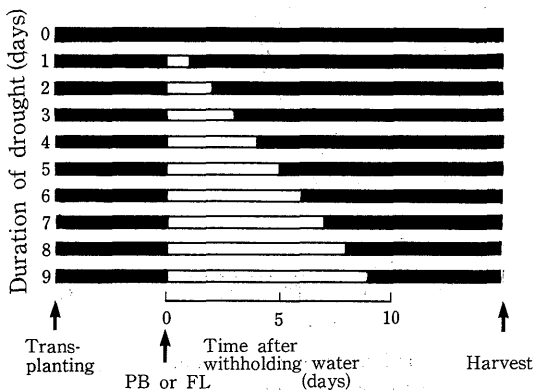


Fig. 1. Schematic description of the drought treatment.

The treatment was started at the primary rachis branch differentiation stage (PB) (July 20) or at the floret differentiation stage (FL) (July 29). Empty and filled bars indicate drought and flooded period, respectively.

5%以下となった日とした。そして、出穂日から成熟日までの日数を登熟期間とした。

植物体内水分状態を知るために、排水期間最終日に最上位展開葉身の水ポテンシャル( $\Psi$ )をプレッシャーチェンバーで測定した。測定は、 $\Psi$ が根圏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<sup>11)</sup>の方法に従い、葉身にビニール袋をかぶせてから切断することによって、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前後で一定にした。この測定結果から、次式で定義した積算水ストレス、Cumulative Water Stress (CWS) MPa·dayを求めた。

$$CWS = \sum_0^n (\Psi_0 - \Psi_i) \quad (1)$$

ここで、nは排水期間の長さ、 $\Psi_0$ は常時湛水区の各測定日における $\Psi$ 、 $\Psi_i$ は排水後*i*日目の $\Psi$ である。

日射量と最高・最低気温は、実験圃場から約10km離れた本学附属農場で測定した。

## 結 果

処理期間中の気象条件は、二つの処理時期で著し

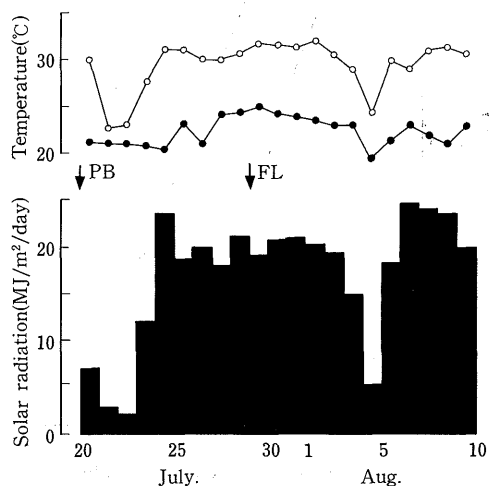


Fig. 2. Maximum and minimum air temperature and solar radiation during drought treatment.

Open and solid circles indicate maximum and minimum air temperature and filled bars do solar radiation. Arrow with PB or FL indicates the time when the drought treatment was started at the primary rachis branch differentiation stage or the floret differentiation stage.

く異なった(第2図)。日射量は1次枝梗分化期に排水した後3日間は少なく、平均約4 MJ/m<sup>2</sup>/dayであったが、排水後4日目には12 MJ/m<sup>2</sup>/dayに上がり、その後は約20 MJ/m<sup>2</sup>/dayであった。これに対して、穎花分化期処理期間中の日射量は、終始多く約20 MJ/m<sup>2</sup>/dayであった。最高・最低気温は、日射量とよく対応しており穎花分化期処理期間でより高かった。

$\Psi$  は、排水期間が長くなるにつれて低下するとともに、低下程度は、処理期間中の気象条件と対応していた(第3図)。1次枝梗分化期処理では、排水後3日間、 $\Psi$  は変わらず、その後約1.0 MPa/dayの速度で低下した。これに対して、穎花分化期処理では、排水後2日目にはすでに $\Psi$  が低下し、その後は約1.3 MPa/dayの速度で低下した。このように、気温が高く、日射量が多かった穎花分化期処理で水ストレスがより早く進んだ。なお、1次枝梗分化期処理で8日目以降、穎花分化期処理で6日目以降、 $\Psi$  は-4.0 MPa以下となった。

出穂は、両処理時期ともに、排水期間が長くなるにつれて遅延した(第1表)。排水期間が1次枝梗

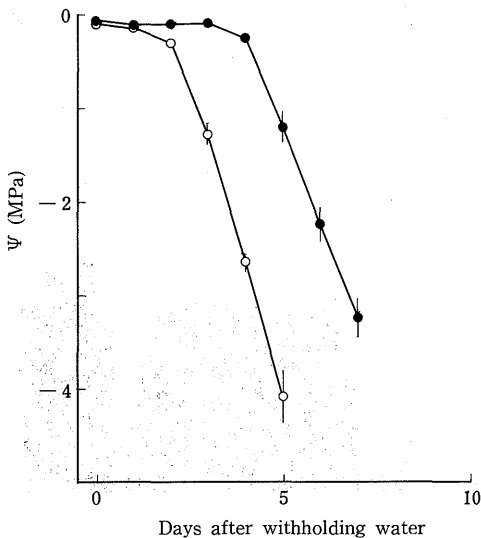


Fig. 3. Development of water stress in a rice cultivar Koshihikari after withholding water.

$\Psi$  is predawn leaf water potential determined by pressure chamber. Solid and open circles indicate plants subjected to drought from the primary rachis branch and from the florete differentiation stages, respectively. Values are means  $\pm$  standard error of three to five observations.

分化期処理で4日間、穎花分化期処理で3日間以内の場合には、出穂日は変わらなかった。排水期間がこれら以上に長くなると、出穂は排水期間が1日長くなると約1.7日遅れた。一方、登熟期間は、短期間の排水処理によっては変わらなかったものの、排水期間が長くなると短くなった。登熟期間は常時湛水区では、約32日であり、1次枝梗分化期に9日間の排水処理を与えたとき27.5日、穎花分化期に6日間の排水処理を与えたとき26.0日とそれぞれ短くなった。以上の結果として、成熟までの日数は、ほとんど水ストレスの影響を受けなかった。成熟日は、常時湛水区で播種後119日目であり、水ストレスの影響は、1次枝梗分化期処理で、排水期間が長い場合に、若干みられたにとどまった。

穂重の増加過程は、排水期間の長さに著しく影響された。例として、穎花分化期に3, 4, 5日間の排水処理を与えた区と常時湛水区について、穂重の推移を示した(第4図)。常時湛水区の穂重は、出穂

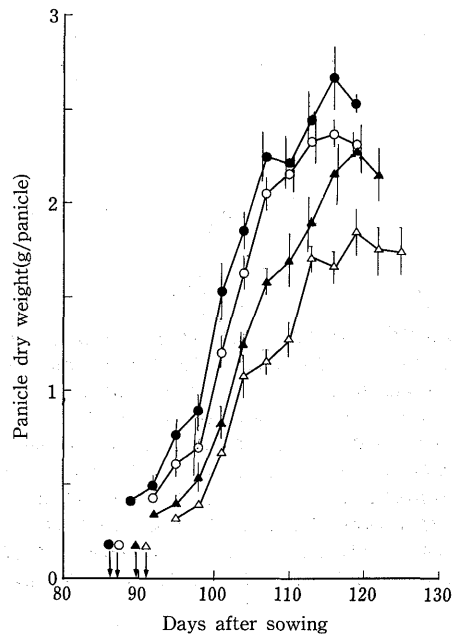


Fig. 4. Panicle growth of the plants where the treatment was started at the florete differentiation stage.

Solid circles indicate plants continuously flooded, and open circle, solid and open triangles indicate plants subjected to drought for 3, 4 and 5 days, respectively. Arrows show the heading time of plants indicated by symbols. Values are means  $\pm$  standard error of six plants.

Table 1. Phenology in a rice cultivar Koshihikari subjected to different drought treatments which were started at the primary rachis branch or at the floret differentiation stage.

Initiation of drought treatment	Duration of drought treatment (days)	Days to heading (D)	Days to the end of grain filling (M)	Ripening period* (days)
Primary rachis branch differentiation stage (July 20)	0	87.2±0.54**	119	31.8
	1	87.0±0.55	119	32.0
	2	=***	=	=
	3	87.0±0.26	119	32.0
	4	86.3±0.49	119	32.7
	5	88.2±0.54	119	30.8
	6	89.2±0.75	122	32.8
	7	90.8±0.79	122	31.2
	8	90.8±0.48	122	31.2
9	94.5±0.43	122	27.5	
Floret differentiation stage (July 29)	0	86.3±0.61	119	32.7
	1	86.7±0.73	113	26.3
	2	87.2±0.70	119	31.8
	3	87.3±0.76	119	31.7
	4	89.7±0.78	122	32.3
	5	91.2±0.54	119	27.8
	6	93.0±0.26	119	26.0
	7	—****	—	—
	8	—	—	—
9	—	—	—	

\*Time from heading to the end of grain filling ; i.e. M-D.

\*\*Standard error of the mean.

\*\*\*Data not collected.

\*\*\*\*Data not available, due to the death of main-culms of the plants.

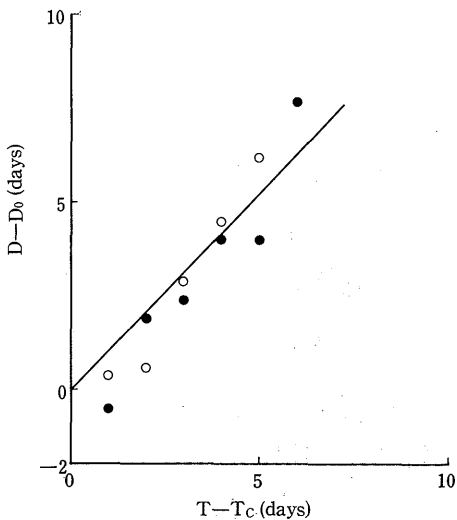


Fig. 5. Relationship between delay in the time from sowing to heading ( $D-D_0$ ) and water stress duration ( $T-T_c$ ).

D: the time from sowing to heading in the plants subjected to drought.

$D_0$ : the time from sowing to heading in the plants continuously well watered.

T: the duration of drought treatment.

$T_c$ : the duration between the initiation of drought and the time when predawn leaf water potential declined below the critical value ( $-0.2$  MPa).

Symbols are the same as Fig. 3.

Regression line:  $(D-D_0) = 1.04 (T-T_c)$   
( $r^2 = 0.865$ )

後最初の測定日、播種後 89 日目から増加がみられ、98 日目以降急増した。この増加は、播種後 107 日目まで続いた。しかし、その後、増加速度は再び低下し、119 日目には、6 日前の乾物重に比べ増加が 5% 以下となった。このような穂重の推移は、排水処理区でも同様であった。但し、排水期間が長くな

るに従い、上記の出穂の遅延に対応して穂重の増加し始める時期が遅れると同時に、最終穂重が小さくなった。

コシヒカリの出穂は、水ストレスの期間、すなわち、 $\Psi$  が  $-0.2$  MPa 以下の期間に比例して遅延することをすでに明らかにしている<sup>20)</sup> ので、本報に

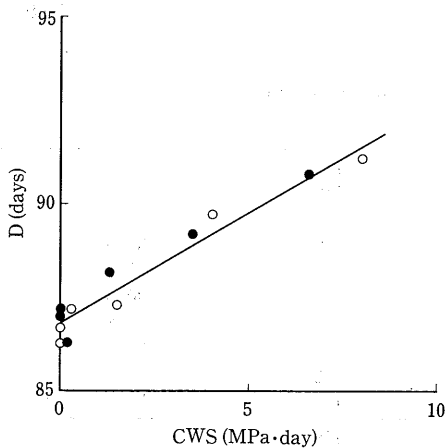


Fig. 6. Relationship between cumulative water stress (CWS) and the time from sowing to heading (D).

CWS is defined as;

$$CWS = \sum_0^n (\Psi_0 - \Psi_i)$$

$n$ : the duration of drought in days.

$\Psi_0$ : the predawn leaf water potential in the plants continuously well watered on day  $i$  where  $i$  varies from 0 to 9.

$\Psi_i$ : the predawn leaf water potential in the plants under the drought condition on day  $i$ .

Symbols are the same as Fig. 3.

Regression line:  $D = 86.8 + 0.588 \text{ CWS}$ .  
( $r^2 = 0.942$ )

においても同様に水ストレス期間に対して出穂遅延日数を整理した(第5図)。両処理時期ともに、出穂は、水ストレス期間が1日長くなるにつれて、約1日の割合で遅延するのが認められた。但し、この関係には、かなり大きなばらつきがみられ、決定係数は0.87にとどまった。これに対して、積算水ストレスと播種から出穂までの日数との関係のばらつきは、著しく小さかった(第6図)。そして、1次枝梗分化期処理と穎花分化期処理のいずれの場合にも、積算水ストレスが1 MPa·day 増大するごとに播種から出穂までの日数(D)は、約0.6日長くなるという次式の関係が得られた。

$$D = 86.8 + 0.588 \text{ CWS} \quad (r^2 = 0.942) \quad (2)$$

なお、CWS=0のとき、Dは86.8日であり、これは常時灌水区の播種から出穂までの日数を示す。

### 考 察

分けつを取り除き主稈のみとしたコシヒカリを用いて本実験を行った結果、幼穂発育初期に水スト

スを与えると、出穂が遅れるとともに、登熟期間は水ストレスが厳しくなると短くなった(第1表)。登熟期には、十分に水を与えているのであるから、イネにおいても、コムギ<sup>13)</sup>と同様に、出穂・開花期までの一時的な水ストレスによって登熟期間は変わることが明らかになった。

このことは、一時的な水ストレスが引き起こしたなんらかの変化が、水ストレスを除いた後も元に戻らなかったからにほかならない。コムギの発育が水ストレスを除いた後も影響を受けるのは、植物生長調節物質の影響が大きいと考えられている。穀実の生長初期に水ストレスを受けると、水ストレスを除いた後の穀実生長が阻害されるのは、根におけるサイトカイニンの生成が水ストレスにともない低下するためであろうと推定されている<sup>22)</sup>。水ストレスに伴う発育・形態的变化と同様の現象をアブシジン酸を与えることによって引き起こすことができる<sup>19)</sup>ことより、水ストレスに伴うこれらの変化をアブシジン酸と関連付けようとする考えもある<sup>2)</sup>。イネにおいても、コムギやトウジンビエと同様、水ストレスに伴うアブシジン酸の蓄積が観察される<sup>2)</sup>ことから、水ストレスに伴い植物生長調節物質の変化があると考えられる。従って、イネの登熟期間が短くなったのは、植物生長調節物質とくにアブシジン酸とサトカイニンのバランスが水ストレスに伴い変化し、水ストレスを除いた後も回復しない<sup>9)</sup>ことが一因であろうと十分に想定できる。

また、登熟期間が短くなったのは、穀実への乾物供給が制限されたことによってもたらされた可能性もある。葉の老化は水ストレスによって早められるため、登熟期の乾物生産が制限され、このため穀実の生長が早期に停止したであろう。さらに、水ストレスによって根が小さくなり<sup>14)</sup>、このことが穀実の早期生長停止を招いたのかも知れない。このように、幼穂分化期から出穂期までの水ストレスによって登熟期間が短くなる原因はいろいろ考えられるが、ここでは原因を断定することはできない。

水ストレスに伴う播種から出穂までの日数の増大は、積算水ストレスによってよく説明できることが認められた(第6図)。この日数は、前報と同様、水ストレス期間との間にも相関がみられた(第5図)が、この関係は積算水ストレスとの関係ほど密接でなかった。(1)式において $(\Psi_0 - \Psi_i)$ が排水期間に依存しなければ、 $(\Psi_0 - \Psi_i)$ を(const)とおいて、

$$CWS = n \text{ (const)} \quad (3)$$

となる。従って、前報あるいは第5図に示した直線関係は、上に記した条件がみたされる、いわば特別の場合のみに高い相関をもって成り立つ。しかし、(1)式で定義した積算水ストレスは、水ストレスに伴う出穂の移動をさらによく説明できることから、水ストレスのよい尺度となると考えられる。

1次枝梗分化期から8および9日間、穎花分化期から6日間の排水処理を与えたとき、 $\Psi$  は、本研究で用いたプレッシャーチェンバー法で測定するのがきわめて困難である $-4.0$  MPa以下に低下した(第3図)。すなわち、これらの処理区の積算水ストレスは、測定不可能であった。一方、このような厳しい水ストレスを経験したイネにおいても出穂が観察された(第1表)。従って、積算水ストレスは、 $\Psi$  が $-4.0$  MPa以下に低下する水ストレスを経験したイネの出穂の移動を説明することができない。また、出穂直前から水ストレスを与えた場合には、出穂が阻害され出すとみとなる<sup>17)</sup>ので、本研究で得られたような積算水ストレスと出穂まで日数との関係は成り立たないだろう。以上より、積算水ストレスが出穂の移動を説明する有用な尺度になるのは、水ストレスが幼穂分化期から20日間程度の間を生じ、かつ、 $\Psi$  が $-4.0$  MPa以下に下らない場合であろうと考えられた。

水ストレスによる登熟期間の短縮は、コムギ<sup>1,6,15)</sup>やトウモロコシ<sup>18)</sup>の穀実生産を制限する。これらの作物では、穀実の生長速度が水ストレスによって変わると同時に、登熟期間が短くなったため収量は著しく減少した。本研究の結果、イネにおいても、最終穂重の低下には、穂の生長速度の低下と登熟期間の短縮の両者が関与しているように見える(第4図)。また、和田ら<sup>21)</sup>は幼穂発育初期の水ストレスによって籾数、稔実籾数が減少すると同時に、千粒重が低下することを報告している。この千粒重低下の一因として、本研究で観察された登熟期間の短縮をあげることができよう。従って、幼穂発育初期の水ストレスによる登熟期間の短縮は、イネにおいても登熟期の穀実生産に不利に働くものと考えられる。

以上のことから、幼穂発育初期の水ストレスに伴い出穂は積算水ストレスに比例して遅れると同時に、登熟期間は水ストレスが弱いと変わらないものの、厳しいと短くなると結論した。その原因については、現在なお不明であるが、植物生長調節物質の

バランスの変化や、穀実への乾物供給の不足が考えられる。そして、このような登熟期間の短縮は、穀実生産を制限するものと考えられる。

謝辞：本研究をまとめるにあたり、有益な助言を頂いた北陸農試研究室長高見晋一博士、御校閲を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久野一義氏(現在、愛知県経済連)に感謝いたします。

## 引用文献

1. Aggarwal, P.K. and S.K. Sinha 1984. Effect of water stress on grain growth and assimilate partitioning in two cultivars of wheat contrasting in their yield stability in a drought-environment. *Ann. Bot.* 53: 329-340.
2. Austin, R.B., I.E. Henson and S.A. Quarrie 1982. Abscisic acid and drought resistance in wheat, millet, and rice. In *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*. The Int. Rice Res. Inst., Los Baños. 171-180.
3. Bingham, J. 1966. Varietal response in wheat to water supply in the field, and male sterility caused by a period of drought in a grasshouse experiment. *Ann. Appl. Biol.* 57: 365-377.
4. Done, A.A., R.J.K. Myers and M.A. Foale 1984. Responses of grain sorghum to varying irrigation frequency in the Ord irrigation area. I. Growth, development and yield. *Aust. J. Agric. Res.* 35: 17-29.
5. Fischer, R.A. and J.T. Wood 1979. Drought resistance in spring wheat cultivars. III. Yield associations with morpho-physiological traits. *Aust. J. Agric. Res.* 30: 1001-1020.
6. Gallagher, J.N., P.V. Biscoe and B. Hunter 1976. Effect of drought on grain growth. *Nature* 264: 541-542.
7. 星川清親 1975. イネの生長. 農山漁村文化協会, 東京.
8. Itai, C. and A. Benzioni 1976. Water stress and hormonal response. In *Water and Plant Life*. (Eds.) O.L. Lange, L. Kappen and E.D. Schulze. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 225-242.
9. Jurgens, S.K., R.R. Johnson and J.S. Boyer 1978. Dry matter production and translocation in maize subjected to drought during grain fill. *Agron. J.* 70: 678-682.
10. 小葉田亨・高見晋一 1981. 登熟初期の水ストレスがイネの穀実生長、乾物分配及び玄米収量に及ぼす影響. *日作紀* 50: 536-545.
11. ———— 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.
12. Mahalakshimi, V. and F.R. Bidinger 1985. Flowering response of pearl millet to water stress during panicle development. *Ann. Appl. Biol.* 106 : 571—578.
  13. Musick, J.T. and D.A. Dusek 1980. Planting date and water deficit effects on development and yield of irrigated winter wheat. *Agron. J.* 72 : 45—52.
  14. 長戸一雄 1951. 水稻の成熟. 総合作物学. 稲作の部. 佐々木喬監修. 地球出版社, 東京. 253—295.
  15. Nicolas, M.E., R.M. Gleadow and M.J. Dalling 1985. Effect of post-anthesis drought on cell division and starch accumulation in developing wheat grains. *Ann. Bot.* 55 : 433—444.
  16. 岡彦一・盧英権 1957. 稲品種の耐旱性について. *農及園* 32 : 851—855.
  17. O'Toole, J.C. and O.S. Namuco 1983. Role of panicle exertion in water stress induced sterility. *Crop Sci.* 23 : 1093—1097.
  18. Ouattar, S., R.J. Jones and R.K. Crokston 1987. Effect of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernel growth and development. *Crop Sci.* 27 : 726—730..
  19. Quarrie, S.A. and H.G. Jones 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *J. Exp. Bot.* 28 : 192—203.
  20. 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.
  21. 和田栄太郎・馬場 赴・古谷綱雄 1954. 水稻の早害防止に関する研究. I. 水稻生育時期による早害程度の差異に就いて. *農及園* 20 : 131—132.
  22. Wardlaw, I.F. 1971. The early stages of grain development in wheat: response to water stress in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci.* 24 : 1047—1055.
  23. Whiteman, P.C. and G.L. Wilson 1965. Effects of water stress on the reproductive development of *Sorghum vulgare* Per. *Univ. Queensland Paper Dept. Bot.* 14 : 233—239.