異なる発育時期の水ストレスがイネの登熟に及ぼす影響

津 田 誠

(三重大学生物資源学部)

1992年6月24日受理

要 旨: イネにおいて不完全米の発生は水ストレスを与える時期によって異なる。玄米の生長は登熟期間の乾物供給量に規定されることから、不完全米発生の差異は登熟期間の乾物生産量に左右されたと考えられた。そこでこのことを実験的に検討するために水田土壌を詰めた 1/5000 a ポットに水稻 (品種コシヒカリ) を湛水栽培し、異なる発育段階 (出穂前 15 日目, 出穂後 2 日目と 12 日目) に給水量を前日の蒸発散量の 60% に制限する処理を 1 週間行った。その結果、登熟期間の乾物生産量は出穂前の水ストレスによって殆ど変わらなかったものの、出穂後の水ストレスによって大きく低下した。出穂前の水ストレス条件下では乾物生産量にかかわらず、個体当り籾数の低下と籾殻の縮小によって個体当り穂重が低下した。これに対して、出穂後の水ストレス条件下では乾物生産量の低下に伴い個体当り穂重が低下した。これと同時に一稔実穂重が低下し、比重 0.84 から 1.06 までの籾が増加した。比重 0.84 から 1.06 までの籾は、デンプンの蓄積が不十分な不完全米を内包する。以上より、水ストレスは幼穂発育初期では個体当り籾数の低下と籾殻の縮小を介して、出穂後では玄米のデンプン蓄積の不足を介して、精籾生産を抑制することがわかった。

キーワード: イネ, 早ばつ, 精籾, 登熟, 不完全米, 水ストレス。

Grain Filling in Rice Subjected to Drought at Three Stages: Makoto TSUDA (*Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu 514, Japan*)

Abstract: The effects of water stress on the grain growth of rice appear to depend on the stages of plant development. The plants which were subjected to water stress during the grain-filling period produced more imperfect rice kernels than those subjected to water stress before heading. Since the grain growth of rice is affected by dry matter supply to the grain, one can expect that the production of imperfect rice kernels changes with dry matter production during the grain-filling period in rice subjected to water stress. To prove this hypothesis, an experiment was conducted in which the relationship between the production of imperfect rice kernels and the dry matter production during the grain-filling period was examined. A rice cultivar, Koshihikari, was grown in 4-liter pots containing sandy loam soil. Plants were subjected to water treatment in which daily evapotranspiration was replaced by 60% for a week. The treatment was started either at fifteen days before heading, or two or twelve days after heading. Control plants were kept continuously submerged. The dry matter increase during grain-filling period was not affected by water stress before heading, whereas it was decreased by water stress after heading. Water stress before heading reduced the number of spikelets per plant and the size of single spikelet, resulting in the decrease of panicle weight per plant. After heading, the decrease of panicle weight per plant by water stress was associated with dry matter production during the grain-filling period. Also found was the increase of the number of spikelets wherein specific gravity ranged from 0.84 to 1.06. These spikelets enclose imperfect rice kernels. The results suggest that winnowed paddy yield is coupled with the number and size of spikelets under water stress before heading. After heading, the effect of starch deposition is predominant.

Key words: Drought, Grain filling, Imperfect rice kernel, Rice, Water stress, Winnowed paddy.

イネにおいては籾が十分に登熟し、比重 1.06 以上になった精籾が利用される。比重 1.06 以下の授精籾は、不完全米を内包し収量に貢献しない。不完全米は水ストレスによって増加するとともに、増加程度は発育段階によって異なる。不完全米の発生率は、出穂前の水ストレスによって殆ど影響されないものの、出穂後の水ストレスによって増える⁸⁾。

玄米の生長と乾物の玄米への転流は、水ストレスによって影響されない^{2,3)}。このため、イネの収量は出穂後の水ストレス条件下では乾物供給の不足に伴い抑制される⁴⁾。これに対して、出穂前の水ストレス条件下では収量は、主として籾数の低下によって抑

制され^{7,14)}、登熟期間の乾物生産とは関係が弱いと考えられる。水不足によって籾数が低下した場合には乾物が穂へ転流されないで茎葉部に蓄積される¹⁾からである。これらは、出穂後の籾への乾物供給は、出穂前の水ストレス条件下では不足しないものの、出穂後の水ストレス条件下では不足することを示唆する。従って、籾の登熟が水ストレスを与える時期によって異なるのは出穂後の乾物生産量の差異に起因すると予測された。

そこで、本研究ではこの予測を確かめるために、異なる発育時期のイネに水ストレスを与え、登熟期間の乾物生産と籾の比重を調べた。

材料と方法

材料は水稻品種コシヒカリを用いた。実験は三重大学生物資源学部実験圃場で行われた。1990年5月11日に縦横3.5 cm, 高さ3.8 cmのペーパーポットに催芽粃1粒を播種した。ペーパーポットは水稻育苗箱当り128個設置し、箱当り窒素1.0 g, リン酸0.6 g, カリ0.8 gを混和した水田土壌を詰めた。1/5000 aポットに窒素, リン酸, カリ各0.72 gを混和した水田土壌を充填し、6月5日に5葉期の苗をポット当り1個体宛移植した。移植後は、処理開始まで自然条件下で湛水状態を保った。

10葉期から随時、主稈の茎頂を実体顕微鏡で観察し、幼穂発育段階を判定した。幼穂発育段階が穎花分化期に達した翌日の午前6時に一部のポットをビニールハウスに搬入した。ビニールハウスには天井のみ透明ビニールを張った。そしてポット重量を計ることによって前日の水分消費量の60%を給水する処理を1週間続け、これを幼穂発育初期処理区S1とした(第1図)。給水は午前6時から7時に行なった。処理後はポットをビニールハウスから搬出し、実験終了まで自然条件下で湛水状態を保った。対照として常時湛水状態を保つ湛水区Contを設け、終始自然条件下で栽培した。同様の処理を出穂期後2および12日目開始し、それぞれ出穂開花期S2および登熟期処理区S3とした。なお、出穂は先端穎花の出現で判定し、試験区別に半数以上のポットで出穂が観察されたときを出穂期とした。

葉身の水ポテンシャルは、プレッシャーチャンバ法で測定した。測定は出穂前には最上位の展開完了葉身(葉耳が出現した葉身)、止葉展開完了後には止葉葉身を用いた。測定は午前3時から5時に行なった。なお、水ポテンシャルと蒸発散量の測定は、

Fig. 1. Schematic description of the time of water treatment.

Plants were transplanted on 25 days after sowing. Open and closed bars indicate the period of water treatment and submerged conditions and an arrow with F indicates heading time under submerged conditions.

試験区当り10ポットを用いた。また、湛水区でも水ポテンシャルおよび蒸発散量の測定に用いたポットは、測定期間のみビニールハウス内に配置した。

地上部を採取することによって乾物重の経時的推移を調べた。採取は処理開始、処理終了日、ならびに播種後104日目からは4日毎に120日目まで行なった。試料は穂、葉身、枯死およびその他の部分に解体し、乾物重を測定した。1回の採取は、1試験区当り15個体であった。8日間の個体当り穂重の増加が5%以下になった日を成熟期、出穂期から成熟期までを登熟期間とした。

成熟期の試料から個体当り10本の穂を任意に抽出した。穂から粃を分離し、比重による分級を行なった。エタノールと水を混和し、比重0.84の溶液を作り粃を入れた。溶液に沈んだ粃を比重0.84以上の粃とし、浮いた粃を比重0.84未満の粃とした。粃を

Fig. 2. (a) Evaporation from small evaporation pan and (b) water loss from pot during water treatments.

Circles indicate water treatment S1, triangles S2 and squares S3. In (b) open and closed symbols indicate water treatment and submerged conditions. See Fig 1 for the details of water treatments.

一旦風乾した後、比重 1.06 の塩水に比重 0.84 以上の粃を入れた。塩水に沈んだ粃を精粃、浮いた粃を発育停止粃とした。また比重 0.84 未満の粃を透視器で観察し、胚乳の生長がまったく認められなかった粃を不稔粃、胚乳の発育が認められた粃を発育停止粃とした。以上のように不稔、発育停止 (比重 0.84 未満, 0.84 から 1.06) および精粃に分類した。各級 100 粃の乾物重を測定し、一粃重を算出した。なお、個体当りの数値は、個体当り穂重と抽出した 10 本の穂重の比を用いて算出した。

最も頻度の高い比重の粃、個体当り 10 個の長さとしを投影機を用いて測定した。

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 の小型蒸発計で測定した。

結 果

蒸発計蒸発量は、処理時期で殆ど差がなかった

Fig. 3. Change of pre-dawn leaf water potential in rice during water treatments: (a) S1, (b) S2 and (c) S3. Open and closed symbols indicate water treatment and submerged conditions.

Fig. 4. Changes of the dry weight of (a) dead plant parts and (b) leaf blades as affected by water treatments at three stages of plant development.

An arrow with F indicates heading time under submerged conditions and one with S that under water treatment S1. Closed symbols indicate submerged conditions and open ones water treatments: (○) S1, (△) S2 and (□) S3. Values are the mean $\pm$ se of fifteen plants.

Fig. 5. Panicle growth of rice as affected by water stress at three stages of plant development.

Symbols and arrows are the same as Fig. 4. Values are the mean $\pm$ se of fifteen plants.

(第2図)。処理期間中の蒸発環境が大差なかったで、ポット当たり水消費量も処理時期で変わらなかった。処理期間中の水消費量は、給水制限処理区では湛水区の60%であった。

夜明け前の葉身の水ポテンシャルも処理時期によって殆ど変わらなかった(第3図)。葉身の水ポテンシャルは、処理区では処理開始後3日目に湛水区より低下したのが認められ、その後急速に低下した。

このように水ストレスの程度は処理時期によって大差なかったものの、枯死程度は水ストレスを与える時期が遅いほど大であった(第4図)。枯死部重は湛水区では漸増した。枯死部は水ストレスを与えると急増したが、水ストレス解除後にはあまり増えなかった。枯死部は主として葉身であったため、葉身重は枯死部重と逆の傾向であった。葉身重は水ストレスを与えた時期が遅いほど低下が大で、登熟期では殆どなくなった。幼穂発育初期では水ストレスが解除された後、葉身重は維持される傾向があったため播種後98日目以降は湛水区を上回った。

個体当たり穂重は、湛水区では播種後77日目から92日目までゆっくりと増加した後急速に増大した

(第5図)。穂重の増加は、播種後120日目には停止した。出穂後の水ストレスは個体当たり穂重の増加速度を抑制すると同時に、登熟期間を短縮した。すなわち穂重の増加が認められなくなったのは、出穂後2日目から水ストレスを与えた植物体では112日目、出穂後12日目からのそれでは116日目であった。幼穂発育初期に水ストレスを与えた植物体では出穂が3日遅れた。この遅れに伴い個体当たり穂重の増加も遅れたけれども、増加が認められなくなった日は湛水区と同じであった。すなわち、登熟期間は3日間短縮した。

登熟期間の地上部の乾物増加は、幼穂発育初期の処理区を除けば水ストレスによって抑制された(第1表)。地上部の抑制程度は、出穂後に水ストレスを与えたイネでは穂のそれより大であった。これは見かけ上出穂前に茎葉部に蓄積、出穂後に穂へ転流した乾物が水ストレスによって増加したためであった。幼穂発育初期の水ストレス条件下では登熟期間の地上部の乾物増加は、湛水区と変わらないとともに穂のそれをうわまわった。出穂後に生産された乾物のうち個体当たり11gは、見かけ上穂へ転流されず

Table 1. Dry weight of rice subjected to water treatments at three stages of plant development.

Water treatment*	T(above ground parts) (g plant ⁻¹)		P(panicles) (g plant ⁻¹)		Dry-weight increase from heading to maturity (g plant ⁻¹)		
	Heading	Maturity	Hading	Maturity	ΔT	ΔP	ΔP-ΔT
Cont.	74.6**	114.5	5.5	51.0	39.9	45.5	5.6
S1	60.9	99.0	4.0	30.9	38.1	26.9	-11.2
S2	74.6	88.7	5.5	27.4	14.1	21.9	7.8
S3	74.6	96.0	5.5	37.7	21.4	32.2	10.8

* See Fig 1.   ** Mean of fifteen plants.

Table 2. Growth of a fertile spikelet in rice subjected to water treatments at three stages of plant development.

Water treatment*	Dry weight of a fertile spikelet(mg spikelet ⁻¹)**		Dry-weight increase of a fertile spikelet from heading to maturity (mg spikelet ⁻¹)	Growth rate of a fertile spikelet during from heading to maturity*** (mg spikelet ⁻¹ day ⁻¹)
	Heading	Maturity		
Cont	2.25	20.96	18.71	0.535
S1	2.12	17.04	14.92	0.466
S2	2.25	15.00	12.75	0.472
S3	2.25	15.94	13.69	0.442

* See Fig. 1.   ** Mean of fifteen plants.

*** Values of fourth column were divided by days from heading to maturity : 35 for Cont, 32 for S1, 27 for S2 and 31 for S3(Fig. 5).

Fig. 6. Number of spikelets per plant in rice subjected to water treatments at three stages of plant development.

(a) sterile spikelets.

(b) fertile spikelets which specific gravity is below 0.84.

(c) fertile spikelets which specific gravity is from 0.84 to 1.06.

(d) winnowed paddy which specific gravity is above 1.06.

Values are the mean $\pm$ se of fifteen plants.

See Fig 1 for the details of water treatments.

茎葉部に蓄積された。

一稔実籾の乾物増加も水ストレスによって抑制された(第2表)。登熟期間が短縮したとともに増加速度が低下した。一稔実籾の乾物増加は、出穂後より幼穂発育初期の水ストレス条件下の方が大であった。

平均的な一稔実籾重の低下に伴い比重の小さい籾が増えた(第6図)。とくに出穂後の水ストレスによる比重0.84から1.06の籾数の増加は大きかった。比重0.84から1.06の籾数は出穂開花期の水ストレス条件下では登熟期のそれより小であったけれども、比重0.84以下の稔実籾と不稔籾の数が大であった。このため、個体当り精籾数は出穂後の水ストレス条件下では著しく小さかった。幼穂発育初期の水ストレスによる比重の小さい籾と不稔籾の増加は小さかった。しかし、個体当り籾数が低下したため、個体当り精籾数は湛水区の60%にとどまった。

一精籾重は水ストレスによって低下したが、比重

Fig. 7. Dry weight of single spikelet in rice subjected to water treatments at three stages of plant development.

Details are the same as Fig 6.

Fig. 8. Dry weight of spikelets per plant in rice subjected to water treatments at three stages of plant development.

Details are the same as Fig 6.

の小さい一稔実籾の重さは出穂後の水ストレスによってかえって増えるのが認められた(第7図)。これらの変化は小さかったため、個体当り精籾重は個体当り精籾数と同様に湛水区が最も大きく、出穂後に水ストレスを与えた処理区で小さかった(第8図)。

籾殻は幼穂発育初期の水ストレスによって小さくなった(第3表)。すなわち籾殻の巾は変わらなかった

Table 3. Change of hull size in rice subjected to water treatments at three stages of plant development.

Water treatment*	Length (mm)	Width (mm)
Cont	5.9±0.023**	3.2±0.010
S1	5.7±0.026 s. d.***	3.1±0.015
S2	6.0±0.034	3.2±0.029
S3	6.1±0.028	3.3±0.014

* See Fig. 1.

** Values are the means±s.e. of fifteen plants.

*** s. d. indicates significant difference from Cont at 5% probability.

たものの、長さは0.2 mm小さくなった。なお、出穂後の水ストレスは籾殻の大きさに影響を与えなかった。

考 察

本研究では異なる発育時期のイネに同程度の水ストレスを与えた(第2, 3図)。その結果、比重の小さい籾、とくに比重0.84から1.06までの籾が出穂後の水ストレスによって著しく増加するのが見いだされた(第6図)。比重0.84以上の籾が内包する玄米は、胚乳細胞の分裂及び横生長を完了している¹²⁾から、比重0.84から1.06の籾はデンプンが十分に蓄積されなかった不完全米を内包するとみなせる。従って、登熟は出穂前よりも出穂後の水ストレスによって抑制される⁹⁾ことを確かめるとともに、不完全米が増えるのは主として胚乳細胞のデンプン蓄積が抑制されるためと考えられた。

出穂後の水ストレスによって茎葉部から穂への移行量が増えたけれども、穂の乾物重は乾物生産量の低下に伴い低下するのが認められた(第1表)。このような個体当り穂重の低下は、水ストレスによる乾物生産量の低下に伴う穂への乾物供給量の不足に起因することが知られている⁴⁾。従って、出穂後の水ストレスによって胚乳のデンプン蓄積が抑制されるのは、乾物生産の低下に伴い穂への乾物供給が不足するためだと考えられた。なお、幼穂発育初期の水ストレス条件下でも個体当り穂重の低下が認められた(第5図)が、これは個体当り籾数の低下(第6図)と籾殻の縮小(第3表)によるもので、登熟期間の乾物生産は湛水区と殆ど変わらなかった(第1表)。

登熟期間には葉身重は出穂後の水ストレスによって急速に低下するのに対して、幼穂発育初期に水ス

トレスを与えた植物体では湛水区のそれをかえってうわまわった(第4図)。葉身重の変化は葉面積の変化とおおむね一致すると見なせる。従って、水ストレスを与える時期によって登熟期間の乾物生産量が変わるのは、主として葉面積の違いによると考えられる。

以上を要するに、水ストレスは幼穂発育初期では個体当り籾数の低下と籾殻の縮小を介して、出穂後では玄米のデンプン蓄積の不足を介して精籾生産を抑制することがわかった。

本研究ではまた水ストレスを与えた時期にかかわらず、登熟期間が短縮されるのが見いだされた(第5図)。登熟期間D(day)は、登熟期間の一稔実籾の乾物増加をg(mg spikelet⁻¹)、一稔実籾の乾物増加速度をr(mg spikelet⁻¹ day⁻¹)とすると次式で表わされる。

$$D=g/r \quad (1)$$

この式から、登熟期間は一稔実籾の乾物増加が小さいほど、乾物増加速度が大きいほど短くなることがわかる。

このうち、一稔実籾の増加速度は、水ストレスを与えた時期にかかわらず低下した(第2表)ことから、登熟期間の短縮は一稔実籾の乾物増加が低下したためであると推測される。実際、一稔実籾の乾物増加が水ストレスによって低下した(第2表)ことはこの推測を裏付ける。

一稔実籾の乾物増加の低下は、出穂後の水ストレス条件下では乾物供給量の不足によると見なせる。それでは出穂後の乾物供給が不足しなかった幼穂発育初期の水ストレス条件下でどうして一稔実籾の乾物増加が低下したのだろうか。

登熟期間における稔実籾の乾物増加は、おおむね玄米の乾物増加である。玄米は無限に生長することではなく、大きくとも籾殻の容積であると考えられている^{6,17)}。すなわち籾殻の大きさに規定される上限の籾の重さが存在する。一精籾重をこの上限の重さとみなすと、測定結果から上限の重さが幼穂発育初期の水ストレスによって低下したことになる(第7図)。これと同時に籾殻の縮小が観察された(第3表)。すなわち前報¹³⁾と同様に幼穂発育初期の水ストレスによって登熟期間が短縮することを確認するとともに、登熟期間の短縮は主として籾殻の縮小によってもたらされることがわかった。

これと同時に、比重の小さい籾すなわち籾殻の大きさに規定される前に生長を停止した籾が、幼穂発

育初期の水ストレスによって増加した(第6図)。これから、籾の乾物増加は籾殻の大きさ以外の要因によっても規定されたことがうかがえる。しかし、その程度は小さかった。なお、この原因としては、出穂前の水ストレスによる籾殻の活性の低下¹¹⁾や植物生長調節物質のバランスの悪化¹⁶⁾などが考えられる。

出穂後の水ストレス条件下ばかりでなく遅延型冷害¹⁵⁾や登熟期の高温条件下⁹⁾でも不完全米が増える。同時に不完全米が増加する登熟期間の環境条件下で不完全米が増加しにくい品種がある。例えば、遅延型冷害では登熟の早い品種⁵⁾、登熟期間の高温条件下では玄米の成熟が高温によって早まらない品種¹⁰⁾が望ましい。従って、出穂後の水ストレスによる不完全米の増加を品種選択によって軽減する可能性が考えられた。水ストレスによる不完全米の増加程度に品種間差があるか、どのような形質が品種間差をもたらすかについては今後の課題としたい。

引用文献

1. 長谷川新一・中山兼徳 1958. 水田畑両条件下に於ける水稻及び陸稻の生育収量の比較. 日作紀 27: 354—356.
2. 小葉田亨・高見晋一 1979. イネの登熟におよぼす水分ストレスの影響. 日作紀 48: 75—81.
3. ———・——— 1981. 登熟初期の水ストレスがイネの穀実生長, 乾物分配および玄米収量に及ぼす影響. 日作紀 50: 536—545.
4. ———・——— 1983. 全登熟期間の水ストレスがイネの乾物生産と収量に及ぼす影響. 日作紀 52: 283—290.
5. 小高真一・阿部信行 1981. 水稻登熟気温の品種間差異について. 農業気象 37: 245—248.
6. 松島省三 1957. 水稻収量の成立と予察に関する作物学的研究. 農技研報 A5: 1—271.
7. Matsushima, S. 1962. Some experiments on soil-water-plant relationship in cultivation of rice. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 31: 115—121.
8. 長戸一雄 1949. 萎凋が陸稻の生育に及ぼす影響. 日作紀 17: 11—12.
9. ———・江幡守衛 1960. 登熟期の気温が水稻の稔実に及ぼす影響. 日作紀 28: 275—278.
10. ———・———・河野恭広 1961. 米の品質からみた早期栽培に対する適応性の品質間差異. 日作紀 29: 337—340.
11. 徐 錫元・太田保夫 1987. 水稻の登熟に及ぼす籾殻の役割. 第7報 開穎籾と傷籾の籾殻の生理的特性ならびに籾殻と米粒の発育との関係. 日作紀 56: 363—366.
12. 田中孝幸・松島省三 1963. 水稻収量の成立原理とその応用に関する研究. 第64報 登熟機構に関する研究 11 早期発育停止籾の発生経過とその予察法. 日作紀 32: 35—38.
13. 津田 誠 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.
14. 和田栄太郎・馬場 起・古谷綱雄 1945. 水稻の旱害防止に関する研究. I. 水稻生育時期による旱害程度の差異に就いて. 農及園 20: 131—132.
15. 和田 定 1992. 水稻の冷害. 養賢堂, 東京. 114—160.
16. 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.
17. Yoshida, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 23: 437—464.